

АНАЛІЗ ТЕОРІЙ ПОЛІКЛІМАКСУ ТА МОНОКЛІМАКСУ ІЗ ПОЗИЦІЇ СУЧАСНОЇ ТЕОРІЇ ДИНАМІКИ ЕКОСИСТЕМ

Хом'як І.В.

Житомирський державний університет імені Івана Франка
вул. Велика Бердичівська, 40, 10005, м. Житомир
ecosystem_lab@ukr.net

Стаття присвячена корегування поняття клімаксу із позиції енергетичних змін в екосистемах, викликаних автогенними та екогенними факторами. Метою дослідження є розробка універсальної моделі динаміки екосистеми, яка б об'єднувала в собі відомі випадки поліклімаксу та моноклімаксу. Відповідно до мети було поставлено такі завдання: визначити провідні ознаки динаміки екосистеми, які характеризують усі види сукцесій та клімаксу; встановити основоположні причини зупинки динаміки екосистем; дати визначення для основних типів зупинки змін в екосистемах; розкрити значення клімаксічних екосистем для стабілізації змін у біосфері. У дослідженні використано стандартні геоботанічні методи дослідження на основі матеріалів отриманих в період із 2005 по 2023 роки. В результаті дослідження встановлено, що енергетичним клімаксом буде стан екосистеми, в якому її запаси енергії досягнуть максимуму для певного кліматичної зони на певному етапі еволюції автотрофів. Ознакою енергетичного клімаксу є досягнення максимального для окремої геоботанічної підпровінції значення добутку кількості надземної фітомаси та її віку. Для території Полісся це дубові праліси віком вище 450 років, автотрофні блоки яких належать до класу *Carpino-Fagetea sylvaticae*. Енергетичний клімакс настає лише в таких умовах середовища, які є оптимальними для його основного рослинного угруповання. Усі типи припинення сукцесійних змін в екосистемах можуть належати до енергетичного клімаксу або до рівноважної, сингенетичної, інвазійної, едафічної чи катастрофічної зупинки динаміки. Зупинка динаміки на рівні енергозапасів нижчих за енергетичний клімакс може бути спричинена рівновагою між алогенними та автогенними процесами, нездатністю подолати ендоекогенетичний чи сингенетичний бар'єр. *Ключові слова:* сукцесія, сингенез, ендоекогенез, енергетичний баланс екосистем.

Analysis of the theories of polyclimax and monoclimes from the standpoint of the modern theory of ecosystem dynamics.

Khomiak I.

In the article, we consider the correction of the concept of climax from the standpoint of energy changes in ecosystems caused by autogenic and exogenous factors. The purpose of the study is to develop a universal model of ecosystem dynamics that would combine the known cases of polyclimax and monoclimes. Following the purpose, the following tasks were set: to determine the leading signs of ecosystem dynamics, which characterize all types of successions and climaxes; to find out the fundamental reasons for stopping the dynamics of ecosystems; give definitions for the main types of stopping changes in ecosystems; explore the importance of climatic ecosystems for stabilizing changes in the biosphere. The research uses standard geobotanical research methods based on materials obtained in the period from 2005 to 2023. As a result of the study, it was determined that the energy climax will be the state of the ecosystem in which its energy reserves will reach a maximum in the specific climatic zone and at a certain stage of the evolution of autotrophs. A sign of the energy climax is the achievement of the maximum value of the product of the amount of above-ground phytomass and its age for a separate geobotanical subprovince. For the territory of Polissia, energy climax is old-growth oak forests older than 450 years, the autotrophic blocks of which belong to the *Carpino-Fagetea sylvaticae* class. Energy climax occurs only in such environmental conditions that are optimal for its main plant communities. All types of cessation of successional changes in ecosystems can belong to the energetic climax, the balance between autogenic and allogenic processes, and syngenetic, invasive, or edaphic catastrophic stopping of dynamics. The stopping of dynamics at the level of energy reserves lower than the energy climax can be caused by the balance between allogenic and autogenous processes, and the inability to overcome the endoecogenetic or syngenetic barrier. *Key words:* successions, syngenes, endoecogenesis, energy balance of ecosystems.

