



# Курс “Екологія лісових екосистем”

Спеціальність 101 Екологія

Інститут екології Карпат НАН України  
Викладач к.б.н., с.н.с. Шпаківська Ірина

A decorative border of autumn leaves and berries surrounds the central text. The leaves are in various shades of orange, yellow, and brown, with some showing detailed vein patterns. Small clusters of bright orange berries are scattered throughout the composition.

# Лекція 2.

Генезис лісових екосистем.

Біосферна роль лісів.

Функціональні особливості та сукцесії.



# 21 березня - Міжнародний день лісів

21 березня в Північній півкулі відзначають Всесвітній день лісів за роль і значення лісів та лісового господарства в житті суспільства. Щороку в цей день фахівці знаходять час для обговорення цінності лісу. Населення може дізнатися, як відбувається або ж має відбуватися збалансоване управління лісами, невиснажливе використання лісових ресурсів (без заподіяння шкоди лісовим екосистемам) з метою їх збереження для майбутніх поколінь.

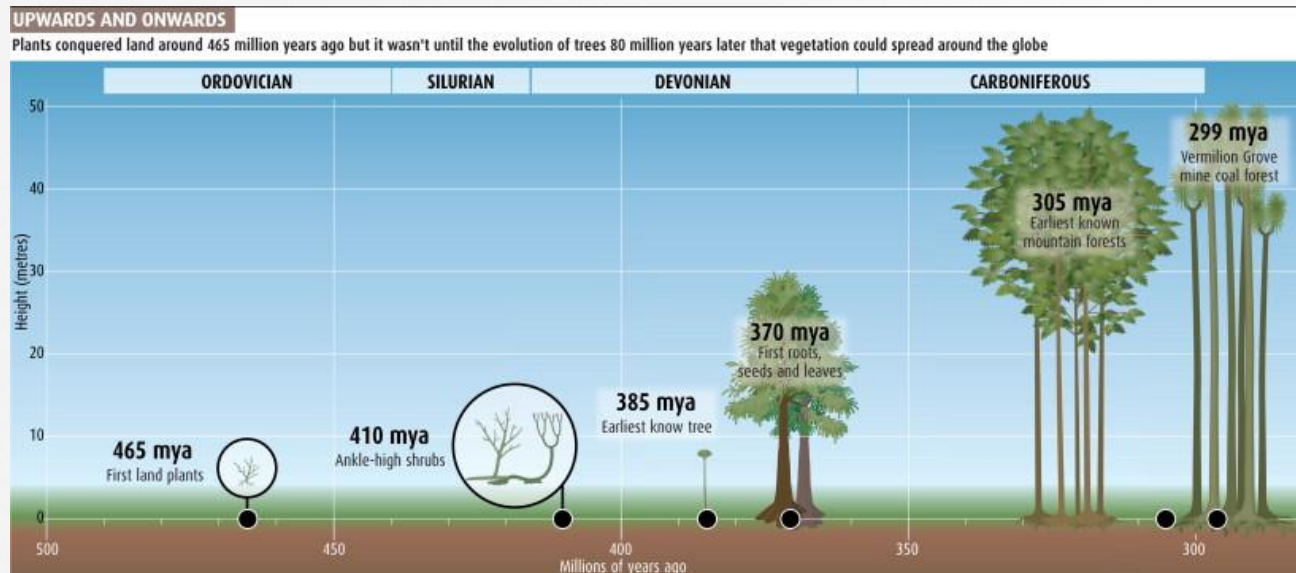
***Цю традицію було започатковано в 1971 році під час загальних зборів Європейської конфедерації сільського господарства, на яких було обговорено важливість вміння цінувати значення власних лісових ресурсів.***

Так зародилася ідея проголошення Всесвітнього дня лісів, яка одразу ж була підтримана Продовольчою та сільськогосподарською організацією ООН (ФАО). Європейська конфедерація сільського господарства зазначила, що цей день має бути набагато важливішим за Всесвітній день дерева.

***«Всесвітній день лісів потрібно використовувати для поширення інформації про всі аспекти багатства лісу, представлені з трьох позицій: виробництво, захист та відновлення, а також їхній зв'язок із заповіданням», – було зазначено конфедерацією.***

## Формування лісових екосистем в історичному аспекті

- На земній кулі лісові екосистеми є одними з найдавніших, коріння їх генезису (походження) – сягає в глибоке минуле.
- Першими деревами були гігантські хвощі і плауни, що досягали у висоту більше ніж 7,5 м. Ці дерева в пізньому девоні формували низькорослі ліси з підліском з примітивних папоротей та інших дрібних рослин. Протягом кам'яно-вугільного періоду, який розпочався близько 345 млн років тому, на великих територіях суші росли густі ліси з гігантських хвощів, плаунів і деревоподібних папоротей висотою до 30 м і більше.
- У тріасовому і юрському періодах саговникові і хвойні були основними лісотвірними породами. З'явилося багато гінкгових. Починаючи з кінця юрського періоду в лісах підвищувалася роль деревних видів з групи квіткових рослин.
- Протягом мільйонів років площі, займані лісами, їх видовий склад і продуктивність змінювалися залежно від зміни природно-кліматичних умов і природної родючості ґрунтів.





## *Специфічні особливості лісової рослинності*

- 1. Багатоярусна вертикальна структура**, яка дозволяє найбільш повно використовувати ресурси середовища існування і формувати максимальну продукцію біомаси в розрахунку на одиницю площі.
- 2. Горизонтальна мозаїчність**, яка створює велику різноманітність екотипів усередині лісового масиву, що забезпечує підвищення видового різноманіття рослин, які формують лісовий фітоценоз і, у свою чергу, тим самим підвищує стійкість лісової екосистеми.
- 3. Поєднання** в лісових екосистемах видів рослин різних біоморф, стратегій життя і функціональних типів.
- 4. Своєрідна структура біомаси лісового фітоценозу.** За кількістю в ній переважають здеревілі тканини стовбурів дерев і чагарників. На їх частку припадає не менше ніж 60% загальної біомаси екосистеми.
- 5. У лісових екосистемах накопичується велика кількість відмерлої фітомаси** – хмизу, листового опаду і т.п., що становить особливий шар на поверхні ґрунту – підстилку. Лісова підстилка відіграє важливу функціональну роль: охороняє лісові ґрунти від висихання, пом'якшує температурні коливання в кореневмісному шарі ґрунту, забезпечує органічною речовиною процес ґрунтоутворення.
- 6. Найбільша кількість видів консументів і редуцентів** (травоїдних тварин, хижаків, птахів, комах, грибів тощо) порівняно з будь-якими іншими екосистемами планети

