

УДК 502.05+502.52

Дідух Я. П.

СУЧАСНІ ТЕНДЕНЦІ ЗМІН РОСЛИННОГО ПОКРИВУ ТА ЇХ ДОСЛІДЖЕННЯ

Розглянуто проблеми розвитку рослинного покриву (сукцесії та синеволуція) з позицій термодинамічних підходів. У процесі нелінійного розвитку до клімаксу система досягає квазістабільних станів (точок біфуркації), після чого переходить в інший стан. Синеволуція характеризується процесами флорогенезу та трансгенезу, в результаті чого відбувається зміна біоморфологічних ознак видів або їхніх екологічних ніш, що знаменує адаптацію, яка векторизується енергетичними процесами. Для підтвердження таких постулатів наводяться конкретні приклади. З метою дослідження цих процесів пропонується застосування непрямих фітоіндикаційних методів та організація експериментальних досліджень, які вже розпочалися.

Ключові слова: фітоценоз, сукцесія, синеволуція, флорогенез, трансгенез, еконіша.

Ні в кого не викликає сумніву, що невід'ємним атрибутом природних систем є їх розвиток. Ще давньогрецький філософ Геракліт писав «Все йде, все минає». Однак від слів, уявлень до дослідження законів такого розвитку, його наукових представлень у вигляді формул, вимірів минули століття. Кожна наука у своєму історичному розвитку проходила етапи від статистичного уявлення про об'єкти до встановлення закономірностей їхнього розвитку, динаміки. У фізиці цей процес ознаменувався відкриттями законів Ньютона, законів термодинаміки. Теорія Ейнштейна, що базується на оцінці гравітаційних сил і пояснює ефект кривизни космічного простору, зв'язку між енергією, масою та швидкістю світла відображає загальні закони розвитку. В біології як приклад можна навести теорію Дарвіна про еволюцію видів, яка була сформульована лише в середині XIX ст. і ще далека від кінцевого вирішення.

Свого часу ми проаналізували під цим кутом наукові дослідження Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України і дійшли такого загального висновку, що еволюційні ідеї формують справжню науку і справжніх вчених. Такий шлях розвитку пройшла геоботаніка та екологія. Поняття розвитку в геоботаніці ґрунтується на доктрині Клемента про «сукцесії» – уявленні про розвиток угруповань від початкових, піонерних, до заключних, клімаксових, стадій. У кінці

XX ст. вчення про сукцесії отримало друге дихання. Б. М. Міркін [12] (1986) писав про динамічний «бум» у геоботаніці. Разом із тим захоплення сукцесіями було досить однобічним. У теоретичному плані нерідко сукцесії протиставлялися еволюції. Вийшла низка праць, у яких критикувалася можливість використання поняття еволюції в геоботаніці [21]. Обґрунтовувалося це тим, що в ценозах не відбувається наслідування генетичної інформації. На наш погляд, такий підхід не зовсім правильний, бо поняття еволюції значно ширше і сформульовано воно раніше, ніж були встановлені генетичні носії, а сьогодні використовується не лише у біологічних науках.

У цій статті ми не будемо робити детального аналізу відмінностей між поняттями «сукцесія» та «еволюція», а відсилаємо до своїх публікацій [6]. Сукцесія – це результат природного добору видів на рівні конкретних фітоценозів, зміна співвідношень, комбінацій між ценопопуляціями, що призводить до еволюції лише тоді, коли відбувається така зміна морфологічних ознак, екологічних ніш, тобто адаптивних властивостей видів щодо предкових, що закріплюється в їхньому генотипі і забезпечує незворотність цих процесів. Підкреслимо, що сукцесії разом із зовнішніми чинниками є одними зі складових елементів і еволюційних факторів, які спрямовують і визначають темпи розвитку, тобто векторизу-

ють цей процес за короткий період. Загальний історичний процес змін рослинного покриву трактується нами як «синеволюція» [4].

