

УДК [581.55: 502.752] (292.452)

О.С. Климишин

**САМОРЕГУЛЯЦІЯ, САМООРГАНІЗАЦІЯ ТА ЕВОЛЮЦІЙНІ ЗМІНИ
СУКЦЕСІЙНИХ СИСТЕМ ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ**

Климишин А.С. Саморегуляция, самоорганизация и эволюционные изменения сукцессионных систем высокогорья Украинских Карпат// Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 25-38.

С позиций системного подхода рассматриваются универсальные принципы саморегуляции и самоорганизации сукцессионных систем карпатского высокогорья. Вводятся понятия „элементарная сукцессионная система”, „циклоценоз” (тип сукцессионной системы) и „сукцессионный комплекс”. Обосновывается правомерность рассмотрения элементарной сукцессионной системы в качестве основной единицы эволюционных изменений биогеоценотического покрова.

Klymyshyn O.S. Self-regulation, self-organization and evolutionary changes of the succession systems of Ukrainian Carpathians highlands // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 25-38.

From positions of approach of the systems universal principles of self-regulation and self-organization of the succession systems of Carpathians highlands are examined. Concepts are entered „elementary succession system”, „cyclocoenon” (type of the succession system) and „succession complex”. Legitimacy of consideration of the elementary succession system is grounded as basic unit of evolutionary changes of biogeocenotic cover.

Нові завдання з поглибленого вивчення біогеосфери, викликані зростаючим господарським навантаженням на навколишнє природне середовище, змушують приділяти особливу увагу порушенням динамічної рівноваги у біогеоценотичному покриві, дослідженню механізмів саморегуляції і самоорганізації на рівні взаємодіючих особин, ценопопуляцій і ценосистем, прогнозуванню основних напрямів сукцесійної трансформації біогеоценозів [35] та їх можливих еволюційних змін за умов посилення впливу антропогенних і кліматичних чинників [33, 36].

У цьому зв'язку, особливої актуальності набувають дослідження сукцесій високогірних біогеоценозів, де на відносно невеликих площах зосереджена значна різноманітність екотопів, у яких мікро-, макро- і мегаеволюційні процеси біоти відбуваються набагато активніше, ніж у рівнинних умовах.

Метою роботи було виявити особливості саморегуляції, самоорганізації та мегаеволюції сукцесійних систем карпатського високогір'я й обґрунтувати виділення елементарної сукцесійної системи, як основної одиниці еволюційних змін біогеоценотичного покриву.

Матеріал і методи досліджень

Під динамікою біогеоценозів розуміють їх зміни під впливом зовнішніх чинників і внутрішніх протиріч їх компонентів [20, 68, 73]. Більшість змін, які характеризують динаміку біогеоценозів, можна віднести до сукцесійних, зумовлених дією різноманітних чинників (кліматичних, едафічних, антропогенних тощо). Зміни ж в історичному масштабі відображають філоценогенетичні процеси [73].

На сьогодні існує декілька класифікацій сукцесій [2, 20, 55, 64, 73 та ін.], які складені з врахуванням тих чи інших джерел сукцесії, її рушійної сили, тривалості реалізації та динамічного потенціалу рослинного і біогеоценотичного покриву. Термін „сукцесія”, запропонований А. Тенслі [97], застосовується для визначення процесів трансформації ценосистем, які відбуваються під впливом внутрішніх (автогенна сукцесія: сингенез і ендоекогенез) або зовнішніх по відношенню до угруповань чинників (алогенна сукцесія) – природних або антропогенних [57]. Сукцесії підрозділяють також на первинні і вторинні, оборотні (циклічні) і необоротні, дигресивні (регресивні) і прогресивні, відновні (демутаційні), рекреаційні (ретрогресивні), радіаційні тощо [2, 76, 88 та ін.], хоч такий поділ є доволі умовним, оскільки природні й антропогенні зміни у багатьох випадках відбуваються одночасно.

За В.Д. Федоровим і Т.Г. Гільмановим [77], сукцесія визначається як векторизована зміна ценосистеми через ряд стадій, або серію змін, в напрямі до клімаксового, за Ф. Клементсом [90], або корінного, за В.Б. Сочавою [71], чи вузлового, за П.Д. Ярошенком [87], угруповання, що її завершує. Клімакс є відносно стабільним станом біогеоценозу, проте, як зазначає М.В. Диліс [20] слідом за В.М. Сукачовим [72], клімаксові ценосистеми знаходяться лише в стані сповільненої сукцесії, яка повністю ніколи не припиняється. Концепція клімаксу пройшла кілька етапів розвитку – від моноклімаксу до поліклімаксу і клімакс-мозаїки [3, 53, 65, 66, 76], і використовується багатьма сучасними біогеоценологами.

Серед багатьох визначень сукцесії найпоширенішим є розуміння її як процесу незворотної реорганізації біогеоценозу, який призводить до зміни одного ценозу на інший на певній ділянці території незалежно від характеру і природи чинників впливу [41, 52, 65, 72 та ін.]. Нами досліджено різні типи клімаксформуючих циклічних, або оборотних, дигресивно-демутаційних сукцесій (систем ценозів, або сукцесійних систем), які складаються з катастрофічних [73] і послідовних сукцесій [88] і значною мірою впливають на видове, популяційне й ценотичне різноманіття високогір'я Українських Карпат.

Аналіз застосування системної методології в еколого-фітоценологічних дослідженнях [1, 3, 5, 6, 8, 11, 18, 19, 22, 25, 46, 59, 78, 83, 84 та ін.] висвітлив її перспективність для вивчення універсальних закономірностей сукцесійної трансформації високогірних біогеоценозів.

Під сукцесійною трансформацією розуміємо процес поєднання як деструктивних змін ценосистем, так і компенсуючих їх конструкцій, загальний напрям якого спрямований на максимальну відповідність новоствореної в ході сукцесії ценосистеми умовам навколишнього середовища, що діють у даний конкретний відтинок часу. При цьому, ценосистему визначаємо, як сукупність організмів, які формують специфічне біоценотичне середовище (біотоп), що дозволяє існування певного набору видових популяцій у певному кількісному співвідношенні і у взаємодії між особинами і популяціями (у тому числі в межах трофічних біокомплексів) та середовищем в певних конкретних умовах (наприклад, фітоценоз, біогеоценоз), саморегуляцію сукцесійної системи – як різноманітні способи її збереження, наприклад, поліваріантність напрямів сукцесійних змін, а самоорганізацію сукцесійної системи – як процес відбору стійких варіантів структури, що запобігають її дезінтеграції.