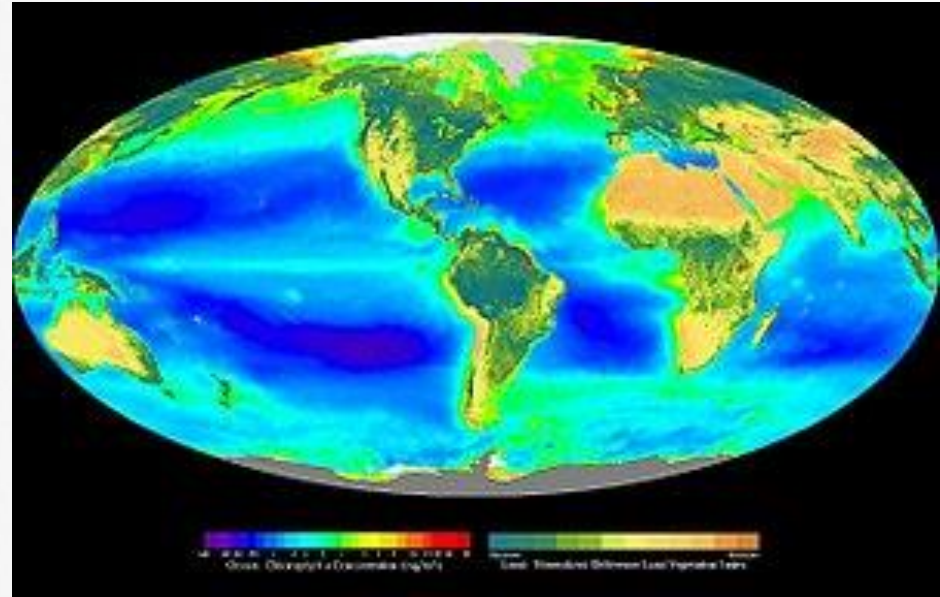


## *Монодомінантні та полідомінантні ліси*

- У різних регіонах земної кулі залежно від складу флори і природно-кліматичних умов генезис лісів протікав по-різному. В одних регіонах формувалися монодомінантні, а в інших – полідомінантні ліси.
- **Монодомінантні ліси**, деревостани яких формують рослини одного виду, розвиваються в разі, якщо цей вид є потужним едифікатором, ключовим видом і на основі механізму конкуренції витісняє інші види лісових порід.
- **Полідомінантні ліси**, які зазвичай називають терміном «мішаний ліс», мають деревостан, який утворений кількома видами деревних рослин приблизно в рівних пропорціях.
- Формування таких лісів пояснює модель, розроблена Огрен і Фагерштрємом (Egren, Fagerstrom, 1984). Відповідно до цієї моделі види близької екології співіснують в одній екосистемі завдяки стохастичному характеру трьох параметрів:
  - а) випадковий характер дисперсії насіння, коли насіння різних видів деревних порід здебільшого розподіляється контагіозно і переважає в окремих місцях;
  - б) стохастичне формування і розподіл регенераційних ніш в екосистемі, які сприяють проростанню насіння і розвитку підросту тієї чи іншої деревної породи;
  - в) розбіжність насінневих років у різних видів деревних порід.

## Біосферна роль лісів

- а) кліматорегулювальну;
- б) водоохоронну і водорегулювальну;
- в) ґрунтозахисну і середовищезахисну;
- г) санітарно-гігієнічну;
- д) рекреаційну.



*Наведений перелік містить тільки деякі узагальнені функції, які виконують лісові екосистеми як частина біосфери планети.*

*Фактично головне призначення лісів полягає в тому, що вони не просто складова і за розміром найсуттєвіша частина біосфери, а в тому, що ліси забезпечують саме існування біосфери планети, оскільки їхній питомий структурно-функціональний внесок в неї вищий, ніж усіх інших типів рослинного покриву.*

*Лісові екосистеми продукують і містять величезну кількість біомаси. Вони відіграють велику роль у збереженні водних і земельних ресурсів, є місцем проживання багатьох видів тварин, а також активно перетворюють хімічні речовини різного типу, є резервом чистого повітря і поповнення атмосфери киснем*



## Продуктування біомаси лісовими екосистемами.

- Унікальність екологічної та біосферної значущості лісів для планети і всього живого на ній визначається, у першу чергу, їх активним функціонуванням як утворювачів біомаси.
- Біомаса лісів земної кулі значно перевищує біомасу, яку продукують інші типи рослинності на суші. Загальна біологічна продукція лісів на Землі становить 20,5 млрд тон.
- **Займаючи 8% поверхні Землі, ліси синтезують більш ніж 33% усієї органічної речовини** (Дювіньо, Танг, 1968). За цим параметром ліси перевершують усі інші екосистеми світу.
- Підвищена біопродукція лісових екосистем пов'язана з особливостями обміну речовин у рослин які їх формують. Метаболічні переваги лісів полягають у більш високому ККД фотосинтезу більшості видів деревних порід. **Середній показник на планеті становить 0,33%**, тоді як у посівах ККД – лише 0,25%, а в степових і лучних екосистемах – 0,1% (Агесс, 1982).
- Це, відповідно, зумовлює різну продуктивність надземної біомаси в цих екосистемах. За оцінками Р. Сміт (Smith, 1976) продуктивність лісових екосистем становить у середньому 1200–2000 г/м<sup>2</sup>/рік, тоді як продуктивність посівів сільськогосподарських культур тільки – 650 г/м<sup>2</sup>/рік, а лучних екосистем – 500 г/м<sup>2</sup>/рік.



## Адаптаційна роль листків в лісових екосистемах

Підвищує загальну біопродуктивність листяних деревних порід у лісах адаптаційна пристосовність їхніх листків.

Залежно від умов освітлення вони диференціюються на **світлові і тіньові**. Ці два типи листків відрізняються загальним вмістом хлорофілу і співвідношенням хлорофілу а і хлорофілу б кронах лісових дерев світлові і тіньові листки займають різне просторове положення.

Перші мають листкові пластинки, що піднімаються косо вгору, а другі розташовані здебільшого горизонтально розрізняються листки лісових рослин і за розміром, при цьому великі і дрібні розташовуються так, щоб найбільш повно перехоплювати потік сонячної радіації. Це явище дістало назву **листкової мозаїки**.

Поділ листків на світлові і тіньові в поєднанні з утворенням листкових мозаїк **забезпечує максимальне використання енергії сонячного світла**.

В екології лісу взагалі надається велике значення розвитку листків рослин. Їх розмір, кількість, морфологічна й анатомічна будова несуть важливу інформацію про середовище проживання рослини. І.А. Шульгін (1973) справедливо писав: «Лист – індикатор екологічного режиму».

## *Листкова мозаїка*



Мозаїчне розташування листків, характерне для дерев липи, ліщини, дуба та інших деревних порід (джерело:

[http://www.tdecologica/s/info/porody\\_derevev/lipa](http://www.tdecologica/s/info/porody_derevev/lipa))

## Фотосинтетична активність

Висока біопродукція в лісах досягається також завдяки **продлонгації періоду фотосинтетичної активності**.

У хвойних деревних порід вона фактично цілорічна, оскільки фотосинтез повністю гальмується тільки в дні з найсильнішими морозами.

У листопадних лісах збільшення продукційного сезону забезпечується наявністю в трав'яно-чагарничковому ярусі особливої групи рослин – **ефемероїдів**. Це холодостійкі рослини, у яких фотосинтез розпочинається відразу після танення снігу і навіть в разі, якщо сніг розтанув не в повному обсязі, але листки звільнилися.