Кожний фітоценоз мусить розглядатися як такий, що перебуває на певному сукцесійному етапі свого розвитку стосовно клімаксового стану. Проектуючи його на еволюційну шкалу, ми водночас розглядаємо ценоз як сингенетичну серію стосовно палеоклімаксу [11]. Фітоценоз ніколи не буває повночленим, а є флористично недонасиченим [9], тому потенційно може поглинути види, еконіша яких вкладається в еконішу відповідної екосистеми, доповнюючи потенціал останньої. Повне насичення чи досягнення стану абсолютного клімаксу означало б неможливість подальшої еволюції. Синеволюція регулюється такими факторами: 1) розмірностями еконіш чи «гіперпростору» цих екосистем, чи їх співвідношенням на певній території, можливостями їх змін, які не можуть бути безрозмірними; 2) дією екологічних (насамперед лімітаційних) факторів, одні з яких спрямовують хід та темпи, а інші обмежують процеси розвитку; 3) наявним флористичним складом і здатністю видів до подальшого видоутворення, тобто зміни адаптивних властивостей. Забезпечення упаковки еконіш відбувається за законом надмірності системних елементів при мінімумі числа варіантів організації. Як пише М. Ф. Реймерс [18], це необхідна умова існування системи, її саморегуляція і стабілізація надійності, що забезпечує квазірівноважний стан.

Водночас уявлення про сукцесії за сто років суттєво змінилося. У класичній геоботаніці сукцесії розглядалися з позицій взаємодії внутрішньої (ценотичної) та зовнішньої (екологічних факторів) складових. Ф. Клементс [22] розглядав сукцесію як лінійний процес від піонерної до завершальної стадії, яка визначалася кліматичними умовами регіону. Наступні покоління геоботаніків [28] поліклімакс (клімакс-формація) вважали можливістю розвитку рослинності в різних напрямках (гідросерії, літосерії, псамосерії, ксеросерії, галосерії). Геоботаніки будували відповідні ряди (і нині продовжують будувати), які відображали характер, такого розвитку залежно від дії лімітуючого (лімітуючих) факторів. J. H. Connell, R. A. Slatyer [23] досліджували механізм сукцесій природних угруповань, використовуючи моделі інгібування.

У процесі розвитку геоботаніки переглядалася дія зовнішніх факторів та внутрішньої складової. Остання визначається роллю одного або кількох едифікаторів. У лісах формується досить потужне фітогенне поле, яке вже на початкових стадіях керує напрямом сукцесії і не допускає вторгнення чужих (інвазійних) елементів, а їх поява є тимчасовим чи поодиноким явищем.

У трав'янистих типах ценозів (луках, степах), де фітогенне поле слабке, багато видів характеризуються однаковою конкурентною спроможністю, а роль флуктуацій значна, хід сукцесії розглядається як сіткоподібний процес. Однак така сітка зовсім не є, як вважав R. Whittaker [29], простим незалежним співвідношенням видів, в якому неможливий контроль чи виділення певних закономірностей розвитку, а виділяються певні тенденції та етапи, які можна трактувати як розвиток за типом марківських ланцюгів, коли прогнозуються лише наступні стадії, а подальша послідовність розвитку має ймовірнісний характер залежно від того, яка з можливих комбінацій розігрується. При цьому такі ценози, як губки, втягують чужорідні елементи. Це означає відхід від доктрини лінійності. І з кінцевими стадіями виявилось не все так просто. Як приклад розглянемо степи. Створення на початку ХХ ст. степових заповідників і введення абсолютно заповідного режиму ставило за мету отримати певні клімаксові стадії, якими вважалися ковилові угруповання. Але проведені дослідження, картування показали, що такого стану не існує і розвиток відбувається не за нашими прогнозами: ковилові стадії змінюються короткокореневищними злаками, потім з'являється різотрав'я, нітрофільні види, кущі (в певній послідовності) і формуються лісові ценози. Тому стійкі угруповання ми повинні розглядати як квазірівноважні стани, при досягненні яких відбуваються якісні зміни в ценозах і вони переходять в інший стан, розвиваючись у напрямку клімаксу. Такий нелінійний процес характеризується різними темпами розвитку: у міру досягнення квазікорінного стану ці процеси сповільнюються, а після їх розпаду прискорюються.

