



Біотоп як система: структура, динаміка, екосистемні послуги

Яків П. ДІДУХ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
ya.didukh@gmail.com

Didukh Ya.P. **Biotope as a system: structure, dynamics, and ecosystem services.** Ukr. Bot. J., 2018, 75(5): 405–420.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereschenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. The concept of conservation of biotic and landscape diversity facilitated the introduction of systemic and ecological approaches into the field of nature conservation, thus stimulating the development of biotope classification. Biotopes are considered to be ecosystems of a topological level, which lose their integrity once divided. Since biotopes can include distinct yet functionally interconnected syntaxa, the scope of topological and typological units that make up a biotope can differ. Such differences can be caused by substitution as well as combination of constituent elements. Substitution occurs when some syntaxa can be attributed to different biotopes, or when biotopes of the same type are comprised of different syntaxa. Examples of communities that are attributed to different biotopes, namely, forest (*Dicrano-Pinion*, *Fagion sylvaticae*) and marsh (*Salicion cinereae*) communities, and examples of biotopes with substitution of constituent elements in some of their areas (G 3.9 Coniferous woodland dominated by *Cupressaceae* or *Taxaceae*, 8120 Temperate montane calcareous and ultra-basic screes) are given. Combination of constituent elements is evident when a biotope includes a certain set of syntaxa, which sometimes can belong to different classes. Biotope development is determined by the change in the ecological potential, which is interpreted as difference between the potential capacity of eco-space and its actual capacity. Potential capacity of eco-space is determined by the environment, whereas its actual capacity is determined by the biotope structure, nature of biomass distribution, and accumulation and transformation of energy. The novel aspect of this approach is that development is interpreted much wider than merely succession of phytocoenoses. Development is considered here as a process of fluctuating, successive, and synevolutional changes which occur at different rates and are defined by the predominance of certain species with various ecological (R, C, S) strategies (Grime, Pierce, 2012). Thus, species with R-strategy determine fluctuation, species with C-strategy determine succession, species with S-strategy define synevolution. Synevolution is caused by the changes in species' adaptations and co-evolutionary relationships relative to environmental changes, thus altering eco-space capacity. Biotopes are integral to evaluation of ecosystem services. Predominant types of ecological strategies of species comprising biotopes are crucial for assessment of biotopes' ecosystem services. Species with R-strategy are characteristic of the resource type of ecosystem services, species with C-strategy are characteristic of the functional type of ecosystem services, and species with S strategy are characteristic of scientific-informative type of ecosystem services. Biotopes of the functional type are most susceptible to anthropogenic impact and climate changes. Since development of functional biotopes is determined by the successive changes, appropriate measures, e.g., a management plan, are required for their conservation.

Keywords: biotope, syntaxon, system, structure, development, synevolution, strategy, ecosystem services

Вступ

Системний та екологічний підходи, що активно почали розвиватися з другої половини ХХ ст., швидко проникали у різні наукові дисципліни, а наприкінці століття – і у практичну сферу, зокрема природоохоронну діяльність (Rodwell et al., 2018). Знаковою подією, яка стимулювала й визначала перспективність природоохоронної діяльності на ХХІ ст., було прийняття Всеєвропейської стратегії збереження біологічного та ландшафтного різноманіття (м. Софія, 1995 р.) ([http://zakon.](http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/994_711)

[rada.gov.ua/laws/show/994_711](http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/994_711)), що лежить в основі формування Паневропейської (NATURA 2000) та Смарагдової екомережі. Ця концепція передбачає формування мережі заповідних об'єктів як функціонуючої системи внаслідок їхнього поєднання екокоридорами різного рівня. Це водночас змінює акценти дослідження заповідних об'єктів від статичних на динамічні характеристики. При цьому виділяються зони (заповідна, буферна, транзитна), які виконують різну роль, забезпечуючи функціонування системної організації. Основними елементами екокоридорів є екосистеми топологічного рівня

© Я.П. ДІДУХ, 2018

(габітати, біотопи), що знайшло відображення у Бернській конвенції про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі. Вона була ратифікована країнами ЄС і набрала юридичного статусу (Директива ЄС 92/43 від 21.05.1992 р.), до якої приєдналася в 1996 р. Україна (http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/995_032).