- На Землі налічується близько 650 видів ХВОЙНИХ

## Середовищетвірна функція лісових екосистем.

Одна з найважливіших біосферних функцій лісів планети – **поповнення атмосфери киснем**.

Листки дерев, поглинаючи в процесі фотосинтезу вуглекислий газ, збагачують повітря киснем. **Близько 60% кисню, що надходить в атмосферу, є продуктом фотосинтетичної діяльності рослин лісових екосистем.**

За таким показником, як продукування кисню, лісові екосистеми переважають усі інші.

Соснові ліси за рік виділяють кисню 30 т/га, листяні – 16, тоді як, для порівняння, сільськогосподарські посіви – тільки від 3 до 10 т/га. Отже, ліс виділяє кисню більше, ніж агроекосистеми на такій самій площі.

Найбільше кисню в лісах продукують дуб і модрина – 6,7 т/га, досить високий показник у сосни і ялини – 4,8–5,9 т/га. Крім того, маса підросту, підліску та трав'яного покриву продукує 10–20% кисню від загальної кількості, що виділяється всім деревостаном (Нічипорович, 1972, Овчаров, 1993).



## Середовищевірна функція лісових екосистем.

Тропічні ліси також роблять значний внесок у колообіг кисню. **Їх частка в цьому процесі становить близько 28% загальної кількості кисню в атмосфері у світі.** Часто *дощові тропічні ліси називають легенями Землі.*

Деякі дослідники (Лотош, 2007) звертають увагу на те, що в лісових екосистемах внутрішні витрати кисню досить високі. Він витрачається на дихання всіх живих організмів лісу, великі його кількості споживають мікроорганізми, які мінералізують деревний і листовий опад. Однак, це не знижує загальної високої оцінки внеску лісових екосистем у газовий склад атмосфери планети.





## Водорегуляційна функція

Вони **утримують атмосферні опади**, суттєво **знижують поверхневий стік води**, переводячи його у внутрішньогрунтовий, і тим самим запобігають водній ерозії. Цей процес реалізується завдяки наявності лісової підстилки, особливому мікрорельєфу в лісі і розвиненості мохів та лишайників на поверхні ґрунту.

**Лісова підстилка** має високу водоутримувальну здатність: кількість води в підстилці може бути в 5–6 разів більшою, ніж її суха вага.

Крім того, **внутрішньогрунтовому стоку води** сприяє висока шпаруватість лісових ґрунтів, створювана підвищеною кількістю органічних залишків, і розпушувальна дія коренів рослин і різних ґрунтових тварин. У післязимовий період перехід поверхневого стоку води у внутрішньогрунтовий обумовлений більш пізнім і більш розтягнутим у часі таненням снігу.

Ліси **підтримують певний рівень ґрунтових вод** завдяки високим витратам води на транспірацію всіх лісових рослин. Тому **вирубка лісів** впливає на рівень ґрунтових вод. Відомі численні факти підвищення рівня ґрунтових вод після рубки лісу, пожеж та інших лих, які знищують деревостани. Таке підвищення рівня ґрунтових вод іноді є настільки значним, що призводить до заболочування вирубок.

## *Грунтозахисна роль лісів*

Грунтозахисна роль лісів виявляється в тому, що вони значною мірою **запобігають ерозії ґрунтів.**

Завдяки потужному розвитку корневих систем деревних і трав'янистих рослин ліси сприяють закріпленню рухливих частинок ґрунту.

Грунтозахисна функція лісів відіграє особливо велику роль у гірських екосистемах та на підвищеннях ландшафту.

В Україні найбільш важливою є ґрунтозахисна функція лісів у Карпатах, у Гірському Криму і на Волино-Подільській височині.





## Кліматорегулююча роль

Масиви лісу істотно **знижують швидкість вітру**. За швидкості вітру 50–60 м/с всередині лісу швидкість вітру знижується на 20-30%, а іноді і на 50%. Енергія вітру витрачається на тертя об стовбури і гілки та перетворюється на теплоту, а також на механічну роботу з розгойдування стовбурів, гілок і т. п. Вплив лісу на швидкість вітру стає помітним в напрямку: в бік лісу – на відстані 250 м, а при направленні вітру від лісу – на відстані до 1500 м. Швидкість вітру безпосередньо в лісі ледь сягає 1 м/с.

Виключно важливим є загальний вітровий режим регіону. Мусонні дощі, які частково надходять в Україну із заходу, несуть вологе повітря й опади. Південно-східні суховії, які мають місце в степовій і дещо рідше в лісостеповій зоні, приносять гаряче сухе повітря, що негативно діє на багато видів лісових рослин і на лісові екосистеми в цілому.

Вітер високої швидкості може бути негативним фактором, викликаючи в лісі **вітровали деревостану**. За швидкості вітру 20 м/с випадають окремі дерева (старі, уражені шкідниками), за швидкості 25–30 м/с – групи дерев, а за швидкості 35–40 м/с відбувається суцільний вітровал (Скворцова та ін., 1983). **Особливо чутливі до впливу сильних вітрів деревні породи з поверхневою кореневою системою**. Тому в змішаних насадженнях ялина випадає швидше від сосни або берези. Частіше за все вітровали мають місце на перезволожених ґрунтах з поганою аерацією.