Але й у лісах відбуваються зміни, що не вкладаються в наші теоретичні уявлення про класичні сукцесії. Відомо, що класифікація типових неморальних лісів базувалася на уявленні про едифікаторну роль дуба, а грабові та липові ліси є похідними. Відповідно ставилося завдання збереження чи відновлення дубових лісів у заповідниках. У 80-х роках ХХ ст. науковці Московського педагогічного інституту пропонували проект відновлення дубових лісів у Канівському заповіднику, де панує граб. Проект не було підтримано, бо за наявності густого підросту граба після його рубок він росте ще інтенсивніше і відновити дуб під густим наметом граба нереально. Сьогодні в дубових листяних лісах ми спостерігаємо таку картину: підросту дуба там немає, а панує клен [5]. У заповіднику з пануванням типових широколистяно-дубових лісів «Лес на Ворскле» (Білгородська обл.) – базі біогеоценотичних досліджень, які проводив В. М. Сукачов, едифікаторна роль дуба сьогодні втрачається

і могутні 200-літні дуби масово відмирають. Навіть там, де вони ростуть, під їх кронами з'являються молоді липи (*Tilia cordata*) та клени (*Acer platanoides*). В сосново-дубових лісах ви не побачите підросту *Pinus sylvestris*, але є *Quercus robur*. У світлих флористично багатих дубових лісах, що належать до ас. *Potentillo-Quercetum roboris*, в підрості інтенсивно росте *Carpinus betulus* і немає *Quercus robur*.

На основі цього ми зробили висновок, що біогеоценоз, на відміну від виду, не відтворює собі подібного, а спрямований на формування наступної стадії. Вектор такого розвитку налаштований на удосконалення фіксації та перетворення енергії, тобто енергетичний потенціал виступає рушійною силою цього процесу. Швидкість і напрямок змін визначається як зовнішніми чинниками, їхньою лімітуючою дією, так і внутрішньою організацією екосистеми, тобто являє собою спрямований і організований, стохастично детермінований процес. Він детермінується загальною спрямованістю розвитку екологічних факторів та градієнтом їх диференціації, що розглядаються як аттрактор, складом та різноманітністю таксонів, характером їхньої адаптації та темпів еволюції, що визначає кінцевий результат.

При розбалансуванні екосистеми, невідповідності зовнішнім факторам формуються екологічні вікна – «лакуни», які хоча і зменшують цілісність системи, щільність упаковки еконіш в ценозі, та все-таки сприяють появі тут нових видів. При цьому високоспеціалізовані види (ценофіли) зникають першими, бо вони не здатні адаптуватися до нових умов [6]. Це призводить до розширення еконіш аборигенних видів, які залишаються в ценозі, за рахунок адаптивних змін і з асектаторів вони переходять в розряд домінантів або з'являються зовсім нові, непридатні цьому ценозові види. Між видами складаються нові негативні (конкурентні) і позитивні взаємини, що в результаті забезпечує відповідну «упаковку» еконіш і подальший розвиток ценозу. Такий розвиток може супроводжуватися змінною зовнішніх морфологічних ознак рослин, що характеризують процес видоутворення і цей процес дістав назву *флорогенез*. Коли діє один лімітуючий фактор, флорогенез відбувається в одному визначеному напрямку, а коли дія факторів не лімітує – спостерігається формування рас за встановленим законом В. І. Вавилова формування гомологічних рядів. Як приклад наведемо описані В. М. Остапком [14] ряди *Thymus* на карбонатних (*Th. calcareus*, *Th. cretaceus*, *Th. kondratjukii*, *Th. diduchii*) та гранітних (*Th. graniticus*, *Th. kalniussicus*) відслоненнях. Здатність видів реагувати на зміну зовнішніх умов шляхом зміни морфологічних ознак характеризує їх *адаптивність*.

Інший тип розвитку угруповань визначається тим, що реакція видів на зміну зовнішнього середовища відбувається за рахунок зміни еколого-ценотичної амплітуди ценопопуляцій, тобто змінюю їх еконіш при незмінності біоморфологічних ознак рослин, що знаменує *трансгенез*. Процеси флорогенезу та трансгенезу тісно пов'язані між собою і визначають еволюційний розвиток екосистем, який ми називаємо «синеволюція».

Сукцесія відрізняється від синеволюції тим, що у першому випадку спостерігається зміна упаковки еконіш у межах гіперпростору, обмеженого даним біоценозом, а у другому – відбувається зміна гіперпростору за рахунок формування еконіш нового типу, яких раніше не існувало.