Постановка проблеми. Проблема клімаксу в екологічній науці існує майже протягом століття. Її започаткував Ф. Клементс ще в 1916 році [9]. Наприкінці, 20-их років теорія динаміки Ф. Клементса почала зазнавати все більшої критики. Екологічна спільнота розділилася на його прихильників та противників [14]. Перші відстоювали теорію моноклімаксу, а інші поліклімаксу [16]. На початку сімдесятих років Юджину Одуму вдалося дещо примирити дві ворогуючі сторони, запровадивши поняття кліматичного та катастрофічного клімаксу [12]. Незважаючи на це, проблема клімаксу досі до кінця не розв'язана, що заважає створенню повноцінної і завершеної єдиної теорії динаміки екосистем [6].

Актуальність дослідження. На сьогодні існує гостра потреба в прогнозах наслідків людського впливу на компоненти біосфери та розробках алгоритмів відновлення порушених екосистем. Це неможливо ефективно та надійно реалізувати без розробки об'єднаної теорії динаміки екосистем. Це стосується, як глобальних викликів, що виникли перед сучасним людством так і для реалізації локальних проєктів. Увесь комплекс задач, від глобальної трансформації клімату і до підготовки конкретного «Звіту оцінки впливу на довкілля» базується на цій теорії. Одним, ключових блоків цього вчення є питання клімаксу, як зупинки або фінальної стадії перетворення екосистем.

Зв'язок авторського доробку із важливими науковими та практичними завданнями. У статті розглядаються результати проведених дослідження в рамках виконання науково-дослідної теми: «Дослідження ландшафтних екосистем у межах Українського Полісся» (Державний реєстраційний номер: 0121U113263).

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Незважаючи на поширену точку зору, перша теорія сукцесійної зміни в екосистемах належала не Фредеріку Клементсу а викладачу Чиказького університету Генрі Коулз [9]. Натхнений прикладом Ойгена Вармінгаї його дослідженням датських дюн, він розпочав аналогічні роботи на піщаних дюнах озера Мічіган. Він повідомив, що рослинність дюн різного віку є стадіями що повторюються. Ці дослідження тривали із 1899 по 1910 роки. Вони стартували публікацією статті із заголовком «Екологічні зв'язки рослинності піщаних дюн озера Мічіган». Однак, робота Фредеріка Клементса у 1916 була більш ґрунтовною та набула більшого поширення та популярності. Ідеї про те, що сукцесійні серії передбачувані та детерміновані і завжди закінчуються кліматично визначеним клімаксом, домінували в екологічній науці до 60-их років. Першими цей підхід піддали критиці в 20-их роках Леонтій Раменський та Генрі Глісон [10]. Вони та їхні послідовники стверджували, що існує довільна кількість зупинок динаміки екосистем, які вони називали полі клімаксом. У 1969 році Юджин Одум опублікував «Стратегію розвитку екосистем», в якій моноклімакс Клементса назвав кліматичним або енергетичним а поліклімакс Уттекера – катастрофічним клімаксом. Крім того Юджин Одум звернув увагу на енергетичні зміни під час досягнення кліматичного клімаксу: «максимальна біомаса та симбіотична функція між організмами зберігаються на одиницю потоку енергії».

Ідею про важливість енергетичних показників для характеристики динаміки екосистем не нова. Про неї згадував ще Раймонд Ліндеман в 1942 році. На початку XXI століття її підтримують більшість дослідників [1]. Останнім часом це наводилося для окремих типів екосистем. Наприклад для лісів чи перелогів. Останнім часом все більше уваги приділяється значенню надземної фітомаси для характеристики процесу динаміки екосистем [11] та антропогенного впливу на нього [5].