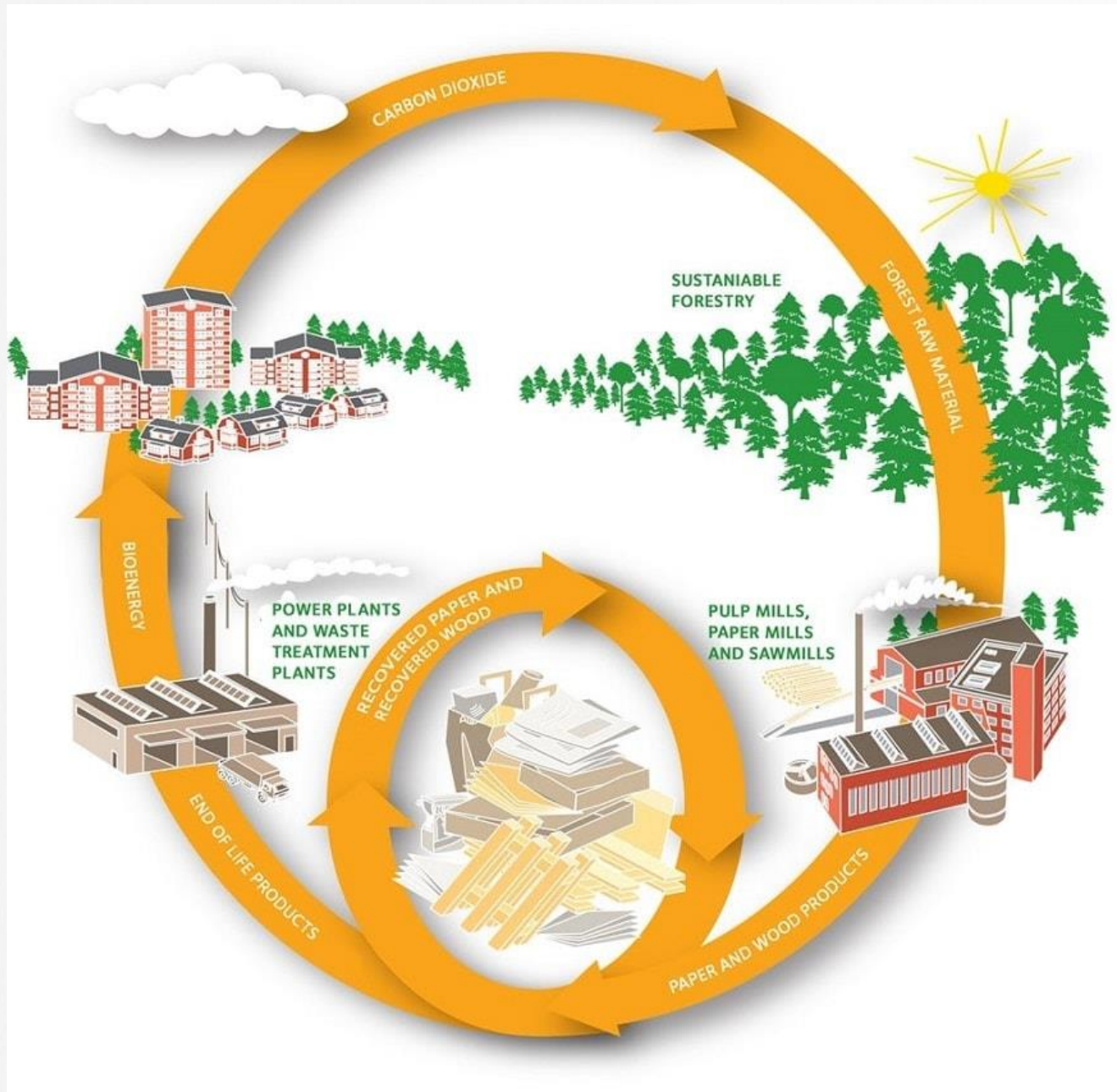
## Кліматорегулююча роль

Значною мірою впливає ліс і на **температуру** повітря та ґрунту.

Середньорічна амплітуда температурних коливань ґрунту на полях і луках в умовах помірного клімату сягає 35–40 °С, тоді як під наметом листяного лісу 25–30 °С, а в ялинниках тільки 23–28 °С. Дослідженнями встановлено, що в літні місяці ліс, затримуючи частину сонячної радіації, знижує температуру ґрунту, а взимку, навпаки, ґрунт у лісі значно тепліший, ніж на відкритих ділянках (Побединський, 2013).

Такий вплив виявляється не тільки в межах лісового масиву, а й поширюється на прилеглі території. На кожні 10% збільшення лісистості відкритої місцевості температура повітря на відкритих просторах у літній час знижується на 0,2–0,4 °С, у зимовий – підвищується на 0,3–0,6 °С.





## Санітарно-гігієнічна функція лісів



Не випадково, що ліси та лісопарки є улюбленими місцями для відпочинку людей. При цьому рекреаційна роль лісових екосистем у міру зростання процесу урбанізації, коли все більша частина населення проживає в містах, різко збільшується.

Установлена **шумопоглинальна здатність насаджень**. Вона залежить від породи, повноти насадження і кількості підросту. Так, на відстані 80–100 м від джерела шуму (автомобільна дорога) в лісі з повнотою 0,8 за наявності підросту і підліску засвідчується зниження звукового тиску до 30 дБ.



## Стабілізувальний екологічний вплив лісів

**Екологічні функції лісів поширюються далеко за межі їх зростання.** Вони впливають на всі інші екосистеми планети. Так, А.П. Травлеєв і Н.С. Бєлова (2008) показали **особливу екологічну значущість лісів у степовій зоні України.** Ліс і в цих умовах є фактором ґрунтоутворення. Хоча в степовій ґрунтово-кліматичній зоні мінералізація рослинних залишків відбувається за специфічною схемою і залежно від локальних умов під наметом лісу в степу формуються ксерофітно-лісові чорноземи, мезофітно-лісові чорноземи і справжні лісові чорноземи, проте саме ліси забезпечують ґрунтоутворюючий процес на ділянках, де відсутня степова рослинність.

Стабілізувальний екологічний вплив лісів залежить від розміру лісових масивів та їх місця в ландшафті. Істотну роль в цьому ефекті лісів відіграє їх характер. **У першу чергу, на екологічних функціях лісу позначається їх породний склад, бонітет, вік деревостану, його висота, зімкнутість деревостану.**

Ліси з різними лісотоксаційними характеристиками в різний спосіб впливають на екологічні параметри навколишнього середовища.

Найбільшою мірою дія лісів на клімат, ґрунти і водний режим виражена в **клімаксових змішаних лісах** (Кітредж, 1951).



## Ліси і біорізноманіття

Ліси мають високу флористичну різноманітність. У лісах Євразії зареєстровано більш ніж 3500 судинних рослин, з яких 180 видів – аборигенні деревні та чагарникові породи.

Лісові екосистеми є місцем проживання для багатьох форм тварин – від комах і птахів до великих ссавців. У **широколистяних та змішаних лісах** налічується 50–60 видів ссавців і 120–150 видів птахів. У **хвойних лісах** біорізноманіття тварин не набагато нижче: фауна гніздових птахів становить 120–150 видів, а ссавців до 40–50. **Для тропічних лісів** ці показники набагато вищі. Було підраховано, що в кронах одного виду тропічних дерев *Luehea seetana* мешкає близько 1200 видів жуків, із них – видоспецифічних 163 види.

При цьому структурна диференціація лісових екосистем усіх їх забезпечує харчуванням і захистом, значно пом'якшуючи конкуренцію між різними формами життя. Отже, ліси виявляються центрами біорізноманіття в різних його формах і місцем зберігання біорізноманіття всіх груп живих організмів.

У цілому можна стверджувати, що ліси як один із структурно-функціональних компонентів біосфери земної кулі забезпечують *цілісність і стійкість біосфери планети*, визначають загальний екологічний стан у багатьох регіонах світу і є одним із **найважливіших факторів екологічної безпеки** на нашій планеті (Лузанов, 2001).