Відповідно до цього кожен вид є не тільки таксономічною та географічною, а й екологічною категорією і потребує не лише оцінки його місця в ієрархічній системі класифікації таксонів, їхнього поширення, а й екологічних умов існування. Останнє передбачає розробку методів оцінки таких умов, що ґрунтуються на використанні оселищного підходу. Суть останнього полягає в тому, що кожен вид у своєму розвитку тісно пов'язаний і лімітується певними умовами існування, які не можна порушувати.

Водночас види є елементами певних типів ценозів, що потребують збереження, адже їхня руйнація набагато масштабніша і має більше негативних наслідків, ніж втрата видів. Це знайшло відображення у "Зеленій книзі України" (Zelyonaya kniga..., 1971; Zelena knyha..., 2009), а у Західній Європі – у створенні Червоного списку габітатів (біотопів), переліку рідкісних габітатів (Rodwell et al., 2003), тому необхідна розробка відповідної класифікації.

Розробка Пан'європейської екомережі для країн ЄС NATURA 2000, а для країн східної Європи – "Emerald" ґрунтувалася на одноранговій типологічній чотирьохзначній, але заокругленій до десятків нумерації габітатів. Пізніше ця класифікація вдосконалювалася на ієрархічних принципах CORINE, Palearctic habitats, EUNIS, що виходило із логіки системного підходу.

Крім розробки й удосконалення такої класифікації біотопів виникають проблеми оцінки їхньої розмірності, структури, функціонування та розвитку, зокрема флуктуаційних, сукцесійних змін та синеволюції. Розробка цих теоретичних питань дає можливість провести глибоке дослідження біотопів, підійти до прогнозування таких змін, заходів збереження та оцінки екосистемних послуг, що має теоретичне й практичне значення. Отже, проблема оцінки структури, динаміки біотопів, їхніх екосистемних послуг є досить актуальною.

Структура біотопів

Біотопи характеризуються рядом властивостей, притаманних складним відкритим системам

(Odum, 1975; Golubets, 2000), які ми аналізували раніше (Didukh, Kuzmanenko, 2010; Didukh, 2012), тому зупинимося лише на деяких їхніх особливостях.

Біотоп як *екосистема топологічного рівня* характеризується таким простором і розмірністю, які забезпечують ресурси, умови існування й відтворення живих організмів у певному кількісному співвідношенні протягом такого часового проміжку, що задовольняє умови його відтворення. Біотоп, як складну систему, можна оцінювати з різних позицій, зокрема як по відношенню до форми (його обрисів, горизонтальної мозаїки), вертикальної будови ярусів чи розподілу по вертикалі геогоризонтів, характеру меж, їхній чіткості, континуальності, дискретності тощо), так і до змісту, наповнення, що відображається у компонентному складі та його характеристиках (складу біоценозу, педосфери, гідрологічного режиму, мікроклімату тощо).

Аналізуючи диференціацію біотопів на горизонтальній проекції, бачимо, що кожен із них може бути гомогенною або гетерогенною ділянкою, але при цьому відрізнитися від оточуючих. Якщо розділити гетерогенні біотопи на складові гомогенні ділянки (угруповання), розірветься контур, і цілісність топологічної ділянки втратиться (Grodzinsky, 2014). Отже, основним критерієм візуального виділення біотопів є контур його обмеження у вигляді цілісної безперервної лінії. Характер розподілу складових локалітетів (угруповань) може бути у вигляді мікротопів, які межують з іншими «топами» і не утворюють пробілів, або у вигляді мікроплям, які оточені фоновими поверхнями (Grodzinsky, 2014).

Оцінюючи біотоп з холистичної позиції, слід підкреслити, що гетерогенність складових дає значно більший синергетичний ефект, ніж сума його частин. При такому природному об'єднанні властивості набувають певних нових якостей, що відображає притаманну екосистемі емерджентність. Не зважаючи на гетерогенне поєднання складових ценозів, такий біотоп відрізняється від сусіднього наявністю впливу певного лімітувального одного чи кількох чинників.