Виділення невирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття. Стаття присвячена корегування поняття клімаксу із позиції енергетичних змін в екосистемах, викликаних автогенними та екзогенними факторами. Метою дослідження є розробка універсальної моделі динаміки екосистеми, яка б об'єднувала в собі відомі випадки поліклімаксу та моноклімаксу. Відповідно до мети було поставлено такі завдання: визначити провідні ознаки динаміки екосистеми, які характеризують усі види сукцесій та клімаксу; встановити

основоположні причини зупинки динаміки екосистем; дати визначення для основних типів зупинки змін в екосистемах; розкрити значення клімаксичних екосистем для стабілізації змін у біосфері.

Новизна. Вперше створено модель варіантів клімаксу на основі змін енергетичного балансу в екосистемах.

Методологічне або загальнонаукове значення. Матеріал дослідження є ключовим елементом об'єднаної теорії динаміки екосистем. Отримані моделі доцільно використовувати під час прогнозування наслідків людської діяльності, розробки проектів із відновлення порушених екосистем та ліквідації наслідків негативного впливу на довкілля.

Матеріали та методи досліджень. Матеріалами дослідження є стандартні геоботанічні описи зроблені в період із 2004 по 2023 роки, дослідження зміни надземної фітомаси в період із 2005 по 2015 роки а також стаціонарні дослідження трансформаційного впливу інвазійних видів рослин [4]. Описи виконувалися згідно із еколого-флористичними принципами французько-швейцарської школи Браун Бланке [15]. Опис зберігався в базу даних за допомогою програми Turboveg 2.0. [13].

Величина факторів середовища визначалися із використанням принципів синфітоіндикації. Значення показників чинників середовища встановлювалися згідно з уніфікованими шкалами Дідуха-Плюти [2]. Значення величини антропогенної трансформації подавалися за 18-бальною шкалою Дідуха-Хом'яка [7]. Показник природної динаміки встановлювався за синфітоіндикаційної інтерпретацією зміни надземної фітомаси та її віку. Він описувався за оригінальною 21 бальною шкалою лабораторії «Теорії екосистем» Житомирського державного університету імені Івана Франка [11]. Для встановлення величини факторів використовується програма Simagr1 1.12 на основі бази даних «Ecodbase 5d» [13]. Класифікація рослинних угруповань здійснювалася за допомогою програми JUICE 7.0, та «Продромусу рослинності України» [3].

Викладення основного матеріалу. Із великого числа характеристик, які супроводжують динаміку екосистем було обрано зміну кількості надземної фітомаси та її віку. Фітомаса є основним показником енергетичного балансу екосистем. Вона являє собою первинну продукцію, яка в подальшому поширюється трофічними ланцюгами. Отже, саме вона вказує на енергетичну ефективність системи. Для екосистем у яких основою автотрофного блоку є фототрофи ключова роль відводиться саме надземній фітомасі, кількість якої не лише відображає об'єм фотосинтезуючого апарату та його ефективність. Ускладнення вертикальної структури екосистем не лише веде до збільшення запасів первинної продукції, необхідної для інших організмів, а й до зростання частки зафіксованої енергії. Крім того, такі запаси призводять до зростання стійкості еко-

систем через резервування в них енергії на випадок погіршення умов середовища та через дублювання екологічних зв'язків між видами на фоні зростаючого видового біорізноманіття. Час зберігання надземної фітомаси є додатковою характеристикою динаміки. В процесі самовідновлення екосистем (автогенної сукцесії) відбувається її перехід від менш енергетично стабільних піонерних станів до більш енергетично стабільного стану енергетичного клімаксу. Оскільки, фототрофи мають різні типи фотосинтезу та відповідно різні темпи приросту, то однієї величини надземної фітомаси недостатньо для характеристики положення екосистеми від піонерної стадії до клімаксічної. Величина надземної фітомаси та її вік дозволяють визначити це положення із прийнятною точністю у вигляді абсолютного значення показника динаміки (1).

$$S_a = \sum m_{арп} t_n \quad (1)$$

де S_a – абсолютне значення показника динаміки, $m_{арп}$ – надземна фітомаса виду n , t_n – вік виду n .