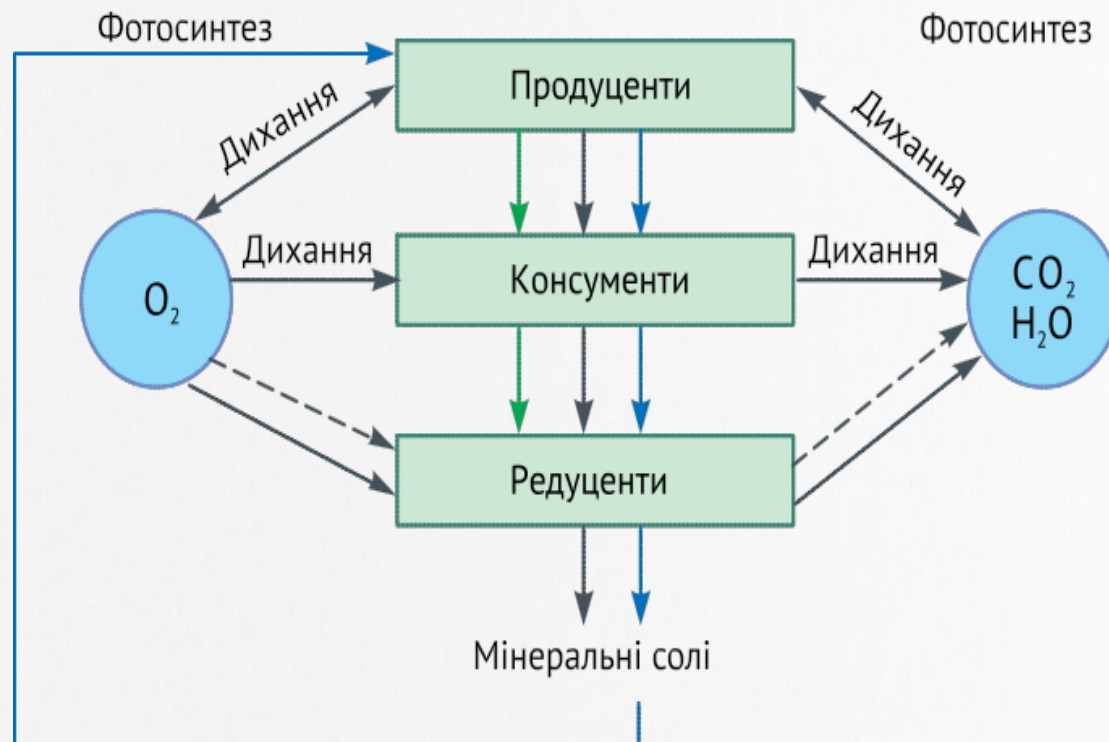
# Функціональна структура

Функціональна структура екосистеми спирається на різноманіття типів використання й перетворення матеріальних і енергетичних ресурсів живих організмів, що входять до неї. У кожній лісовій екосистемі її основу становлять автотрофні зелені рослини – **продуценти**. Вони в процесі фотосинтезу, використовуючи вуглекислий газ повітря, воду і мінеральні речовини ґрунту, синтезують з цих неорганічних речовин органічні сполуки: білки, вуглеводи, ліпіди та ін.

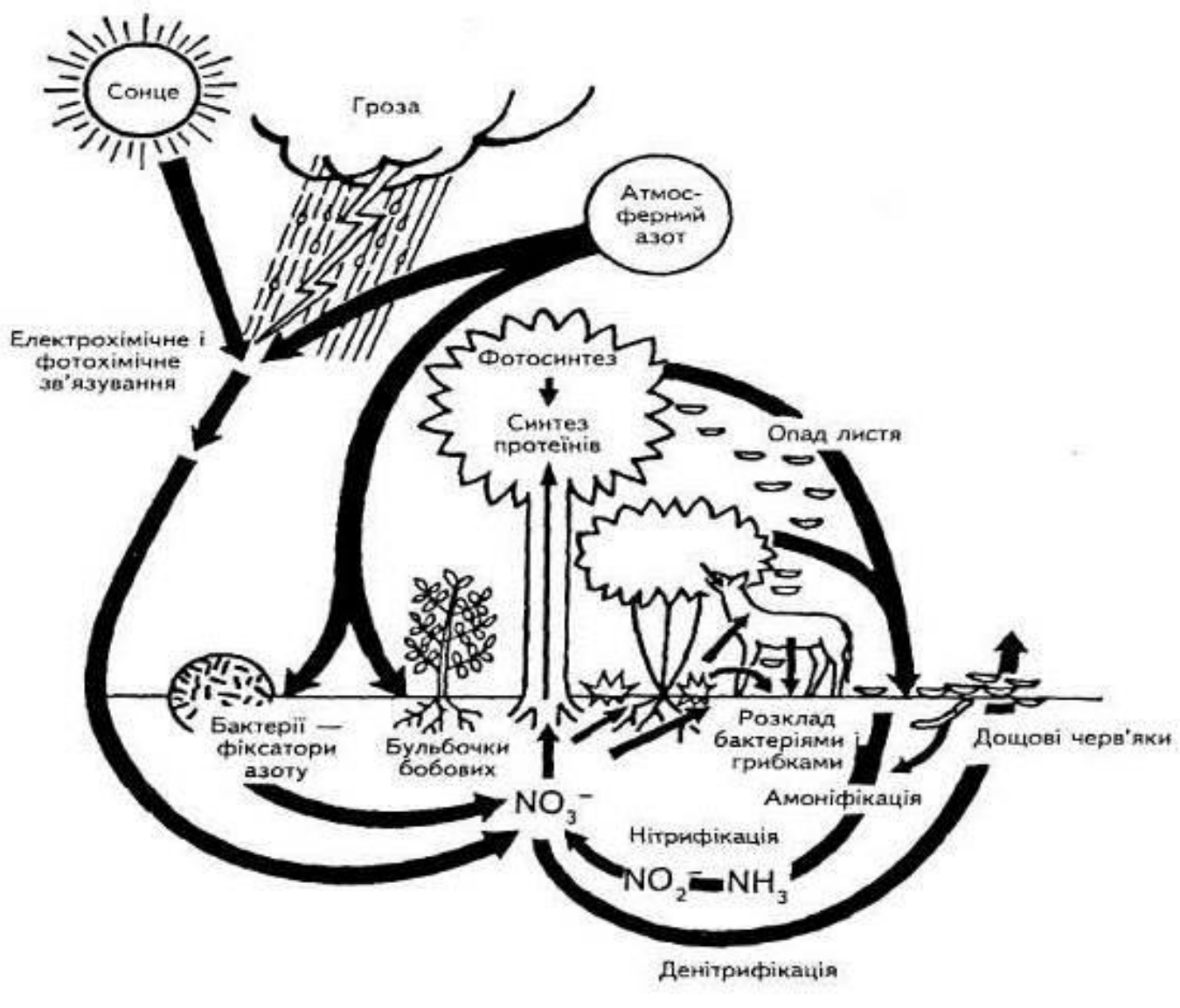
З продуцентами в екосистемі пов'язані **консументи**. Це різні види тварин: ссавці, птахи, рептилії, комахи. Вони використовують як їжу готові органічні речовини. Первинні консументи при цьому харчуються біомасою рослин, вони є фітофагами і в процесі метаболізму перетворюють біомасу рослин на біомасу свого тіла. Це травоядні тварини і комахи-фітофаги в першу чергу. Інші види консументів – це тварини, які використовують в їжу інших тварин. Їх тип харчування гетеротрофний. Якщо їжею такого консумента є травоядні організми, то він належить до категорії вторинних консументів. А якщо він «полює» і використовує в їжу самих вторинних консументів, то його відносять до категорії теоретичних консументів.

Обов'язковим структурним елементом будь-якої екосистеми є **редуценти** – мікроорганізми і гриби, їжею яких є загиблі рослини і тіла померлих тварин, а також їх прижиттєві виділення.