Ключовими в системному підході є поняття елементу та структури (Waterman, 1971; Setrov, 1971, 1972; Urmantsev, 1988; Artyukhov, 2009). У загальному трактуванні *елемент* визначається як найпростіша складова частина системи, умовно

її розглядають як неподільну (Уетов, 1978; Danylian, Taranenko, 2012). Враховуючи ієрархічну складність екосистем, з таким визначенням важко погодитися, тому що дробити їх до найпростішої будови, тобто найнижчого рівня, не можна, інакше вони втрачають сутність. Мова може йти про речовинні компоненти, сполуки (для ґрунту – солі, гумус, мінерали, азотні сполуки тощо; для атмосфери – O_2 , CO_2 ; для біоценозу – популяції видів рослин, тварин, мікроорганізмів тощо), що характеризуються певними властивостями, ознаками, які визначають специфіку систем. Оскільки розподіл елементів відзначається досить значним відхиленням від найбільш ймовірного стану, то біотопи як системи мають низький рівень упорядкованості (Malinovsky, 2000).

Біотоп характеризується різноманітним набором компонентів, елементів, які перебувають у складних взаємозв'язках і залежностях. Останні формують структуру системи, що відображається на її властивостях. *Структура* біотопу визначається типами зв'язків між елементами, що визначає її організованість, упорядкованість та стійкість системи. Кожний тип зв'язку трактується як особливий тип структури (Malinovsky, 2000). Це проявляється як у матеріальному взаємозв'язку між окремими видами рослин по відношенню до ґрунту, клімату, водного режиму, підстилаючих геологічних порід, так і в абстрактних взаємовідносинах між елементами, що відображає організованість та упорядкованість екосистеми. Тобто, структура біотопу оцінюється на основі всієї різноманітності способів взаємовідносин між складовими (елементами), які відображаються як у безпосередній взаємодії, так і в певних відносинах (поняттях, математичних величинах, логічних твердженнях тощо), що в комплексі забезпечують організацію, упорядкованість і функціонування екосистеми (Vasilevich, 1983; Didukh, 1992). Саме через оцінку структур ми пізнаємо сутність системи, тому способи, підходи, методи такої оцінки дуже важливі й потребують постійного вдосконалення.

Зважаючи на багатокомпонентність і структурну різноманітність екосистем виникає питання щодо способу оцінки їхнього об'єму, встановлення меж. Ці питання викликали гострі дискусії. Серед різних підходів пропонувалося використовувати геоботанічні напрацювання, оскільки, з одного боку, рослинність є хорошим індикатором умов,

а з іншого – по відношенню до рослинності існує добре розроблена класифікація. Відмітимо, що прямої кореляції між об'ємом і межами біотопу як комплексної екологічної системи та одиницями синтаксономічних категорій не існує.

Біотопи – це екосистеми топологічного рівня, в той час як синтаксономічні категорії відображають типологію фітоценозів, тобто ступінь подібності між ними за певними ознаками.

Для класифікації синтаксонів використовують геоботанічні описи ділянок від $0,2 \times 0,4$ м або 1×1 м (мохові, лишайникові); 4×4 м (трав'яні); 25×25 м (лісові) (Chytry, Otyrkova, 2003), а топологічні одиниці мають значно більшу розмірність від 100 до 10 000 м² (Grodzinsky, 1993).

Топологічні системи можуть включати різний набір синтаксонів, взаємопов'язаних таким чином, що окремо існувати вони не можуть, а функціонують як єдине ціле. Такий спосіб їхнього поєднання забезпечує формування якісно нових властивостей біотопу, ніж характеризується синтаксон. Обсяг біотопу визначається впливом певного зовнішнього чинника, який обумовлює характер функціонування і там, де лімітуюча роль його втрачається, змінюється оточення і, як наслідок, змінюється біотоп. Отже біотоп відрізняється від синтаксона тим, що структура першого визначається функцією, а другого як класифікаційної категорії за ознаками подібності (якщо йдеться про рослинність, то за складом, траплянням, проективним покриттям видів, які виступають індикаторами його умов). Біотоп може бути однорідним і представленим певним синтаксоном (наприклад, типові лісові, степові, лучні масиви); він може поєднувати досить різні синтаксони навіть різних класів, що слугують оселищами різних видів, але взаємопов'язаних і взаємозалежних у їхньому розташуванні на місцевості. Ми виділяємо два аспекти, що визначають різнірідність цих одиниць: *заміщення* та *поєднання* компонентів, коли певні синтаксони розподілені по різних біотопах або певні біотопи представлені різними синтаксонами (Rodwell et al., 2002; Schaminée et al., 2012–2015). Так, 131 габітат Італії представлений 268 союзом рослинності (Biondi et al., 2012).