У дослідженні сукцесійних систем застосовано метод популяційно-ценосистемного аналізу, який полягає в інтеграції еколого-демографічного напрямку популяційної екології й системного підходу [37]. Це передбачало комплексне вивчення сукцесійних механізмів на популяційному і екосистемному рівнях організації живого.

Результати досліджень та їх обговорення

Гомеостатичні механізми популяційної самоорганізації високогірних біогеоценозів. Високогір'я Українських Карпат складається з його природної частини, яка була сформована переважно внаслідок кліматичної вертикальної зональності, і антропогенної, сформованої внаслідок зниження верхньої межі лісу під впливом господарської діяльності людини. Трансформація біогенного середовища за довготривалого й постійного випасу, а в кінцевому підсумку зміна біогеопокриву природного високогір'я, в якому вторинні біогеоценози на більшості його території досягають стану параклімаксу, відбувається шляхом зміни вікової і віталітетної структури популяцій, внаслідок чого оновлюється видовий склад ценосистем (у тому числі склад флористично-ценофільного ядра ценозів), збільшується частка неповночлених популяцій, зменшується продуктивність фітомаси тощо. Таку трансформацію розглядають як антропогенну дигресію [16]. На місці корінних високопродуктивних біогеоценозів утворюються похідні більш пристосовані до антропогенного впливу щільнодернинні злакові ценосистеми, едифікаторна роль в яких переходить до *Nardus stricta* L. або до *Festuca supina* Schur. (= *Festuca airoides* Lam.), а інколи, у вологих екотопах, до *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.

Інтенсивний випас на території, яку перед тим займали гірськочагарникові біогеоценози, спричинює глибоку трансформацію популяційної організації ценосистем [31, 69]. У складі угруповань зростає чисельність інвазійних і регресивних популяцій. У константних для первинних ценосистем видів збільшується смертність особин, зменшується їх фітомаса, знижується життєвість, унаслідок чого зі складу угруповань частина таких видів зникає. Випас гальмує демуаційні процеси і створює сприятливі умови для розвитку ценопопуляцій пасторальних рослин.

Еколого-демографічний аналіз корінних і вторинних субальпійських чагарничкових біогеоценозів виявив у них дію низки гомеостатичних механізмів самоорганізації, спрямованих на утворення оптимальної структури фітоценопопуляцій в конкретних умовах місцезростання [40]. За умов антропогенного навантаження у більшості рослин зменшується активність генеративного розмноження, натомість посилюється роль вегетативного поновлення, що позначається на віковому складі ценопопуляцій. Будова вікових спектрів не змінюється лише у ценопопуляцій, більш пристосованих до нових екологічних умов.

Автотрофний блок біогеоценозів альпійського поясу переважно формується з дефінітивних ценопопуляцій нормального типу з переважанням у віковому складі віргінільних особин. Антропогенна дигресія корінних лучних ценосистем верхньої частини субальпійського і альпійського поясів виявляється у входженні в угруповання пасторальних видів, зростанні загальної чисельності особин та їх щільності, що збільшує загальну напруженість фітогенного поля, спрощує структуру ценозів і спричиняє зниження фітомаси особин [28, 39].

Встановлення заповідного режиму активує демутаційні процеси у вторинному біогеоценотичному покриві високогір'я в напрямі відновлення корінних гірськочагарникових, чагарничкових і трав'яних ценосистем [29, 31, 32, 33, 38, 50, 51]. Часова континуальна сукупність корінного і похідних на його місці біогеоценозів, генетично пов'язаних між собою в процесі біогеоценогенезу, утворює циклічну сукцесійну систему.

Поняття циклічності змін біогеоценозів, елементарної сукцесійної системи, циклоценозу. Поняття „циклічні зміни біогеоценозів” багатьма вітчизняними і зарубіжними біогеоценологами і фітоценологами трактуються по-різному. Як зазначає В.М. Сукачов [73], біогеоценозам притаманні циклічні і корінні зміни та їх розвиток. До категорії циклічних змін, крім добових, сезонних і річних, В.Н. Сукачов відносить і зміни біогеоценозів, пов'язані з процесом їх відновлення. Корінні ж зміни, або власне сукцесії, визначаються як зміни якісного порядку [57, 73 та ін.], за яких відбувається зміна старого біогеоценозу новим біогеоценозом. Оборотні вікові сукцесії інші автори також називають циклічними [68]. Б.М. Міркін та ін. [56] взагалі вважають, що циклічна сукцесія є варіантом сукцесій з поверненням до початкового стану за тривалості циклу більше 10 років, а якщо цикл триває менше 10 років – то це флуктуація. З іншого боку [56, с. 202], дигресивно-демутаційні сукцесії тривалістю більше 6-10 років вони також називають не сукцесіями, а флуктуаціями.

Ідеї циклічності присутні в працях З.В. Карамішевої [27] щодо комплексності рослинного покриву Центрально-Казахстанського дрібносопочника, у С.В. Вікторова [9] щодо еколого-генетичних просторових рядів угруповань степу, К.А. Малиновського [16, 47, 48] щодо генетичних рядів змін рослинності карпатського високогір'я, Б.М. Норіна [58-60] стосовно динаміки рослинного покриву в тундрі і лісотундрі та багатьох інших дослідників [4, 45, 75 і т. д.].

Отже, як бачимо, серед біогеоценологів до цього часу не існує єдиного підходу щодо бачення циклічності сукцесій. Виходячи з наведеного, вважаємо, по-перше, що сукцесія відбувається лише за умови зміни одного біогеоценозу на інший, тобто якісної зміни, а часовий критерій тут не має принципового значення, і, по-друге, будь-які сукцесійні зміни на певній території в умовах сталих флористичних і екологічних чинників, які починаються і закінчуються на певному етапі цих змін ценосистемою, практично однорідною з початковою корінною (клімаксовою), тобто мають оборотний характер і здатність повторюватися в часі, є циклічними. В рівній мірі це стосується як природних, так і антропогенних сукцесій. До цього висновку можна також дійти і за більш уважного аналізу схеми біогеоценогенезу, запропонованої В.М. Сукачовим та ін. (рисунок, 1), де стадія корінного (клімаксового) біогеоценозу періодично повторюється, утворюючи циклічну сукцесійну систему (рисунок, 2).