Однак, використання такого показника є досить незручним через великі значення, оперування якими не має смислу на фоні встановленої похибки вимірювання. У зв'язку із цим було зроблено перехід до 21 бальної шкали (2).

$$S_t = 3.81 * S_a^{0.17} \quad (2)$$

де S_t – інтегрований показник динаміки, S_a – абсолютне значення показника природної динаміки.

Оскільки, види можуть перебувати в екосистемах лише в певному діапазоні показників динаміки, то за їхніми проєктивними покриттями ми маємо змогу визначати їх без вилучення фітомаси та визначення її ваги і віку. Це не лише робить процес визначення такого показника більш ефективним а й дозволяє встановлювати його без шкоди для довкілля, що вкрай важливо на території раритетних оселищ чи об'єктів ПЗФ. Для цього нам необхідна попередня база даних та стандартний геоботанічний опис (3)

$$ST = \frac{k_1 s_{r1} + k_2 s_{r2} \dots + k_n s_{rn}}{k_1 + k_2 \dots + k_n} \quad (3)$$

де ST – синфітоіндикаційний показник динаміки, k_n – проєктивне покриття виду « n », s_{rn} – середина діапазону толерантності до величини показника динаміки виду « n ».

Якщо розглядати процес динаміки екосистем як зміну його показника з часом, то маємо дати оновлене визначення автогенних сукцесій. Ними будуть не усі, сукцесійні процеси, де на зміни екосистеми впливатимуть переважно внутрішні процеси, а лише ті, які наближують показник динаміки до еволюційно-енергетичного максимуму. У зв'язку із цим, алогенними сукцесіями будуть ті які направлені в бік від нього (до нульового значення цього показника). В усіх екосистемах присутні, як алогенні, так

і автогенні процеси. Напряма динаміки визначається балансом між ними.

Еволюційно-енергетичний максимум буде залежати від кліматичних факторів території та видів які еволюціонували для формування угруповання із певною кількістю первинної продукції. Саме тому абсолютні значення для різних регіонів відрізнятимуться, тоді як інтегрований показник динаміки буде залежати лише від енергетичної самореалізації екосистеми. Через це бази даних для визначення синфітоіндикаційного показника динаміки будуть регіональними. Гіпотетично – це буде рівень геоботанічної підпровінції. У нашому випадку – Поліської. Максимальне значення показника динаміки є точною переменою в стадію енергетичного (кліматичного) клімаксу або клімаксічним аттрактором. У такому стані на території Полісся можуть перебувати дубові праліси віком вище 450 років, автотрофні блоки яких належать до класу *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968. За звичай це асоціація *Stellario holosteeae-Carpinetum betuli* Oberdorfer 1957 Під час автогенної сукцесії математичною моделлю зміни показника динаміки із часом є рівняння натурального логарифму (4).

$$ST = r_s + r_p \ln t \quad (4)$$

У межах однієї геоботанічної провінції можуть виникати умови коли процес змін в екосистемах зупиняється (рис. 1). Це може бути спричинено рівновагою між алогенними та автогенними процесами, та проблемами в ендоекогенезі чи сингенезі. Наприклад, тривале існування лук класу *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx 1937, за звичай, забезпечується сінокошінням чи випасанням домашніх тварин. Якщо кількість надземної фітомаси буде забиратися більше ніж виробляє фітоценоз протягом вегетаційного сезону, то виникатиме алогенна сукцесія по типу пасовищної чи сінокісної дегресії. Такий тип клімаксу, згідно із Одумом, ми можемо назвати катастрофічним. Насправді, ми маємо справу не із клімаксом а із зупинкою динаміки. Тобто, із позиції теорії динаміки екосистем слід розрізняти клімакс, як досягнення максимальної на певному етапі еволюції енергоефективності і катастрофічну зупинку динаміки. У наведеному прикладі, це рівноважна катастрофічна зупинка динаміки.