За даними геоботаніків (Rodwell et al., 2002), союз *Dicrano-Pinion*, що представляє типові бореальні соснові ліси на кислих ґрунтах у межах Європи входить до складу шести біотопів трьох класів:

B1.7 Coastal dune woods F3.1 Temperate thickets and scrub G1.9 Non-riverine woodland with [*Betula*], [*Populus tremula*], [*Sorbus aucuparia*] or [*Corylus avellana*] G3.4 [*Pinus sylvestris*] woodland south of the taiga G3.B [*Pinus*] taiga woodland G3.E Nemoral bog conifer woodland *Rhododendro-Vaccinion*, а союз типових широколистяних неморальних лісів *Fagion sylvaticae* до складу 12 біотопів Європи: F3.2 Mediterraneo-montane broadleaved deciduous thickets G1.6 [*Fagus*] woodland G1.9 Non-riverine woodland with [*Betula*], [*Populus tremula*], [*Sorbus aucuparia*] or [*Corylus avellana*] G1.A Meso- and eutrophic [*Quercus*], [*Carpinus*], [*Fraxinus*], [*Acer*], [*Tilia*], [*Ulmus*] and related woodland G1.B Non-riverine [*Alnus*] woodland G2.6 [*Ilex aquifolium*] woods G3.1 [*Abies*] and [*Picea*] woodland G3.5 [*Pinus nigra*] woodland G3.7 Lowland to montane mediterranean [*Pinus*] woodland (excluding [*Pinus nigra*]) G3.9 Coniferous woodland dominated by [*Cupressaceae*] or [*Taxaceae*] G4.3 Mixed sub-taiga woodland with acidophilous [*Quercus*] G4.6 Mixed [*Abies*] – [*Picea*] – [*Fagus*] woodland, союз болотних чагарникових верб *Salicion cinereae* – до складу шести біотопів трьох класів Європи: D1.1 Raised bogs D2.2 Poor fens D4.1 Rich fens, including eutrophic tall-herb fens and calcareous flushes and soaks F9.2 [*Salix*] carr and fen scrub F9.3 Southern riparian galleries and thickets G1.1 Riparian [*Salix*], [*Alnus*] and [*Betula*] woodland G1.5 Broadleaved swamp woodland on acid peat G3.E Nemoral bog conifer woodland, а союз *Potentillion anserinae* вологих алювіальних субстратів до дев'яти біотопів п'яти класів: B1.4 Coastal stable dune grassland (grey dunes) B1.8 Moist and wet dune slacks C1.6 Temporary lakes, ponds and pools (wet phase) D6.1 Inland saltmarshes E2.1 Permanent mesotrophic pastures and aftermath-grazed meadows E2.6 Agriculturally-improved, re-seeded and heavily fertilized grassland, including sports fields and grass lawns E3.4 Moist or wet eutrophic and mesotrophic grassland E6.2 Continental inland saline grass and herb-dominated habitats H5.3 Clay, silt, sand and gravel habitats with very sparse or no vegetation.