С.М. Разумовський [65-67], розвиваючи теорію клімаксу Ф. Клементса [90], вказує, що біогеоценози кожної території, однорідної за флористичним складом і фізико-географічною ситуацією, організовані в „сукцесійну систему”, яка спрямована на досягнення клімаксу (педоклімаксу). Серед головних положень, розробленої М.А. Голубцем і К.А. Малиновським [13-15, 47] еколого-фітоценотичної класифікації рослинності Українських Карпат, також зазначається, що корінна і похідні асоціації утворюють єдиний флористичний, екологічний та історико-генетичний комплекс.

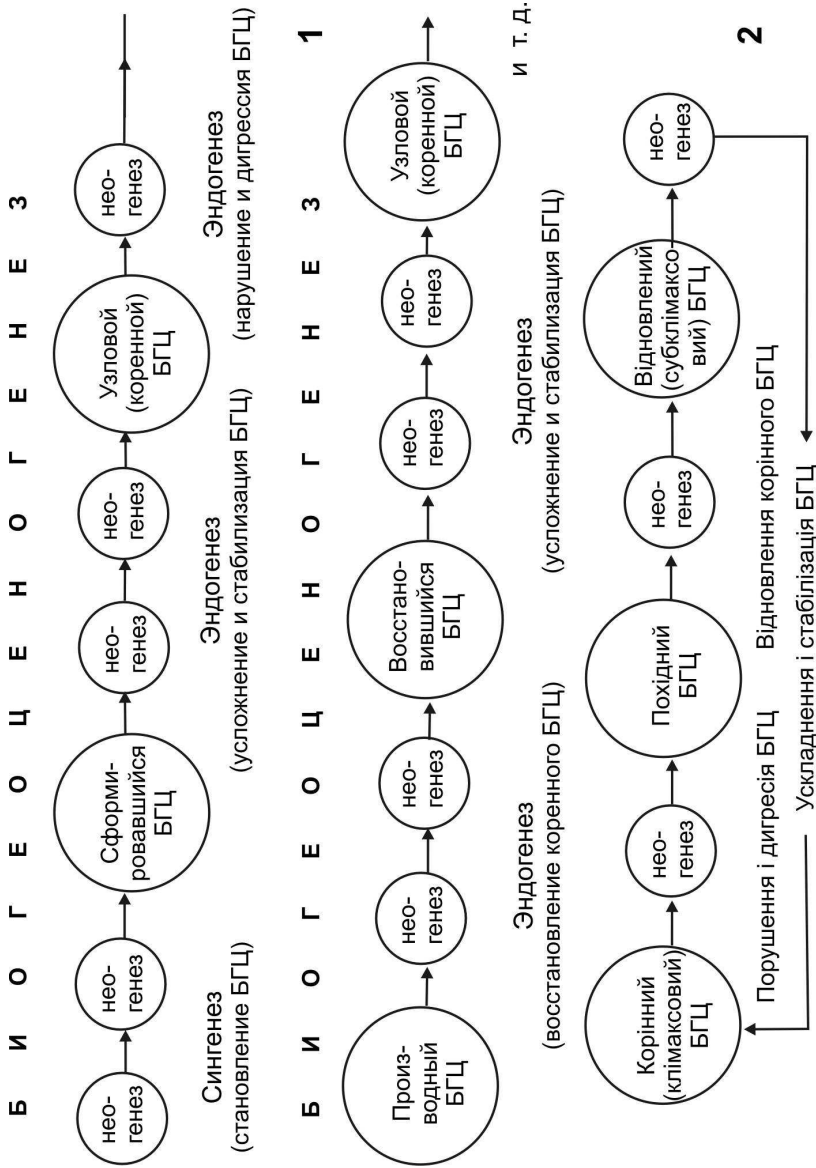


Рис. Циклічний характер сукцесійних змін біогеоценозів: **1** – схема біогеоценоценологічного процесу (біогеоценогенезу) за В.М. Сукачовим та ін. [13, с. 341]; **2** – графічна модель циклічної сукцесійної системи.

В поняття генезису К.А. Малиновським [48, с. 86] вкладається не „філоценогенез і ступінь історичної спорідненості угруповань, а зміст сукцесій, які наступали в період формування певних рослинних угруповань, наприклад, біловусників на місці смерекових лісів, соснових криволісь, букових лісів або поступового відновлення останніх”.

Таке розуміння динаміки ценосистем відповідає нашому баченню елементарної сукцесійної системи, яку визначаємо, як континуально-часову достатньо детерміновану сукупність генетично пов'язаних між собою угруповань в процесі біогеоценогенезу в межах території, яку займає корінний біогеоценоз (виділ корінної асоціації – за еколого-фітоценотичною класифікацією, ділянка корінного типу лісу – за лісівничо-екологічною класифікацією), цикл змін якого починається і завершується стадією клімаксу [37]. Близькими до елементарної сукцесійної системи поняттями є коло угруповань одного „флізе” М. Швінкерота [за 55] – певної екологічної ніші ландшафту (фації), де за відсутності антропогенного впливу формується однорідне угруповання, та сукцесійний цикл Г.Д. Диміної [21].

Сукцесійні системи представлені різними типами – циклоценонами, кожен з яких, що існує, існував у минулому і може виникнути в майбутньому, є історично сформованою в однорідних умовах екотопу морфо-функціональною системою (певним набором угруповань), яка має свій тип біогеоценогенезу і здійснюється шляхом просторово-часової зміни ценосистем. Тип сукцесійної системи (циклоценон) характеризує сукцесійні зміни в межах едафоцену – об'єднання корінних (в межах типу біогеоценозу) і похідних на їх місці біогеоценозів за показниками генезису, флористичного складу і ґрунтово-кліматичних умов, за екосистемологічною (біогеоценологічною) класифікацією М.А. Голубця [12], або типу лісорослинних умов у лісовій типології у визначенні, прийнятому Народою з лісової типології 1950 року. В межах високогірних біогеоценозів (біогеосистем субальпійського і альпійського поясів, біогеомасивів гірських хребтів тощо) сукупності циклоценонів об'єднуються в сукцесійні комплекси.