# Функціональний комплекс лісової екосистеми



Кругообіг речовин в екосистемі (джерело: <https://ecocrisis.wordpress.com/1-2/suprapopulatia/bio-paradigma/part-1/trophic>)



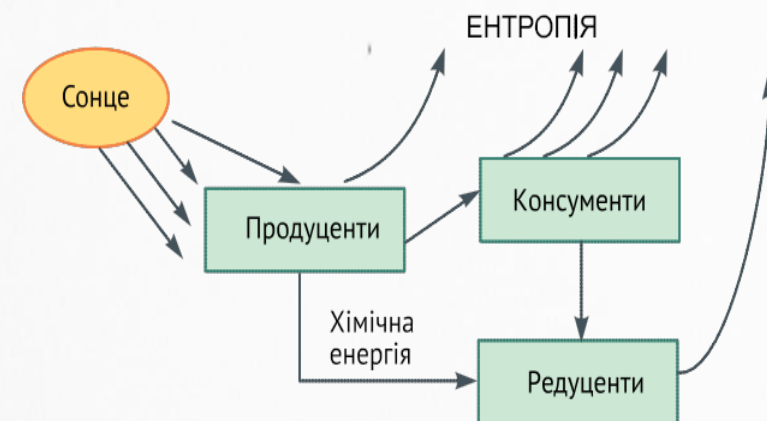
# Енергетика

Енергетичною основою всіх розглянутих перетворень біомаси в екосистемі в процесі її функціонування є енергія сонця.

У зелених рослин енергія сонячного випромінювання перетворюється на енергію хімічних зв'язків атомів у молекулах органічної речовини.

У тілах консументів енергія хімічних зв'язків перетворюється на енергію хімічних зв'язків органічних речовин їх тіла, а також запасується у формі молекул АТФ – аденозинтрифосфату.

За всіх переходів енергії від однієї групи організмів до іншої певна частина енергії розсіюється в просторі, переходить в її ентропійну форму, тобто в потоці енергії переходи ніколи не бувають 100-відсотковими



Потік енергії в екосистемі  
(джерело:  
<http://studopedia.org/2-83867.html>)



# Функціональні типи лісових екосистем

Залежно від походження і ступеня збереження ліси поділяють на кілька основних груп:

- *незаймані ліси*, або як їх іноді називають *праліси* (Чернявський, 1997);
- *природні ліси* на місці незайманих лісів (після вирубки пралісів);
- *природно-штучні ліси*;
- *штучні ліси*.

Як еталони вихідної лісової рослинності найбільшу цінність становлять незаймані ліси (**праліси**). Це ліси, які зберегли склад деревних порід, типовий для даного природного регіону. Вони відрізняються також тим, що в них відсутні явні наслідки господарського впливу, деревостан має різний віковий склад, є дерева максимального віку для конкретної деревної породи, є повалені старі дерева зі стовбурами в стадії розкладання. Площа такого лісу має бути не менше 30–50 га (Смирнова та ін., 1990).

В Україні незаймані ліси збереглися переважно в Карпатах. Це букові ліси з *Fagus sylvatica* та мішані буково-хвойні ліси. Усього таких лісів, за оцінками М.В. Чернявського (1997), в Україні до 50–60 тис. га.



## Букові праліси Карпат. (включають давні ліси Словаччини та Німеччини)



«Букові праліси Карпат та давні букові ліси Німеччини» – унікальна транснаціональна природоохоронна територія кластерного типу, яка охоплює природний ареал поширення лісів із бука лісового від високогір'я Українських Карпат до побережжя Балтійського моря на німецькому архіпелазі Рюген.

Країна Country	Біорегіон Bioregion	Площа Area (ra/ha)	Буферна зона Buffer zone (ra/ha)
Територія об'єкта (2011 р.) / Area of the object (2011)			
Словаччина Slovakia	Карпатський Carpathian	5766,4	13818,4
Україна Ukraine	Карпатський Carpathian	23512,5	34874,3
Німеччина Germany	Балтійський, Субатлантично-Герцинський Baltic, Subatlantic-Hercynic	4391,2	13709,6
Розширена територія об'єкта (2017 р.) / Extended area of the object (2017)			
Албанія Albania	Мезійсько-Балканський Moesian-Balkanic	3390,96	11547,23
Австрія Austria	Альпійський Alpic	7119,12	15788,31
Бельгія Belgium	Атлантичний Atlantic	269,31	4650,86
Болгарія Bulgaria	Мезійсько-Балканський Moesian-Balkanic	10988,91	11720,85
Хорватія Croatia	Іллірійський Illyric	3320,88	10679,35
Італія Italy	Центрально-Середземноморський Central Mediterranean	2127,32	11629,19
Румунія Romania	Карпатський Carpathian	23982,77	64476,66
Словенія Slovenia	Іллірійський Illyric	794,74	176,71
Іспанія Spain	Піренейсько-Іберійський Pyrenaic-Iberian	889,95	52622,64
Україна Ukraine	Карпатський, Полонсько-Подільсько-Молдовський Carpathian, Polonic-Podolic-Moldovan	5473,48	9252,35
Разом Total		91232,81	254769,75



# Сукцесії лісових екосистем

У загальному вигляді сукцесія – це послідовна закономірна зміна одного фітоценозу іншим на певній території в часі під впливом природних факторів або людини.