Можна проілюструвати і зворотну залежність щодо синтаксономічного складу певних біотопів. Наприклад Н2. Помірно-гірські базифітні (карбонатні) скелі представлені союзами *Androsacion ciliatae*, *Arabidion alpinae*, *Bunion alpine*, *Drabion hoppeanae*, *Festucion dimorphae*, *Iberidion spathulatae*, *Iberido aperta-Linarion propinquaе*, *Papaverion tatrici*, *Papavero-Thymion pulcherrimi*, *Petasition paradoxi*, *Platycapno saxicolae-Iberidion*

granatensis, *Saxifragion praetermissae*, *Saxifragion prenjae*, *Thlaspion rotundifolii*, *Thlaspion stylosi*, *Veronico-Papaverion degenii*, а біотоп G3.9 Хвойних лісів із домінуванням *Cupressaceae* та *Taxaceae* – союзами *Juniperion brevifoliae*, *Acero sempervirenti-Cupression sempervirentis*, *Oleo-Ceratonion siliquae*, *Quercion ilicis*, *Mayteno-Juniperion canariensis*, *Juniperionthuriferae*, *Periplocion angustifoliae*, *Juniperion excelsae*, *Fagion sylvaticae*, *Junipero excelsae-Quercion pubescentis*, *Quercetea pubescentis* (Interpretation..., 2015). З переходом до нижчих 4–5 рівнів ієрархії біотопів уводиться критерій географічного їхнього обмеження й набір синтаксонів звужується.

Поєднання різних синтаксонів у межах біотопу забезпечує комплементарність, таку емерджентність зміни властивостей, при якій функції екосистеми зберігають свою цілісність.

Отже, між розмірами, обсягом одиниць рослинних угруповань та категоріями біотопів не існує чіткої кореляції, коли один синтаксон обов'язково представляє певний біотоп або біотоп обмежується одним синтаксоном, хоча такі ситуації у природі теж відмічаються. При цьому завжди існує певний ключовий синтаксон, що знаходиться в основі функціонування біотопу і найповніше відображає його сутність. Це можна трактувати як аналог сигма-синтаксону (Rivas-Martinez, 2005) на топологічному рівні. Тобто такий синтаксон є умовною назвою, етикеткою, але не відображає всього ценотичного наповнення, різноманіття біотопу. При цьому ми не повинні ігнорувати набір інших синтаксонів, оскільки головна мета й сутність біотопічної концепції полягає у наповненні біотопів інформаційним змістом (визначення синтаксономічного складу, видів флоро-, мікро-, мікозоокомпонентів як наземної біоти, так і педо-чи гідросфери), що вже відображено у відповідних численних публікаціях. Особливо актуально це у випадках, коли флористична компонента відсутня та існують специфічні зоокомплекси (приморські дюни, печери тощо).

Комплексну структуру проілюструємо на прикладах таких, здавалось би, гомогенних біотопів, як лісові. Вже з 1920–1950-х рр. розроблялася синтаксономія епігейних, епілітних криптогамних угруповань, не тільки тих, де власне рослинність відсутня, а й епіфітних ценозів, що формуються на стовбурах та гілках дерев і кущів і є характерними для певних лісових біотопів (Hübschmann, 1986).

Біотоп G1.A6. Subcontinental [*Quercus*]-[*Carpinus betulus*] forests представлений неморальними лісами *Quercus-Fageteta* (*Carpinion betulis*), які ми можемо ідентифікувати до асоціації та відповідно визначити статус біотопу, але він не є однорідним у синтаксономічному відношенні. На гладеньких стовбурах граба часто домінує аерофітна водорість зеленого кольору *Trebouxia* sp., сіруваті плями являють собою угруповання лишайників, які належать до союзу *Graphidion scriptae* Ochsner ex Felföldy 1941 з класу *Arthonia radiatae-Lecidelletea eleochromae* Grehwald 1993 (Berger, 2000; Kolanko, 2001; Khodosovtsev et al., 2017). Нижче на стовбурах з'являються мохи *Leskea polycarpa*, *Pseudoleskea nervosa*, види роду *Orthotrichum* sp. класу *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* Mohan 1978 (союз *Ulotion crispae* Barkman 1958 чи *Leskeion polycarpae* Barkman 1958) (Barkman, 1958; Gapon, 2011), а біля основи стовбурів домінантами виступають *Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium salebrosum*, *B. veletinum*, які представляють угруповання класу *Neckeretea complanatae* Marschtaller 1986, союз *Neckerion complanatae* Šmarda et Hadač ex Klika 1948. Лишайникові угруповання за таких умов представлені *Hypogymnietea physodis*. У термофільних лісах *Quercetea pubescentis* Doin-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959 (*Quercion pubescenti-petraeae* Br.-Bl. 1932 на освітлених гілках та стовбурах формуються епіфітні угруповання лишайників, що відносяться до класу *Physcietea* Hadač in Klika et Hadač 1944 (союз *Xanthorion parietinae* Ochsner 1928 чи *Buellion canescentis* Barkman 1958).