Подібних поглядів дотримуються і польські фітоценологи, які розробляють концепцію „сталого екологічної ніші”, або „типу місцевиростань” [89, 91, 94-96], за якою будь-який тип місцевиростання з чітко визначеним і постійним набором чинників середовища має притаманний лише йому ряд фітоценозів, які змінюють один одного в часі. При цьому, кожному типу місцевиростань відповідає декілька похідних угруповань, але тільки одне кінцеве є гомеостатичним [98].

Стійкість сукцесійної системи набагато вища, ніж у окремого організму, популяції чи ценозу. За несприятливих зовнішніх впливів вона зберігається значно довше. В той же час біогеоценогенез не завжди повністю завершується клімаксовою ценосистемою, а демуаційна трансформація може бути порушеною зовнішніми чинниками на будь-якій стадії. Хід сукцесії також залежить від сили порушення біотопу зовнішніми чинниками, тривалості порушення, від території, на якій відбулося порушення, від рослинності, яка оточує порушену площу тощо. Природний і антропогенний вплив незначної сили може не призводити до загибелі ценосистеми, проте може загальмувати її розвиток на певній стадії на невизначено тривалий термін, утворюючи різні види клімаксу.

У біогеоценотичному покриві природного високогір'я Українських Карпат присутні три групи сукцесійних систем. Перша з них об'єднує корінні субальпійські гірськочагарникові і похідні від них чагарничкові і трав'яні біогеоценози, друга – корінні чагарничкові і похідні від них трав'яні біогеоценози субальпійського і

альпійського поясів, третя – корінні і похідні від них субальпійські і альпійські трав'яні біогеоценози.

На площах корінних чагарникових гірськососнин і душекєвін та лише окремих трав'яних ценозів формуються складні поліциклічні суцесійні системи [37] з великим бета-різноманіттям (числом стадій). На територіях, зайнятими корінними чагарничковими і трав'яними угрупованнями, в процесі біогеоценогенезу формуються моноциклічні і прості поліциклічні суцесійні системи, які в загальних рисах складаються з коротких лінійних або дивергентних дигресивних рядів та лінійних або конвергентних демуаційних рядів [38].

Особливості самоорганізації та еволюційних змін суцесійних систем карпатського високогір'я. Застосування системного підходу до вивчення біотичних і біокосних об'єктів дало можливість зрозуміти, що на різних рівнях їх організації процеси еволюції відбуваються по-різному. Поняття „еволюція ценосистем” більшістю фітоценологів і біогеоценологів застосовується для узагальнення процесів їх розвитку на різних ступенях організації [26, 72, 79, 82]. Як вважають О.В. Яблоков [86] і Я.П. Дідух [17], процес еволюції фітоценосистем не вкладається в рамки макроеволюції. На відміну від мікроеволюції (еволюційні перетворення видової популяції) і макроеволюції (еволюційні перетворення виду), тут діють якісно інші механізми передачі спадкової інформації, у зв'язку з чим процес еволюції рослинного покриву цими авторами умовно визначається як „мегаеволюція”. Цей термін використовував також І.І. Шмальгаузен [85] для означення еволюційних перетворень біогеосфери. Геоісторичний процес становлення біогеоценозів був названий В.М. Сукачовим [73] філоценогенезом, який тісно пов'язаний з паралельними процесами флоро- і фауногенезу, що визначають якісний (видовий) склад біогеоценозів. Еволюція організації ценосистем спрямована на підвищення ступеня незалежності внутрішньоценозного середовища від флуктуацій зовнішніх чинників [62]. Очевидно, стабільне середовище, що утворюється ценозом, підвищує його стійкість завдяки здатності гасити мутаційні процеси [23]. Звичайно, слід мати на увазі, що історико-еволюційні зміни біотичних і біокосних систем є завжди взаємообумовленими (спряженими), які С.С. Шварц [82] запропонував називати синеволюцією, а Б.О. Биков [7] біоценогенезом.

Як хорологічну і функціональну, динамічно стійку системну єдність, біогеоценоз визнають елементарною одиницею біогеосфери. Проте біогеоценози, на нашу думку, не можна трактувати основною одиницею еволюції біогеоценотичного покриву, тому що в переважній більшості вони не відтворюють самих себе, а є лише певними стадіями суцесійних рядів. Як зазначають Б.М. Міркін [54] і Р. Уїттекер [76], у фітоценозів (і біогеоценозів) немає власної історії, а складається вона з історій ценопопуляцій, що пов'язані переважно через упаковку реалізованих екологічних ніш в єдиному гіперпросторі ресурсів фізичного простору та біотичних відносин.

При виділенні елементарної одиниці еволюційних змін біогеоценотичного покриву, слід враховувати динамічний критерій по відношенню до корінного (клімаксового) біогеоценозу. За С.М. Разумовським [65-67], до ценосистем, здатних до еволюціонування, належать не первинні угруповання (у широкому розумінні), а сукупності біогеоценозів (суцесійні системи), пов'язані відносинами детермінованої ендоекогенетичної суцесії. На нашу думку, саме елементарна суцесійна система, якій властиві стійкість і періодична оборотність в часі, а отже здатність до самовідтворення, і є елементарною одиницею еволюційних змін біогеоценотичного

покриву, хоча часткові зміни відбуваються і в біогеоценозах, які представляють окремі сукцесійні стадії.

Загальновідомо, що індивідуальний розвиток організмів визначається, властивим конкретному біологічному виду, генотипом, а основою еволюції слугує індивідуальна генотипічна мінливість. Рушійним фактором еволюції є відбір, а завдяки фактору ізоляції забезпечується внутрішньовидова дивергенція, яка визначає різноманітність видів [70]. На популяційному рівні організації роль пам'яті і регулятора виконує генофонд конкретної популяції [10]. Тут еволюційний процес здійснюється шляхом відбору окремих індивідуумів за допомогою дії фітогенних полів у межах ценоосередків або груп особин одного виду, що відбувається на зміні ценотичної ролі популяції по відношенню до едифікатора [17].