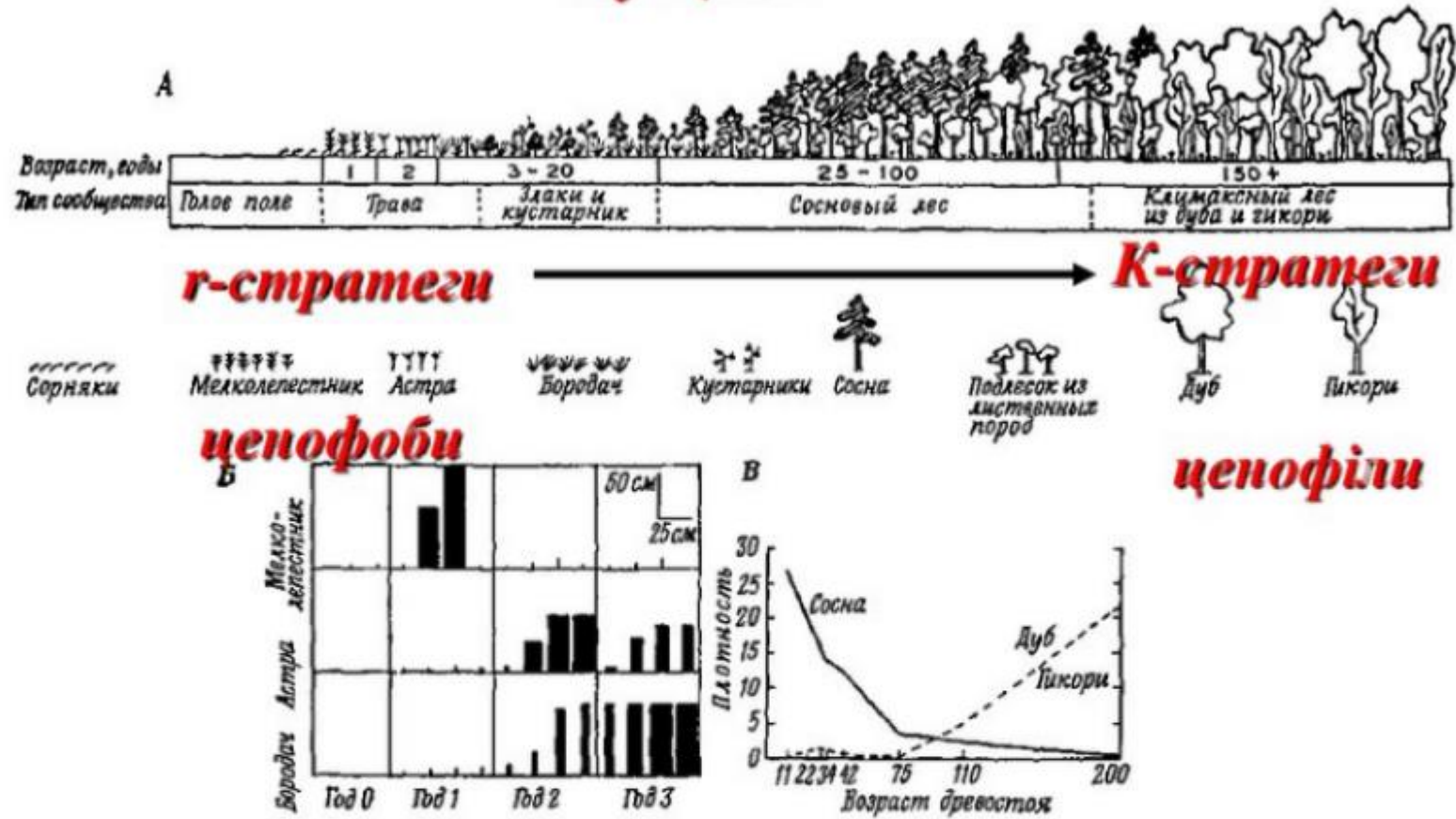
Уперше теорія сукцесії була докладно розроблена в 1916 р. Ф. Клементсом.

Розрізняють первинні та вторинні сукцесії

**Первинна** сукцесія має місце за первинного заселення рослинами оголеного субстрату.

**Вторинна** сукцесія – це заміщення одного типу фітоценозу іншим.

# Сукцесія



Фиг. 124. Вторичная сукцессия в районе Пидмонта, на юго-востоке США.

А Главные доминирующие растения сукцессии, развившейся на заброшенных полях (прежде занятых хлопчатником, кукурузой и т. п.) на возвышенности (по Ю. Одуму). Б. Относительные размеры трех первых поселенцев, которые доминировали в последовательные годы: мелколелестника (*Leptilon-Erigeron*), астры (*Aster*) и бородача (*Andropogon*). Высота столбиков соответствует средней высоте растений, а ширина столбика — относительному диаметру его стебля (по Киверу, 1950). В. Постепенный переход от доминировавшей сосны к доминировавшим лиственным породам. Плотность измеряется числом деревьев на 100 м<sup>2</sup> (по Устигву, 1942).

**Філоценогенези – багатовікові сукцесії.**

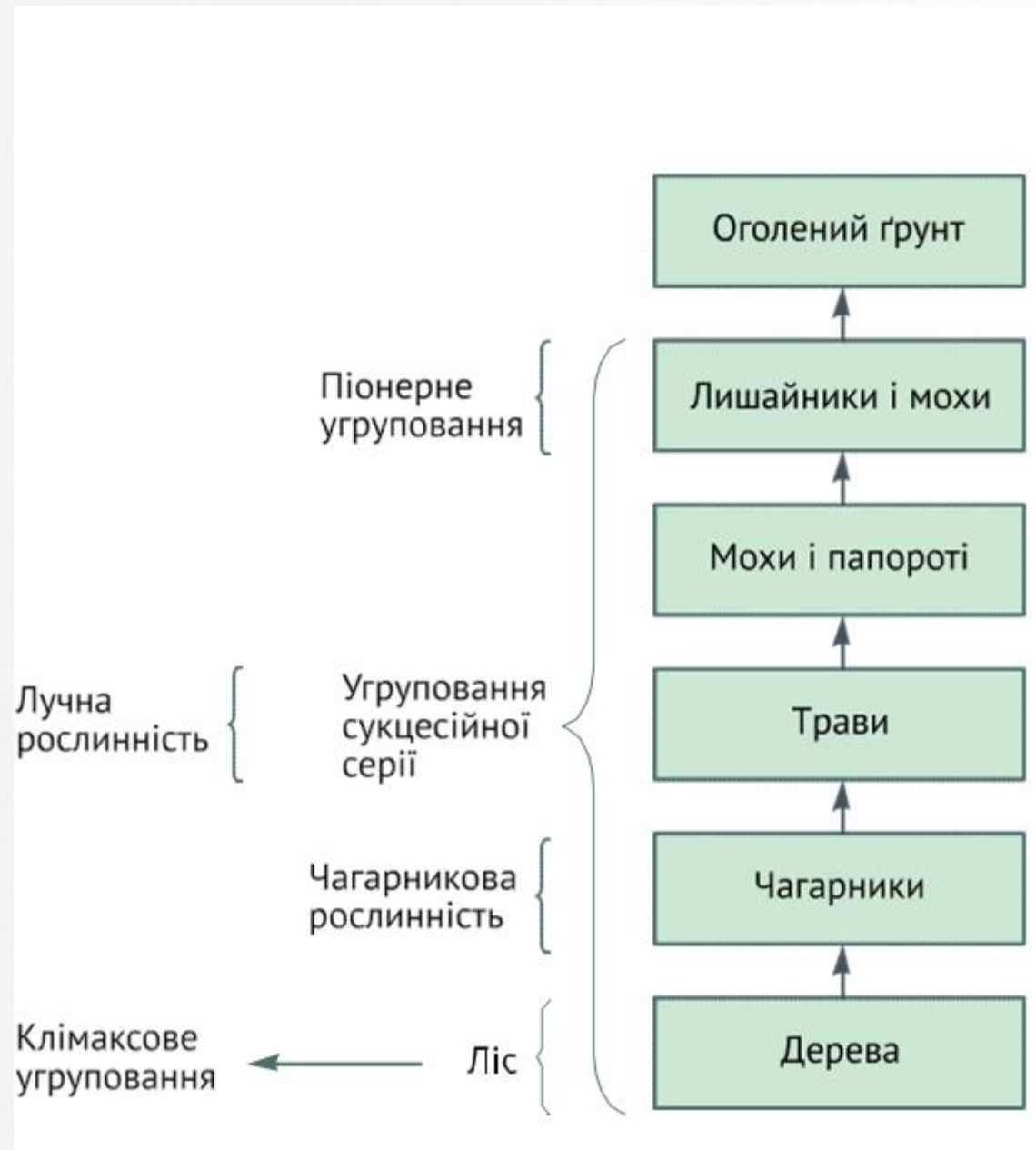


Схема первинної сукцесії, яка ілюструє формування лісового угруповання на відкритому ґрунті (джерело: sukcesii-rastitelnosti)