На основі такого аналізу ми дійшли висновку, що визначення Е. Піанкою (1981) поняття еконіші як загальної суми адаптацій організму або всіх механізмів його пристосування до умов середовища не може бути прийняте, бо не дає можливості встановити чи розрахувати таку «суму», а також оцінити такі механізми. Доцільніше, аби поняття еконіші поширювалося на ті властивості, ознаки організмів, які піддаються кількісній оцінці її широти, порівнянню перекриття ніш і можуть бути охарактеризовані на основі споживання організмами певного ресурсу чи стосунку до певних екологічних факторів. Виходячи з такого уявлення, ми розглядаємо адаптацію як процес, в результаті якого відбувається зміна біоморфологічних ознак, або (та) еколого-фізіологічних характеристик, їх еконіші, що закріплюється генетично.

У видів, подібних морфологічно, споріднених генетично, тобто певних таксономічних груп доцільно досліджувати подібність/відмінність еконіш, їх перекриття на основі відмінності реакцій на вплив екологічних факторів, що проводилося для *Pinus* та *Stipa* [19]. Для видів, що мають різні біоморфологічні ознаки та систематичну належність, але характеризуються близькими вимогами до еколого-ценотичних умов, співіснують у певних синузях, тобто виконують одну функцію в ценозах, доцільно звернути увагу на дослідження їхніх адаптивних біоморфологічних особливостей.

Класична теорія сукцесій, хоча і правильна в своїй основі, але вимагає певних корекцій.

Ми повинні відійти від розуміння клімаксу як абсолютного поняття стійкого стану. Так, за уявленнями С. М. Разумовського [16], у стабільних кліматичних умовах, що доповнюються стабілізуючим впливом середовища, видоутворення практично припиняється, бо відхилення в умовах фітоценозу обмежені екологічною ідентичністю з предковими формами, і в умовах формування клімаксових ценозів еволюція неможлива.

Розвиток доклімаксових угруповань проходить через «вузлові» квазірівноважені стадії розвитку, бо власне існування екосистем можливе лише в динамічному стані. У міру наближення системи до клімаксового стану в ній відбувається сповільнення всіх процесів розвитку, про що писали А. Лотка [26], Ю. Одум [13]. При цьому розвиток екосистем спрямований на продукування найбільшої біомаси при найнижчій біологічній продуктивності. Однак це не означає повного припинення цього процесу при досягненні клімаксу.

Уявлення про розвиток екосистем потребує розгляду цих процесів із позицій системних, синергетичних підходів, законів термодинаміки, які сьогодні з суто фізичних перетворилися на загальнонаукові. В цілому такі загальні закономірності відомі. Вони полягають в тому, що природний розвиток біосфери спрямований на збільшення її біомаси, прогресивне накопичення енергії, посилення біогеохімічних функцій живої речовини, появу нових функцій, збільшення їх ролі в геологічних, геохімічних і фізико-географічних процесах, тобто посилення їх впливу на атмосферу, гідросферу, літосферу, розширення сфери дії біотичного кругообігу та ускладнення його структур, збільшення інформаційної ємності біосфери за рахунок зростання біорізноманітності [3; 10].

Але при цьому необхідно вдатися до досліджень закономірностей внутрішньої організації різних типів екосистем, що проявляється в різних формах: оцінці едифікаторної ролі видів, віталітетності популяцій, співвідношенні між таксонами, життєвими формами в різних типах ценозів, інших кількісних співвідношень, які характеризують внутрішню організацію.

Одним із механізмів, що забезпечує структурованість ценозів, є енергетичний потенціал, зумовлений різним способом накопичення та трансформації енергії [29]. Зазначимо, що поняття енергії ми розглядаємо не лише як фізичну величину, а й як таку категорію існування матерії, що забезпечує процеси організації, функціонування та розвитку екосистем на основі законів природи, інформаційні зв'язки з навколишнім середовищем та внутрішніми елементами стосовно одне одного і системи. Незважаючи на те, що ми не можемо оцінити різні форми енергії, уявлення про співвідношення між зв'язаною та вільною енергією в екосистемі, оперування іншими енергетичними категоріями, поняттями, дає можливість зрозуміти ті процеси, явища, які пов'язані з розвитком екосистем [8].

Співвідношення між вільною та зв'язаною енергією можна відобразити за допомогою рівняння Гельмгольца:

$$F = U - TS,$$

де F – вільна енергія, доступна для розвитку екосистеми; U – вся внутрішня енергія; TS – зв'язана енергія, що забезпечує функціонування екосистеми, дихання і т. д.