Бріоценози ацидофільних хвойних лісів представлені угрупованнями класів *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis* Ježek et Vondráček 1962 та *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* (союз *Dicrano scoparii-Hypnion filiformis* Barkman 1958), а у складі соснових борів лишайникових *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 (*Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) W. Matuszkiewicz 1962) поширені угруповання епігейного типу *Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi* Mohan 1978 (союз *Cladonion arbusculae* Klement 1949 corr Bültmann 2016).

Більш наочним прикладом є наскельні біотопи (Н), що були об'єктами наших безпосередніх досліджень, і характеризуються поєднанням епілітних лишайникових, мохоподібних та хазмофітних ценозів судинних рослин, які

належать до різних класів і на ділянках розподілені у вигляді "топів".

Розглянемо це на прикладі відслонень кислик порід Українського кристалічного щита, які представляють біотоп 8220 Siliceous rocky slopes with chasmophytic vegetation, що характеризується наявністю вертикальних скелястих стінок. Аналізуючи круті урвища скель, неможливо уявити, що в них немає тріщин, де накопичується органіка, формується ґрунт та поличок із дресвою. Власне поверхня скель вкрита лишайниками, що являють собою епілітні угруповання *Rhizocarpetea geographici* Wirth 1972 (союз *Umbilicarium hirsutae* Černohorský et Hadač in Klika et Hadač 1944). Куртини судинних рослин, які займають тріщини, і представлені нечисленними видами, належать до класу *Asplenietea trichomanis* (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977 (союз *Asplenion septentrionalis* Gams. ex Oberd. 1938). Полички та від'ємні поверхні, що мають вигляд "плям" на скелях, заселених одно- й багаторічниками з участю сукулентів, належать до класу *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 1955 (союз *Sedo albi-Veronicion dillenii* Korneck 1974).

Отже, даний біотоп поєднує синтаксони трьох класів; якщо лишайникові та мохові ценози існують і поза межами даного біотопу, то *Asplenion septentrionalis* характерний саме для цього типу і може виступати як діагностичний.

Натомість горизонтальні згладжені поверхні — "лоби" являють собою біотоп (8230 Siliceous rock with pionier vegetation of the *Sedo-Scleranthion* or of the *Sedo albi-Veronicion dillenii*) горизонтальних згладжених поверхонь. Відслонення силікатних порід займають угруповання класу *Rhizocarpetea geographici* Wirth 1972 (союз *Parmelion conspersae* Hadač in Klika et Hadač) та епілітні мохові угруповання у вигляді темних плям класу *Racomitrietea heterostichi* Neumaier 1971 (союз *Grymion commutatae* von Krusenstjerna 1945), а у тінистих місцях союз *Grimmia hartmanii-Hypnion cupressiformi* Philippi 1956; за умови накопичення тонкого шару ґрунту епілітні угруповання змінюються на буруваті килимки епігейних мохів союзу *Ceratodonto purpurei-Polytricheta piliferi* Mohan 1978. Від'ємні форми рельєфу заселені угрупованнями класу *Sedo-Scleranthetea* (союзи *Sedo-Scleranthion* чи *Sedo albi-Veronicion dillenii*), які розташовані у вигляді "мікротопів", а мохові та лишайникові, якщо вони оточені фоном інших, мають вигляд плям. Біля підніжжя таких відслонень часто формуються

колювіальні відклади уламків, осипів. Проте вони небов'язкові, а коли займають великі площі, то можуть розглядатися у ранзі окремих біотопів, що за своєю структурою є також комплексними. Так для колювіальних відкладів шільних юрських вапняків Гірського Криму поверхні плит укриті лишайниковим ценозами (клас *Verrucarietea nigrescentis*), а в місцях накопичення органіки й ґрунту між плитами формуються гляреофітні ценози класу *Drypidetea spinosae* Quezel 1964 (середземноморський аналог *Thlaspietea rotundifolii* Br.-Bl. 1948), представлені ендемічним для Криму союзом *Rumici scutati-Heracleion stevenii* Ryff 2007.