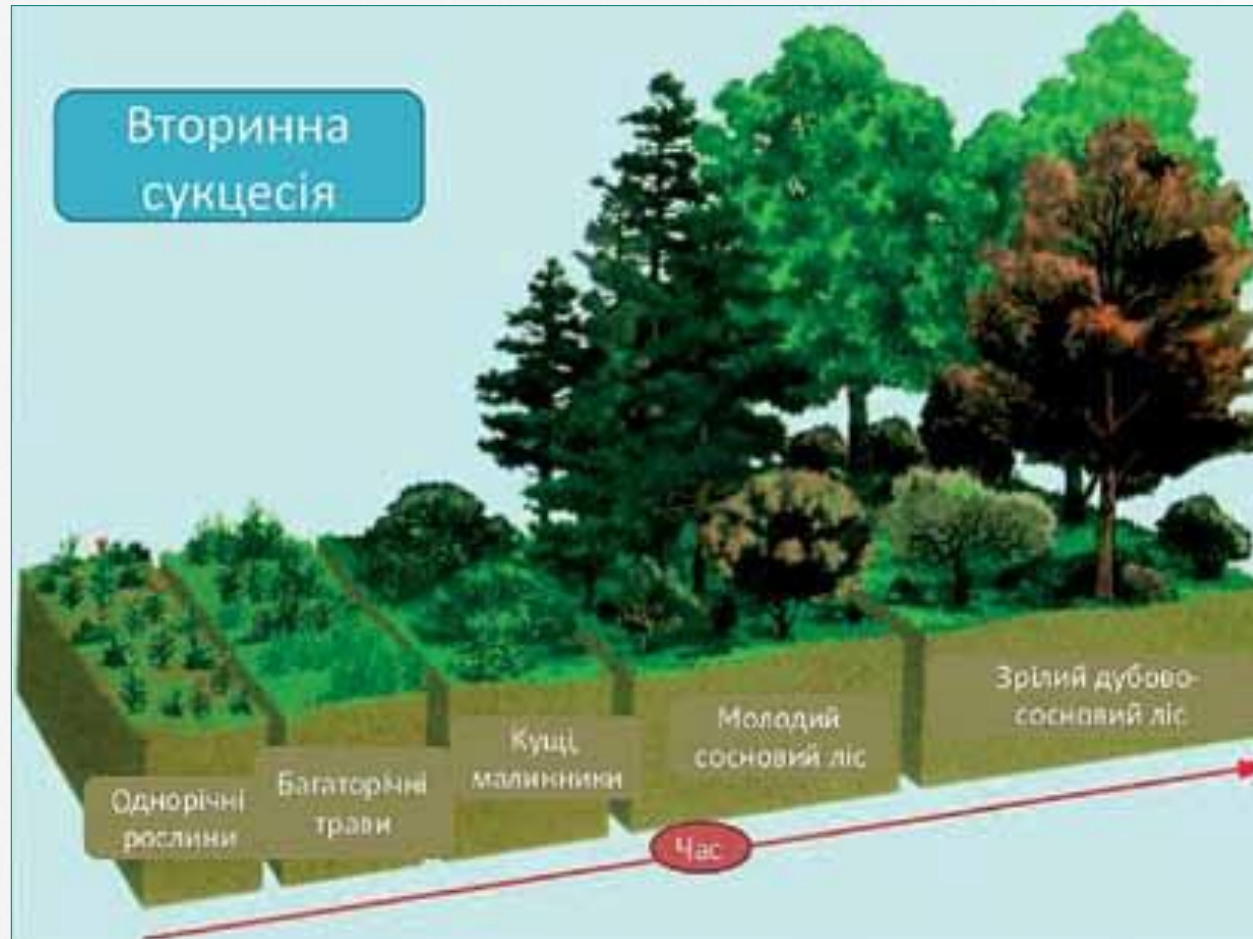


Схема вторинної сукцесії, яка ілюструє чергування угруповань від однорічних рослин до клімаксових дубово-соснових лісів (за Пономарьовою, 1978)




## Механізм сукцесійних змін???

Механізм сукцесійних змін полягає в так званому «взаємному заміщенні» – поселенні під наметом однієї деревної породи підросту іншого виду дерев. Останній, виростаючи, витісняє попередній вид і формує деревостан вже нового породного складу.

**Наприклад**, у березовому лісі може занесене насіння сосни або дуба, які формують спочатку підріст, потім виходять у другий ярус, у результаті переростають березу і повністю її витісняють, утворюючи ліс уже іншого породного складу.

Існує поки що **дискусійне уявлення** про те, яким виявиться заключне стійке, здатне тривало існувати угруповання сукцесійної серії.

На думку одних авторів, у певних ґрунтово-кліматичних умовах таке заключне угруповання буде завжди одним і тим самим. Такі погляди називають теорією **моноклімаксу**. Інші дослідники вважають, що залежно від дії стохастичних чинників в одних і тих самих ґрунтоволіматичних умовах можуть формуватися різні, відмінні між собою угруповання. Це – теорія **поліклімаксу**. Нині більшість фахівців дотримується теорії поліклімаксу.



## *Стадії антропогенної трансформації лісових екосистем*, О.А. Жигальський (2011)

1. Стадія випадання чутливих видів. З більшості інших параметрів екосистеми не відрізняються від фонового рівня. Знижується біорізноманіття, як правило, тільки лишайників.

2. Стадія структурних перебудов екосистеми. Реєструється погіршення санітарного стану дерев, але щільність деревостану і його запас не змінюються. Відбуваються зміни в трав'яно-чагарничковому ярусі (випадають чутливі види лісового різнотрав'я). Значно зменшується різноманіття і рясність епіфітних лишайників.

3. Стадія часткового руйнування екосистеми. Знижено біологічне різноманіття більшості видів, що входять до біоценозу. Деревний ярус пригнічений і зріджений, значно зменшені його запас і повнота, порушено відновлення. У трав'яному ярусі майже відсутні лісові види, які витіснені лучними видами і видами-експлерентами. Відбувається елімінація великих лісових видів птахів, зменшена загальна щільність орнітофауни. Водночас засвідчується вселення синантропних видів і видів, приурочених до відкритих місцезростань (це характерно для фауни птахів, дрібних ссавців і мурах).

4. Стадія повного руйнування екосистеми. Деревний ярус повністю зруйнований, зберігаються лише окремі дуже пригнічені дерева. Трав'яний ярус представлений одним двома видами злаків. У мікросниженнях значний розвиток може отримувати одновидовий моховий покрив. Лишайниковий покрив відсутній. Угруповання птахів і дрібних ссавців не здатні до самопідтримання й існують за рахунок припливу мігрантів з сусідніх ділянок.

## *І на завершення...*

Динамічність протягом часу проходження лісовими екосистемами в процесі їх існування етапів сукцесійного процесу, формування клімаксових угруповань, а потім їх руйнування під дією фізичних або антропогенних факторів – усе це робить будь-який досить великий за територією лісовий масив ***складним, комплексним поєднанням з різних типів і варіантів лісових фітоценозів.***