Тоді $U = F + TS$. Зовнішня енергія, що потрапляє в екосистему від сонця, засвоюється нею, тобто U зростає до U^1 , але настає момент, коли ця екосистема не здатна перевести її у зв'язані форми TS . Цей момент означає досягнення системою точки біфуркації, і система розпадається. В ній посилюються турбулентні процеси, які викликають флуктуації – різкі коливання. В результаті енергія переходить у вільний стан F , показник якої завдяки флуктуаційним процесам наростає. Це проявляється в тому, що енергія біомаси витрачається на збільшення кількості поживних речовин у ґрунті, відбуваються певні фізичні та хімічні зміни в екосистемі, які характеризують зміну структури екосистеми і таких її компонентів, як: ценотичний склад, підстилка, ґрунт – тобто всіх складових компонентів. Як правило, зміна показників одного фактора впливає на зміну інших і в результаті ми отримуємо кумулятивний ефект. Відповідно до принципу Ле-Шательє, вихід із стаціонарного стану системи відбувається при зміні її загальних показників на 0,1–0,2 % від норми. Між F та TS утворюється дисбаланс, для усунення якого необхідна перебудова TS , яка означає зміну внутрішньої структури, екопростору ценозу. Така зміна можлива або за рахунок зміни еконіш уже існуючих у ценозі видів (когерентна еволюція [17]), або через появу інших, чужих для цього ценозу видів (некогерентна еволюція). Претендентів на вільні «вікна», за законом надмірності елементів, є кілька. Кандидатами на зайняття еконіші можуть бути різні види і залежно від того, яка розіграється комбінація, змінюється і внутрішня структура ценозу. Зміна адаптації можлива у видів, які не мають вузької спеціалізації. Когерентна еволюція може відбуватися через вихід асектаторів на рівень домінантів і розширення площ таких ценозів чи навіть зміну їх ареалів. Як приклади можна навести детально досліджену нами поведінку видів кленів (*Acer platanoides*, *A pseudoplatanus*) у лісах, що раніше не мали ценотичного значення і в геоботанічній літературі минулих років не фіксувалися [5]. Спостерігається розширення водних ценозів за рахунок реліктових видів *Trapa natans* s.l... у зв'язку зі зміною водного режиму (будівництвом водосховищ та каналів, у яких вода добре прогрівається), *Nymphoides peltata* у зарегульованих річках. Що стосується посилення ценотичної ролі адвентивних видів, некогерентної еволюції, то тут можна навести багато прикладів. За даними О. С. Абду-

лоєвої та Н. І. Карпенко [1], в Україні близько 40 інвазійних видів трапляються у фітоценозах 21 класу рослинності, з яких п'ять – це класи виключно антропогенної та синантропної рослинності: *Chenopodietea*, *Artemisietea vulgaris*, *Agropyretea repentis*, *Plantaginetea majoris ma Robinietae*. Разом з тим, у природні лісові ценози, що характеризуються потужним фітогенним полем, адвентивні види проникають рідко. В основному це штучно створені насадження *Quercus borealis*, *Acer saccharinum* тощо. Особливо сприйнятливі до інвазійних видів є класи *Galio-Urticetea*, *Salicetea purpureae*, *Bidentetea tripartiae*, для яких характерні високий градієнт зміни екологічних чинників: різке коливання зволоження, вмісту сполук мінеральних форм азоту тощо, що визначає їх низьку стійкість та розбалансованість екосистем. Найбільше це помітно у складі трав'янистих ценозів. По берегах річок західних областей України спостерігається формування суцільних заростей *Echinocystis lobata*, який з 1904 р. почав поширюватися в Західній Європі, 1961 р. був зафіксований у Закарпатті, до 1977 р. розповсюдився по всій території України [7]. *Ambrosia artemisifolia* формує рудеральні фітоценози на узбіччях транспортних шляхів, порушених ділянках. В окремих місцях м. Києва фіксується зростання її фітоценотичної ролі від поодиноких локусів до ділянок значної площі. За останні десятиліття ми спостерігаємо формування рудеральних ценозів, у яких домінують *Erigeron canadensis* та *Solidago serotinoidea*, площі яких займають сотні гектарів на сільськогосподарських територіях, що не обробляються. Серед кущів можна назвати *Amorpha fruticosa*, що є прикладом виду, який інтенсивно розширює адаптаційний потенціал за рахунок освоєння різних типів екосистем: від прибережноводних, заболочених до кам'янистих субстратів. Піщані відклади засвоюють *Oenothera rubricaulis*, *Xanthium albinum*. Таких прикладів можна навести досить багато, але, на відміну від флористичних досліджень, в Україні не розробляються підходи, методи експериментальних еколого-ценотичних досліджень щодо прогнозування поведінки таких видів. В першу чергу тут необхідне точне картування темпів розповсюдження видів, оцінка їх еколого-ценотичної ролі, поведінки, а також дослідження механізмів входження в структуру ценозів.