Біотопи псамофітних степів Нижньодніпровських арен, що формуються в умовах різної інтенсивності дефляційних процесів, представлені рядом асоціацій, які чергуються залежно від зміни умов. Асоціації судинних рослин належать до союзу *Festucion beckeri* Vicherek 1972 (клас *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novak 1941), лишайникові асоціації (*Cladonietum alcicornis* Klement 1953, *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev 2011, *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* Khodosovtsev 2011, *Cladonietum subulato-fimbriatae* Khodosovtsev 2011) належать до союзу *Cladonion sylvaticae* Klement (1950) порядку *Peltigeretalia* Klement (1950), мохова асоціація (*Syntrichietum ruraliformis* Voiko et Khodosovtsev 2011) є угрупованням союзу *Ceratodonto-Polytrichion piliferi* (Waldh. 1947) v. Hübschman 1967, порядку *Polytrichetalia piliferi* v. Hübschman 1975. Угруповання криптогамного блоку об'єднуються у клас *Ceratodonto-Polytrichetea piliferi* Mohan 1978 і є індикаторами інтенсивності дефляційних процесів. За градієнтом зменшення цього фактору утворюється ряд: *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* (інтенсивні процеси дефляції) – *Cladonietum subulato-fimbriatae* (помірні процеси дефляції) – *Xanthoparmelietum pokornyi* (рівновага між дефляційно-демутаційними процесами) – *Cladonietum alcicornis* (інтенсивні процеси демутації). З цими угрупованнями пов'язана зміна синтаксонів класу *Festucion beckeri* від *Secaletum sylvestre* Popescu et Sanda 1973 до *Koelerio glaucae-Stipetum borysthenicae* Popescu et Sanda 1987 (Dubyna et al., 2004; Khodosovtsev et al., 2011).

Іншим цікавим прикладом є біотоп 7220 – Petrifying springs with tufa formations (*Cratoneurion*), представлений значним синтаксономічним різноманіттям. Основу його формують мохові

подушки *Cratoneurum filicino-commutatae* (Kuhn 1937) Oberdorfer 1977 (клас *Montio-Cardaminetea* Br.-Bl. et Tx 1943, союз *Lycopo-Cratoneurion commutati* Hadač 1983) заввишки до 30 см, по яких стікає вода, що водночас адсорбує Ca_2CO_3 . Нижче формуються колонії, складені *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa (= *Southbya tophaceus*). На кам'янистому субстраті, куди капає вода, розвиваються світло-зелені нитчасті водорості *Cladophoretum glomeratae* Roll 1939 (клас *Stigeochloeta tenuis* Arendt 1982, союз *Stigeochlonion tenuis* Arendt). На крутих схилах по периферії мохових угруповань, де субстрат не орошується, але має опосередковане зволоження, формуються пластинки аерофітних темно-кольорових ціанобактерій *Scytonema myochrous* C. Agardh ex Bornet et Flahault з участю інших видів (клас *Gloeocapsetea sanguineae* Bültmann et Golubič in Bültmann et al. 2015, союз *Gloeocapsion sanguineae* Golubič 1967). Біля основи водоспаду чи на полицках, де формується ґрунт, розвиваються високі зарості трав асоціації *Lysimachio vulgaris-Filipenduletum ulmariae* Balotova-Tulachova 1971 (клас *Molinio-Arrhenatreretea*, союз *Filipendulion* (Br.-Bl. 1947) Lohm. Ap. Oberdorfer 1967) та шільні плетива *Agrostis stolonifera* (comm. *Pasturiella commutate-Agrostis stolonifera*) (Didukh et al., 2018).

Співвідношення між структурою біотопів та синтаксономічним складом можна відобразити за допомогою логічних правил включення та пересічення. Біотоп включає набір різних синтаксонів. Синтаксони, що формують біотоп у межах певного регіону, розглядаються як доповнення, а набір (перелік) однотипних синтаксонів у межах даного біотопу, але різних регіонів – як пересікання. Такі логічні принципи відображають сутність структури біотопу.