У сукцесійних систем високогір'я в процесі біогеоценогенезу спостерігається своєрідна спадкова мінливість, боротьба за існування, певна ізоляція і природний добір видових ценофільних популяцій, тобто в них в тій чи іншій мірі діють усі фактори, які властиві мікро- і макроеволюції. Аналогом дивергенції в сукцесійних системах виступає диференціація, проявом якої, очевидно, є їх поліваріантність, яка забезпечує досягнення рівності між сукцесійною системою в процесі її розвитку і змінними умовами зовнішнього середовища. Еволюційний розвиток сукцесійних систем визначається генопластом [10] первинного набору ценофільних видових популяцій, який виконує роль пам'яті і регулятора і є аналогом генотипу та генофонду на екосистемному рівні організації.

Такому набору популяцій видів у високогір'ї Українських Карпат найближче відповідають флороценотипи (або флороценосвіти) [45], а популяційний склад ценозів, які утворюють окремі типи сукцесійних систем, зумовлюється флороценотипною диференціацією рослинного покриву.

Доки цей набір є постійним, структура конкретної елементарної сукцесійної системи самовідтворюється, у разі ж зміни компонентів, сукцесія відхиляється від норми. У випадку фіксації такої зміни в якості нової форми, ця трансформація може розглядатися, як елементарний акт філоценогенезу [24, 43]. При цьому, мегаеволюцію біогеоценотичного покриву можна визначити, як еволюцію організації сукцесійних систем, що не заперечує визначення філоценогенезу В.В. Жерихіним [99], який пропонує розуміти під ним процес набуття біотичною складовою екосистеми стійких самовідтворюваних відхилень від попередньої норми її організації.

До таких відхилень належить явище скорочення стадій сукцесійних систем. Інколи час проходження окремих стадій сукцесії може скорочуватися до мінімуму, створюючи враження їх повного випадіння. Проте є випадки, які дійсно свідчать про випадіння окремих стадій сукцесії. У сукцесійних системах лише угруповання клімаксового типу відзначаються відносною рівновагою продукційно-деструктивних процесів. Досягнення стійкості в процесі демутації визначається низкою втрат на попередніх стадіях. Саме тому існує тенденція до скорочення числа сукцесійних стадій, що переводить систему у ранг більш заощадливих. Якщо умовно вважати сукцесію особливим типом онтогенезу [100], то її вкорочення можна розглядати як філоценогенетичну модель неотенії [42], адже в обох випадках редукція окремих стадій розвитку призводить до мінімізації витрат для досягнення, в першому випадку, репродуктивного періоду, а в другому – клімаксової стадії.

Слід зазначити, що вкорочення сукцесії характерне для сукцесійних систем субальпійського, а особливо альпійського поясу карпатського високогір'я, де,

порівняно з іншими рослинними поясами, створюються найекстремальніші умови природного середовища. Саме тут заощадження ресурсів (пластичного матеріалу та використуваної енергії) є необхідною умовою конкурентоздатності новостворених структурно-функціональних одиниць. Крім того, згідно із законом максимізації енергії [68], у боротьбі з іншими системами зберігається лише та з них, яка сприяє найкращому надходженню енергії, з одного боку, та використовує більшу її частину найефективнішим способом, що підпорядковується другому закону термодинаміки. Напрямок розвитку системи за принципом заощадження енергії визначає адаптаціогенез, який є основним детермінуючим чинником еволюції [61, 63, 93].

Розповсюдження на значних площах високогір'я Українських Карпат таких ландшафтотвірних ценосистем, як трироздільноситничники, пухнастокуничники, вічнозеленоосочники, зігнутоосочники тощо, свідчить про формування субклімаксових біогеоценозів на передостанніх стадіях суцесії через втрату клімаксовими ценосистемами свого регуляторного потенціалу внаслідок зменшення їхньої площі. Оскільки і клімаксові біогеоценози, і попередні стадії суцесій є продуктами еволюції коадаптацій між співіснуючими популяціями [29], то оптимізація співвідношення між стабільністю клімаксових ценосистем і суцесійними витратами має бути важливим чинником самоорганізації суцесійних систем в процесі їх мегаеволюції, що і підтверджує вкорочення суцесій в екстремальних умовах високогір'я.

Слід однак зауважити, що утворення нових суцесійних систем є тривалим історичним процесом. Він потребує не меншого, а, ймовірно, навіть більшого часу, ніж формування нових видів. Вести мову про виникнення антропогенних ценозів, про антропогенну еволюцію також навряд чи є підстави. Всі угруповання, що описуються під цією назвою, при більш прискіпливому розгляді виявляються модифікаціями, інколи зовнішньо значно зміненими, певних стадій, частіше за все початкових, існуючих нині суцесійних систем. Звичайно, що вони не здатні без дії зовнішнього чинника до самопідтримання, а тим більше до самовідтворення.

Остання великомасштабна планетарна філоценогенетична перебудова суцесійних систем відбулася ще в середині крейдового періоду, яка була викликана витісненням голонасінних рослин покритонасінними [23]. Поселяючись на якійсь певній території, покритонасінні переривали хід нормальної суцесії мезофітних угруповань, які раніше існували на цій території, на якій вони вже не відновлювалися. Це пов'язано, мабуть, з тим, що ценосистеми відносно слабо інтегровані і їхні елементи часто є взаємозамінними. Іншими словами, для виникнення нового або перебудови вже існуючого угруповання компоненти його відбираються з числа вже існуючих в сусідніх біогеоценохоріонах.

Це явище відзначалося багатьма авторами, а найбільш повно його показав Ю.І. Чернов [80, 81]. Цікавим є той факт, що, як переконливо довів В.В. Жерихін [23], асоціації покритонасінних рослин, що витіснили флору голонасінних, сформувалися як азональні. Це і дозволило їм оселятися на будь-якій території, де корінна мезофітна рослинність з яких-небудь причин була порушена, наприклад внаслідок пожеж, оповзнів тощо.