Іншою причиною зупинки динаміки може бути відсутність видів які мають формувати наступну стадію автогенної сукцесії. За звичай, вони можуть бути присутні в ґрунті у вигляді банку насіння або заноситися із сусідніх екосистем у вигляді насінневої діаспори. Відсутність таких видів призводить до сингенетичної катастрофічної зупинки динаміки. Оскільки, види адаптуються до певних вимог едафічного середовища, то досягнення клімаксічного аттрактора буде неможливе аж поки ці умови (кліматичний оптимум) не будуть сформовані в результаті ендоекогенезу. За звичай, ендоекогенез під час авто-

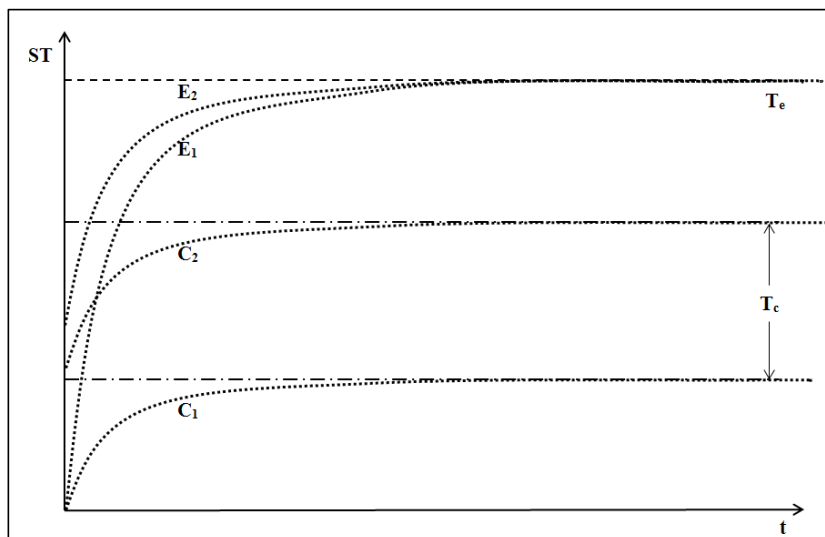


Рис. 1. Зміна показника природної динаміки з часом для різних варіантів автогенних сукцесій. Умовні позначення: ST – показник природної динаміки, t – час, $E1$ – первинна сукцесія з переходом в енергетичний клімакс, $E2$ – вторинна сукцесія з переходом в енергетичний клімакс, $C1$ – первинна сукцесія з переходом в катастрофічну зупинку динаміки, $C2$ – вторинна сукцесія з переходом в катастрофічну зупинку динаміки T_e – еволюційно-кліматичний бар'єр, T_c – едафо-видовий бар'єр

генні сукцесії направлений саме в його бік. Випадки коли природні, а не інвазійні види трансформери [4], роблять едафотоп непридатним для клімаксового оптимуму дуже рідкісні. На території Полісся вони не фіксуються. Наприклад, болота, на яких в результаті розростання мохової сплавини та формування шару торфу утворюються оліготрофні екосистеми в подальшому переходять до лісових боліт (*Ledo-Pinetum* R. Tx 1925) та лісів (*Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939). Це відбувається за рахунок накопичення осадових порід на купинах, які утворюють новий едафотоп поверх торф'яника. Однак, якщо едафотоп протягом еволюційно значимого часу не міняється в бік клімаксового оптимуму, то виникає едафічна катастрофічна зупинка динаміки.