На цьому ми залишаємо розгляд питання щодо внутрішньої організації екосистем і переходимо до оцінки зовнішніх факторів.

Проблема такої оцінки є досить складною через взаємодію факторів, лімітуючої дії того чи іншого фактора, оскільки їх кумулятивний ефект викликає емерджентний характер змін. Оцінка утруднюється тим, що багато факторів не має

одиниць виміру, наприклад, «гідротермічний режим», «багатство чи трофність ґрунту», «орографічні характеристики», проте вплив їх суттєвий, визначальний. Тому завдання полягає в тому, щоб розкласти ці фактори на складові, простіші й оцінити роль останніх. У лабораторних умовах у класичній біохімії, фізіології це зробити просто завдяки експериментам, а в природі набагато складніше, але можливо.

Є два підходи проведення таких досліджень: застосування непрямих методів та організація відповідних експериментів.

Одним з ефективних непрямих методів є застосування фітоіндикаційних досліджень [25]. На основі розроблених нами шкал та відповідної бази даних флори України можлива оцінка 12 провідних факторів. Водночас з такою оцінкою застосування методу головних компонент дає змогу оцінити роль кожного з факторів, а на основі ординаційного методу – залежність як між факторами, так і між ними та різними типами рослинних угруповань [24].

До непрямих методів можна віднести і геоботанічне картографування, що є основою моніторингу. Проведення масштабного геоботанічного картографування степових заповідників України, що здійснює В. С. Ткаченко кожні десять років, протягом 50 років, показали характер змін степових фітоценозів в умовах абсолютного заповідання.

Другий підхід полягає в організації відповідних польових експериментів, що утруднюється браком достатнього фінансування, спеціального обладнання та кваліфікованого персоналу на місцях. Такі роботи проводять у США, й вони охоплюють різні типи екосистем на різних континентах [27]. В Україні в рамках міжнародного українсько-американського співробітництва між НАУКМА та Університетом Онтаріо за програмою цивільних досліджень у 2011 р. розпочато виконання теми «Нелінійна реакція степових екосистем на зміну кількості опадів» на базі Карадазького природного заповідника. Це передбачало закладку 21 ділянки, на яких у трикратній повторності буде проведено експеримент зі збільшення та зменшення на 20 %, 40 %, 60 % опадів із детальним дослідженням зміни трапляння видів, оцінки зміни їх надземної та підземної біомаси, процесів дихання тощо.

Таким чином, сучасний період розвитку екології характеризується тим, що експериментальні дослідження виходять за рамки власне лабораторій і проводяться на природних об'єктах. На відміну від досліджень попередніх десятиліть, такі дослідження із пасивного моніторингу передбачають проведення цільових спрямованих експериментів, які повинні дати відповіді на поставлені питання.