В Карпатах менші за масштабами філоценогенетичні перебудови суцесійних систем відбувалися наприкінці неогенового періоду, коли континентальне похолодання клімату призвело до редукції вічнозеленої флори „полтавського типу” та її заміщення листопадною флорою „тургайського типу”. Карпати того часу були невисокими горами (близько 1000 м над р. м.) з достатньо добре розвинутою

поясною диференціацією рослинного покриву. Формування флори відбувалося за рахунок широкої міграції флористичних комплексів зі сформованих у палеогені рослинних угруповань суміжних територій. За даними Л.О. Тасенкевич [74], в неогені найбільш потужними були шляхи зі східноазійського та середземноморського генетичних центрів.

Наступна перебудова сукцесійних систем була пов'язана з глобальними змінами у флорі та рослинності Українських Карпат у плейстоцені. В цей час значно скоротилися площі листяних лісів, зі складу флори випали численні тепло- та вологолюбні види, відбулася концентрація флори в рефугіумах Передкарпаття, Закарпаття та південної частини Поділля [30, 44]. В голоцені остаточно сформувалась висотна рослинна пояснасть Карпат. Чергування різних кліматичних періодів (похолодання і потепління) сприяло міграції різних флористичних елементів, що відіграло визначальну роль у становленні і збагаченні флори та рослинного покриву. Про це свідчить склад генетичних, історичних і географічних елементів флори Українських Карпат [74], а також присутність голоценового елемента флори у складі сучасних сукцесійних систем [45, 48].

Висновки

1. Елементарна сукцесійна система визначається, як континуально-часова достатньо детермінована сукупність генетично пов'язаних між собою угруповань в процесі біогеоценогенезу в межах території, яку займає корінний біогеоценоз, цикл змін якого починається і завершується стадією клімаксу. Тип сукцесійної системи (циклоценоз) характеризує сукцесійні зміни в межах едафоцену. У високогірних біогеоценозах сукупності циклоценозів об'єднуються в сукцесійні комплекси.

2. У природному високогір'ї на площах корінних гірськоосочин і душекєвін формуються переважно складні поліциклічні циклоценози, а на місці корінних чагарничкових і трав'яних угруповань – моноциклічні і прості поліциклічні циклоценози, які в загальних рисах складаються з коротких лінійних або дивергентних дигресивних рядів та лінійних або конвергентних демутаційних рядів.

3. До механізмів саморегуляції сукцесійних систем належить детермінована поліваріантність напрямів сукцесійних змін, до механізмів самоорганізації – зміна бета-різноманіття (числа стадій), у тому числі явище редукції окремих стадій сукцесії, а також зміна ценофільного альфа-різноманіття, що має тенденцію до збільшення на середніх стадіях сукцесії.

4. Еволюційний розвиток сукцесійних систем визначається генопластом, що зосереджений у первинному наборі ценофільних видових популяцій, котрий може виступати аналогом генотипу особин або генофонду популяції на екосистемному рівні організації живого. Доки цей набір є постійним, структура конкретної елементарної сукцесійної системи самовідтворюється, у разі ж зміни компонентів, може утворюватись якісно нова форма її структури, що можна розглядати елементарним актом мегаеволюції біогеоценотичного покриву. Цикл змін елементарної сукцесійної системи має всі ознаки кванта, а це дозволяє вважати її елементарною одиницею еволюційних змін біогеоценотичного покриву.

5. У зв'язку з процесами подальшої антропоізації природних біогеоценозів і впливом глобального потепління на висотно-температурний режим [33, 92], можна очікувати у майбутньому нових еволюційних змін сукцесійних систем високогір'я Українських Карпат за рахунок посилення міграції видів і внаслідок цього інвазії до складу флори нових алохтонних елементів – потенційних ценотвірних видів.

1. Александрова В.Д. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1961. – 66, вып. 3. – С.101-113.
2. Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника: в 4 т. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 300-447.
3. Александрова В.Д. О методе моделирования в фитоценологии // Ботан. журн. – 1970. – 55, № 3. – С. 369-375.
4. Анишин П.А. Генезис северных ельников // Лесоведение. – 1984. – № 5. – С. 10-18.
5. Бергаланфи Л. фон. Общая теория систем, критический обзор // Исследования по общей теории систем: статьи. – М., 1969. – С. 23-82.
6. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – 477 с.
7. Быков Б.А. Биоценозы и эволюция // Флора и растительные ресурсы Казахстана. – Алма-Ата: Наука КазССР, 1975. – С. 23-35.
8. Василевич В.И. Очерк теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 247 с.
9. Викторов С.В. Индикация природных процессов // Теоретические вопросы фитоиндикации: статьи. – Л.: Наука, 1971. – С. 62-70.
10. Голубец М.А. Биотическая эволюция: сущность, условия, факторы, особенности // Методологические проблемы эволюционной теории. – Тарту: Изд-во Ин-та зоол. и ботан. АН ЭССР, 1984. – С. 50-52.
11. Голубец М.А. Біотична різноманітність і наукові підходи до її збереження. – Львів: Ліга-Прес, 2003. – 33 с.
12. Голубец М.А. Ретроспектива і перспектива лісової типології. – Львів: Поллі, 2007. – 78 с.
13. Голубец М.А., Малиновский К.А. Принципы класифікації та класифікація лісової, чагарникової й лучної рослинності Карпат // Досягнення ботан. науки на Україні 1965-1966 рр.: статті. – К.: Наук. думка, 1966. – С. 45-53.
14. Голубец М.А., Малиновский К.А. Принципы классификации и классификация растительности Украинских Карпат // Ботан. журн. – 1967. – Т. 52, № 2. – С. 189-201.
15. Голубец М.А., Малиновский К.А. Классификация растительности Украинских Карпат // Проблемы ботаники. – Л.: Наука, 1969. – Т. 11. – С. 237-254.
16. Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре / Под ред. К.А. Малиновского. – К.: Наук. думка, 1984. – 208 с.
17. Дідух Я.П. Еволюція фітоценосистем і роль антропогенного фактора в її процесах // Укр. бот. журн. – 1987. – 44, № 2. – С. 86-93.
18. Дидух Я.П. Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция, охрана). – К.: Наук.думка, 1992. – 256 с.
19. Дідух Я.П. Теоретичні проблеми еволюції рослинного покриву // Ю.Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука: Матеріали читань, присвячених 100-річчю з дня народження Ю.Д. Клокова (Київ, 10-13 листопада 2002 р.). – К.: Фітосоціоцентр, 2002. – С. 12-26.
20. Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – 152 с.
21. Дымина Г.Д. Онто- и филоценогенез. Объем основной эволюирующей единицы фитоценоза. – Новосибирск, 1987. – 53 с. – (Препринт / СО АН СССР, ЦСБС).
22. Емельянов И.Г. Роль разнообразия в функционировании биологических систем. – К., 1992. – 64 с. – (Препринт / АН Украины, Ин-т зоологии; 92.6).
23. Жерихин В.В. Природа и история травяных биомов // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. – С.-Пб.-М.: Ин-т геогр. РАН, 1993. – С. 29-49.
24. Жерихин В.В. Усечение сукцесий: возможный механизм диверсификации биомов // Избранные труды по палеобиологии и филоценогенетике. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. – С. 173-188.
25. Злобин Ю.А. Исследование механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценологическую структуру растительного покрова // Ботан. журн. – 1976. – Т. 61, № 4. – С. 466-479.