Головні висновки. Енергетичним клімаксом буде стан екосистеми, в якому її запаси енергії досягнуть максимуму для певного кліматичної зони на певному етапі еволюції автотрофів. Ознакою енергетичного клімаксу є досягнення максимального для окремої геоботанічної підпровінції значення добутку кількості надземної фітомаси та її

віку. Для території Полісся це дубові праліси віком вище 450 років, автотрофні блоки яких належать до класу *Carpino-Fageteta sylvaticae*. Енергетичний клімакс настає лише в таких умовах середовища, які є оптимальними для його основного рослинного угруповання.

Усі типи припинення сукцесійних змін в екосистемах можуть належати до енергетичного клімаксу або до рівноважної, сингенетичної, інвазійної, едафічної чи катастрофічної зупинки динаміки. Зупинка динаміки на рівні енергозапасів нижчих за енергетичний клімакс може бути спричинена рівновагою між алогенними та автогенними процесами, нездатністю подолати ендеоекогенетичний чи сингенетичний бар'єр.

Перспективи використання результатів дослідження. Моделі динаміки екосистем, побудовані із врахуванням сучасних уявлень про клімакс, мають стати основою для прогнозування змін в навколишньому середовищі. В тому числі, під час планування експлуатації природних ресурсів чи впровадження заповідного режиму.

Література

1. Дідух Я.П., Лисенко Г. Проблеми термодинамічного оцінювання структури та організації екосистем. *Вісн. НАН України*. 2009. № 5. С. 16–27.
2. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів Київ: Наукова думка, 1994. 280 с.
3. Дубина, Д. В., Дзюба, Т. П., Ємельянова, С. М. та ін. Простір рослинності України. Київ: Наукова думка, 2019. 784 с.
4. Хом'як І.В. Вплив інвазій видів-трансформерів на динаміку рослинності перелогів Українського Полісся. *Біоресурси і природокористування*. 2018. № 1-2. С. 29–35.
5. Хом'як І.В. Особливості антропогенного впливу на природну динаміку екосистем Українського Полісся. *Екологічні науки*. 2018. № 1 (20) том 2. С. 69–73.

6. Хом'як І.В. Фітоіндикаційний аналіз передклімаксичних стадій розвитку екосистем. *Питання біоіндикації та екології*. 2013. Вип. 18, № 1. С. 20–29.
7. Хом'як І.В., Демчук Н.С., Василенко О.М. Фітоіндикація антропогенної трансформації екосистем на прикладі Українського Полісся. *Екологічні науки*. 2018. № 3 (22). С. 113–118.
8. Clements, F.E. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Washington: Publ. Carnegie Inst, 1916. 512 pp.
9. Eliot, C.H. Method and metaphysics in Clements's and Gleason's ecological explanations. *Stud. Hist. Philos. Sci.* 2007. № 38. P. 85–109.
10. Hagen, J.B. Organism and Environment: Frederic Clements's Vision of a Unified Physiological Ecology. In *The American Development of Biology*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press, 1988. P. 257-280.
11. Khomiak Ivan, Harbar Oleksandr, Demchuk Nataliia, Kotsiuba Iryna, and Onyshchuk Iryna. Above-ground phytomas dynamics in autogenic succession of an ecosystem. *Forestry ideas*. 2019. № 1. P. 136–146.
12. Odum Eugene P. *Fundamentals of Ecology*. H B.Holt.Saunders, 1971. 574 pp.
13. Oleksandr Harbar, Ivan Khomiak, Iryna Kotsiuba, Nataliia Demchuk and Iryna Onyshchuk. Anthropogenic and natural dynamics of landscape ecosystems of the Slovechansko-Ovruchsky ridge (Ukraine). *Soc. ekol.* 2021. № 3. P. 347–367.
14. Tansley, A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*. 1935. № 3. P. 284–307.
15. Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach. *Handbook of Vegetation Science* / Ed. By R.H. Whittaker. The Hague, 1973. P. 619–726.
16. Whittaker R. H. A Consideration of Climax Theory: The Climax as a Population and Pattern. *Ecological Monographs*. 1953. Volume 23, Issue 1. P. 41–78.