Література

1. Абдулосва О. С. Трапляння чужинних інвазійних рослин в синтаксонах рослинності України / О. С. Абдулосва, Н. І. Карпенко // Чорном. ботан. журн. – 2009. – № 2. – С. 189–198.
2. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н. И. Вавилов. – М.; Л. : Сельхозгиз, 1935. – 56 с.
3. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения / В. И. Вернадский. – М. : Наука, 1987. – 339 с.
4. Дідух Я. П. Растительный покров Горного Крыма / Я. П. Дідух. – К. : Наук. думка, 1992. – 253 с.
5. Дідух Я. П. Якими будуть наші ліси? / Я. П. Дідух // Укр. ботан. журн. – 2010. – 67, №3. – С. 321–343.
6. Дідух Я. П. Теоретичні проблеми еволюції рослинного покриву / Я. П. Дідух // Етюди фітогеології. – К. : Арістей, 2008. – С. 152–177.
7. Дідух Я. П. *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray – Ключопахирниця лопатева, ехіноцистис лопатевий / Я. П. Дідух, Р. І. Бурда // Екофлора України. – 2010. – Т. 6. – С. 196–197.
8. Дідух Я. П. Проблеми термодинамічного оцінювання структури та організації екосистем / Я. П. Дідух, Г. М. Лисенко // Вісн. НАН України. – 2010. – № 5. – С. 16–27.
9. Камелин Р. В. Флора Сырдарьинского Каратау / Р. В. Камелин. – Л. : Наука, 1990 – 146 с.
10. Колчинский Э. И. В чем выражается эволюция биосферы? (Факты и гипотезы) / Э. И. Колчинский // В. И. Вернадский и современная наука : тез. докл. междунар. симпоз., посвят. 125-летию со дня рожд. В. И. Вернадского. 4 марта 1988. – Л. : Наука, 1988. – С. 27–28.
11. Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия / В. А. Красилов. – М. : Наука, 1977. – 256 с.
12. Миркин Б. М. Что такое растительные сообщества? / Б. М. Миркин. – М. : Мир, 1986 – 164 с.
13. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
14. Остапко В. М. Эйдологические, популяционные и ценогические основы фитосоциологии на юго-востоке Украины / В. М. Остапко. – Донецк : Лебедь, 2005. – 408 с.
15. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – 399 с.
16. Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов / С. М. Разумовский. – М. : Наука, 1981. – 231 с.
17. Разумовский С. М. Избранные труды. Сборник научных статей / С. М. Разумовский. – М. : КМК Scientific Press, 1999. – 560 с.
18. Реймерс Н. Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы / Н. Ф. Реймерс. – М. : Россия молодая, 1994. – 366 с.
19. Ромашенко К. Ю. Синфітоіндикаційна оцінка еконіш видів роду *Pinus* L. України / К. Ю. Ромашенко, Я. П. Дідух, Н. А. Пашкевич // Укр. ботан. журн. – 2004. – Вип. 61, № 2. – С. 134–144.
20. Уиттеккер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттеккер. – М. : Прогресс, 1980. – 327 с.
21. Чернов Ю. И. Эволюционный прогресс и историческое развитие сообществ / Ю. И. Чернов // Фауногенез и филоценогенез. – М. : Наука, 1984. – С. 5–23.
22. Clements F. E. Plant succession : an analysis of the development of vegetation / F. E. Clements. – Cornege Institut of Washington, 1916. – 512 p.
23. Connel J. H. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization / J. H. Connel, R. O. Slatyer // The Amer. Natur. – 1977. – Vol. 111, N 982. – P. 1119–1144.
24. Didukh Ya. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya. Didukh. – K., 2011. – 176 p.
25. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg // Scripta geobotanica. – 1979. – Vol. 9. – S. 1–122.
26. Lotka A. Contribution to the energetics of evolution / A. Lotka // Proc. Nat. Acad. Sci. – 1922. – Vol. 8. P. 147–151.
27. Luo Y. Q. Terrestrial carbon cycle feedback to climate warming : experimental evidence on plant regulation and impacts of biofuel feedstock harvest / Y. Q. Luo, R. Sherry, X. Zhou et al. // GCB Bioenergy. – 2009. – Vol. 1. – P. 62–74.
28. Tansley A. G. Succession : the concept and its values / A. G. Tansley // Proceeding of the International Congress of plant science, 1926. – Vol. 1. – P. 677– 686.
29. Whittaker R. H. A consideration of climax theory : the climax as a population and pattern / R. H. Whittaker // Ecol. Monogr., 1953. – P. 23–78.

Ya. Didukh

CURRENT TRENDS IN VEGETATION COVER CHANGES AND THEIR INVESTIGATIONS

Issues of vegetation cover development (succession and synevolution) in terms of thermodynamic positions have been reviewed. Ecosystem in its nonlinear evolvement to climax moves to quasi stable state (bifurcation points), then jumps to another state. Synevolution is described by florogenesis and transgenesis processes, which results in changes of biomorphological features of species and their ecological niches. This is indicates adaptation, that is vectored by energetic processes. These presuppositions have been supported by examples. To study these processes, the indirect phytoindication methods and elaboration of experimental investigations have being organized.

Keywords: phytocenosis, succession, synevolution, florogenesis, transgenesis, econishe.

Матеріал надійшов 09.09.2011