26. Камелин Р.В. Филогенез (проблемы и опыт изучения) // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. – СПб.: Наука, 1994. – С. 116-132.
27. Карамышева З.В. О петро-литогенной комплексности растительного покрова каменистых степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 8. – С. 1183-1186.
28. Кияк В.Г. Структура популяцій рослин в угрупованні *Seslerietum cariceto-festucosum* // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 3. – С. 10-13.
29. Климишин А.С. Демутационные изменения растительности Карпат при заповедании // Проблемы охраны природы и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны: всесоюз. совещ., Березинский заповедник, 23–25 сент. 1986 г.: тезисы докл. – М., 1986. – С. 102-103.
30. Климишин О.С. Стан популяцій реліктових трав'яних рослин на Розточчі // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 1994. – Т. 11. – С. 65-68.
31. Климишин О.С. Довгочасний моніторинг відновлення угруповань *Duschekia viridis* (Chaix) Oriz на заповідних територіях Чорногори (Українські Карпати) // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2004. – Т. 20. – С. 107-114.
32. Климишин А.С. Моніторинг відновлення первинного рослинного покриву у високогір'ї Чорногори // Актуальні питання досліджень рослинного покриву Українських Карпат: матеріали міжнар. регіон. наук. конф., 4–6 жовт., 2007 р. – Ужгород, 2007. – С. 64-66.
33. Климишин О.С. Демутаційна трансформація високогірних фітосистем Українських Карпат // Вісник Прикарпатськ. ун-ту. Серія біол. – 2007. – Вип. 7-8. – С. 279-281.
34. Климишин А.С. Структурні рівні і сукцесійна організація біосистем // Наук. зап. Держ. природозн. музею НАН України. – Львів, 2008. – Вип. 24. – С. 27-34.
35. Климишин О.С. Антропогенна сукцесійна трансформація приполюсних лісів Українських Карпат // Відновлення порушених природних екосистем: Матеріали Третьої міжнар. конф. (м. Донецьк, 7-9 жовтня 2008 р.). – Донецьк, 2008. – С. 256-262.
36. Климишин О.С. Філогенетичні перебудови сукцесійних систем карпатського високогір'я // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття: матеріали міжнар. наук. конф., Львів-Пожизевська, 23-27 вер. 2008. – Львів, 2008. – С. 174-175.
37. Климишин О.С. Сукцесійна трансформація високогірних біогеоценозів Українських Карпат: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: спец. 03.00.16 „Екологія”. – Дніпропетровськ, 2008. – 44 с.
38. Климишин О.С. Сукцесійна трансформація корінних трав'яних фітоценозів високогір'я Українських Карпат // Вісник Прикарпатськ. ун-ту. Серія біол. – 2008. – Вип. 9. – С. 15-23.
39. Климишин О.С., Кияк В.Г. Структура ценопопуляцій рослин в угрупованні *Juncetum festucosum supinae* // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 5. – С. 52-54.
40. Климишин О.С., Слободян Г.М. Щільність і віковий склад фітоценопопуляцій карпатських чорничників // Укр. бот. журн. – 1983. – Т. 40, № 1. – С. 62-66.
41. Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. – М.-Л.: АН СССР, 1959. – Т. 1. – С. 23-75.
42. Лисенко Г.М. Неотенія та „вкорочення” сукцесій як специфічні стадії онто- та філогенезу // Актуальні питання досліджень рослинного покриву Українських Карпат: матеріали регіон. наук. конф., 4-6 жовт., 2007 р. – Ужгород, 2007. – С. 79-80.
43. Лисенко Г.М. Критичний період автогенетичної сукцесії степових фітоценозів як вияв процесів філогенезу // Вісник Львівськ. ун-ту. Серія біол. – 2007. – Вип. 45. – С. 85-90.
44. Малиновський А.К. Аналіз сучасного поширення реліктових видів у вирішенні питань історії флор // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 1994. – Т. 11. – С. 69-75.
45. Малиновський А.К. Лісові флороценозні комплекси Українських Карпат: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра с.-г. наук: спец. 06.00.03 „Лісознавство і лісівництво”. – Львів, 2004. – 40 с.

46. Малиновський А.К. Системний підхід у фітоценології // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2007. – Вип. 23. – С. 119-136.
47. Малиновский К.А. Растительность высокогорья Украинских Карпат (эколого-фитоценологическая характеристика, сравнение со странами-аналогами, рациональное использование, улучшение и охрана): автореф. дис. на соискание учен. степени д-ра биол. наук: спец. 03.00.05 „Ботаника”. – К., 1969. – 63 с.
48. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1980. – 278 с.
49. Малиновський К.А. Вплив заповідання на відновлення рослинності Карпатського національного природного парку // Укр. бот. журн. – 1998. – Т. 55, № 4. – С. 444-449.
50. Малиновский К.А., Климишин А.С. Динамика биогеоценологического покрова высокогорья Украинских Карпат // Общие проблемы биогеоценологии: II Всесоюз. совещ., Москва, 11-13 нояб. 1986 г.: тезисы докл. – М., 1986. – С. 65-67.
51. Малиновський К.А., Климишин А.С., Попадюк Р.В. Вплив режиму заповідності на відновлення корінної рослинності у високогір'ї Карпат // Укр. бот. журн. – 1987. – Т. 43, № 3. – С. 62-66.
52. Миркин Б.М. Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. – 1984. – Вып. 5. – С. 139-232.
53. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
54. Миркин Б.М. Множественность синтаксономических решений: причины и следствия // Журн. общ. биологии. – 1986. – 47, № 4. – С. 494-504.
55. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
56. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
57. Номоконов Л.И. Общая биогеоценология. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1989. – 456 с.
58. Норин Б.Н. Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. – Л.: Наука, 1979. – 198 с.
59. Норин Б.Н. Растительный покров: ценологическая организация и объекты классификации // Ботан. журн. – 1983. – Т. 68, № 11. – С. 1449-1455.
60. Норин Б.Н. Формирование тундровых и лесных фитоценологических систем в горах Субарктики // Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство: II Всесоюз. симпозиум, 1986 г.: тезисы докл. – Якутск: Изд-во СФ АН СССР, 1986. – Вып. 2. – С. 24-25.
61. Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – 376 с. – (т. 2).
62. Плотников В.В. Задачи и перспективы эволюционной биогеоценологии // Журн. общей биологии. – 1985. – Т. 46, № 3. – С. 317-325.
63. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. – М.: Прогресс, 1986. – 431 с.
64. Работнов Т.А. Фитоценология. – 2-е изд. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 296 с.
65. Разумовский С.М. Основные закономерности сукцессионной динамики фитоценозов // Моделирование биогеоценологических процессов. – М.: Наука, 1981. – С. 47-62.
66. Разумовский С.М. Закономерности динамики биогеоценозов. – М.: Наука, 1981. – 232 с.
67. Разумовский С.М. Избранные труды. – М.: КМК Scientific Press, 1999. – 560 с.
68. Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. – М.: Наука, 1982. – 144 с.
69. Сварник М.И. Структура ценопопуляций в угрупованнях гірськососнового дигресивного ряду // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 2. – С. 23-27.
70. Северцов А.С. Основы теории эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 320 с.
71. Сочава В.Б. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР. – 1961. – Вып. 27. – С. 5-22.
72. Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботан. – 1942. – № 1/3. – С. 5-17.
73. Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 5-50.

74. Тасенкевич Л.О. Природна флора судинних рослин Карпат, її особливості та генезис: автореф. дис. на соискание учен. степени д-ра биол. наук: спец. 03.00.05 „Ботаника”. – Львів, 2006. – 35 с.
75. Ткаченко В.С. Автогенез степів України: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 „Ботаніка”. – К., 1992. – 49 с.
76. Уитеккер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
77. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. – 464 с.
78. Фрей Т. Э.-А. Фитоценоз как многомерная стохастическая система // Тр. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1970. – 38. – С. 237-247.
79. Хайтун С.Д. Фундаментальная сущность эволюции // Вопр. философии. – 2001. – № 2. – С. 152-166.
80. Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 5-23.
81. Чернов Ю.И. Флора и фауна, растительность и животное население // Журн. общ. биологии. – 1984. – Т. 45, № 6. – С. 732-746.
82. Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – С. 213-228.
83. Шмальгаузен И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1961. – 66, вып. 2. – С. 104-134.
84. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск: Наука, 1968. – 223 с.
85. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
86. Яблоков А.В. Популяционная экология. – М.: Высш. школа, 1987. – 304 с.
87. Ярошенко П.Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 474 с.
88. Ярошенко П.Д., Грабарь В.А. Смены растительного покрова Закарпатья. – Л.: Наука, 1969. – 112 с.
89. Badania biologiczne ekosystemow ladowych i wodnych Roztocza i Karpat Wschodnich w warunkach antropopresji / Mat. Lubelsko-Lwowskiej sesji nauk., 25-27. 09. 1989. – Lublin: Wyd-wo UMCS, 1990. – 165 s.
90. Clements F.E. Plant succession and indicators. – N.-Y.: Hafner press, 1973. – 453 p.
91. Fukarek F. Fitosociologia. – Warszawa: PWR i L, 1967. – 218 s.
92. Hansen J., Sato M., Ruedy R. [et al.]. Climate simulations for 1880-2003 with GISS modelE. Date of access: October 16, 2006. – Available on URL: <http://arxiv.org/abs/physics/0610109>.
93. Kennedy I.R. Action in Ecosystems: Biothermodynamics for Sustainability. – Baldock (Hertfordshire, England): Research Studies Press Ltd, 2001. – 251 p.
94. Matuszkiewicz W., Polakowska M. Materiały do fitosocjologicznej systematyki borów mieszanych w Polsce // Acta Soc. Bot. Poloniae. – 1995. – Т. 8, № 5. – 79 s.
95. Scamoni A. Wstęp do fitosociologii praktycznej. – Warszawa: PWR i L, 1967. – 247 s.
96. Sokolowski A.W., Kliczkowska A., Grzyb M. Okreslenie jednostek fitosociologicznych wchodzących w zakres siedliskowych typów lasu // Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa. – 1997. – Ser. B, № 32. – S. 5-55.
97. Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. – 1935. – V. 16, № 3. – P. 284-307.
98. Wysocki C., Sikorski P. Fitosociologia stosowana. – Warszawa: Wyd-wo SGGW, 2002. – 449 s.
99. Zherikhin V.V., Rozanov A.Yu. e.a. (eds.). Phylogenesis and phylocoenogenesis // Evolution of the Biosphere. Rec. Queen Victoria Mus. & Art Gallery. – Launceston, 1997. – № 104. – P. 57-63.
100. Zherikhin V.V., Rozanov A.Yu. e.a. (eds.). Succession pruning: a possible mechanism of biome diversification // Evolution of the Biosphere. Rec. Queen Victoria Mus. & Art Gallery. – Launceston, 1997. – № 104. – P. 65-74.