Динаміка біотопів

Паралельно із розробкою класифікації й дослідженням структури біотопів важливими залишаються питання їхньої динаміки, розвитку, оскільки ці процеси – неодмінний атрибут існування живого. Уявлення про динаміку біотопів значною мірою ґрунтується на досягненнях фітоценології зокрема вчення про сукцесії, концепція якого була розроблена наприкінці XIX ст. Ф.Е. Клементсом і активно розвивалася радянською геоботанічною школою В. Сукачова та його послідовниками (Trass, 1976). Поняття про сукцесії сьогодні вийшли далеко за рамки

фітоценології, екології та використовуються навіть у суспільних науках. У радянській школі розроблялися питання класифікації сукцесій та етапи їхнього проходження (сингенез, ендоекогенез, філценогенез) (Sukachov, 1942), дискутувалося співвідношення між трактуванням флуктації, сукцесії та еволюції фітоценозів. Ключове місце у цій концепції займає поняття клімаксу – формування стійких стадій, які вважалися кінцевими етапами сукцесій.

Розглядаючи питання сукцесій з позицій термодинаміки, синергетики, ми дійшли висновку, що фітоценози, на відміну від видів у своєму розвитку, не відтворюють собі подібних на даному місці, а спрямовані на зміну. Це обумовлено не лише конкуренцією між видами, а й явищем "втоми" ґрунту, алелопатичною дією певних хімічних сполук, що накопичуються в ґрунті (Grodzinsky, 1991).

Кожна екосистема (біотоп) характеризується певною *ємністю*, *об'ємом екопростору* та *екологічним потенціалом*. Для останнього характерний спосіб накопичення й витрачання енергії та ресурсів у даній екосистемі, що визначає вектор розвитку.

Ємність екопростору (E_e) зумовлена здатністю акумулювати енергію, ресурси, необхідні для підтримки повноцінного функціонування (дихання, живлення, розмноження організмів) екосистеми без порушення оточуючого середовища, що характеризується сукупною дією зовнішніх чинників (Reimers, Yablokov, 1992; Ricklefs, 1979; Whittaker, 1980, 2005). Така ємність визначається допустимим числом організмів (популяцій), потреби яких можуть задовольнити ресурси даної екосистеми (Zaika, 1981; Emelyanov, 1999). Тобто, ємність екопростору обмежується, з одного боку, лімітувальними показниками екофакторів, потенційними ресурсами, наприклад, впливом ґрунтів на проростання діаспор тих чи інших видів, а з іншого – структурою біотопу, що реагує і впливає на дію зовнішніх факторів за принципом зворотних зв'язків, забезпечуючи функції екосистем у повному обсязі.

Об'єм екопростору (E_o) – це зреалізована, "заповнена" частина його ємності, для якої характерні певні запаси акумуляції енергії, ресурсів, інших властивостей, що визначають структуру, організацію, стан екосистеми на даний час. Він може виражатися у різних показниках,

співвідношеннях (запаси органічної речовини, гумусу, поживних та інших речовин у ґрунті, біотичною продуктивністю, водним балансом, запасами енергії та їхньою трансформацією тощо).

Екологічний потенціал (E_p) трактується як здатність екосистеми акумулювати певну кількість енергії, біомаси за рахунок зміни ознак, функцій для заповнення ємності екопростору. Проте, як пише М.А. Голубець (Golubets, 2000), за такої трактовки оцінити ці показники практично неможливо, але сама ідея є досить плідною. Така оцінка припустима на основі використання індикаторних характеристик показників, якими зокрема є величини енергії чи біомаси.

Отже, $E_e - E_o = E_p$. Тобто, коли показник екологічного об'єму досягає ємності екопростору ($E_e = E_o$), зв'язана енергія – максимуму, а вільна – мінімуму, екологічний потенціал мінімізується ($E_p = 0$). Саме такими показниками відзначаються клімаксові угруповання, що характеризуються максимальною біологічною продуктивністю за даних умов. Йдеться про такий гомеостатичний стан – максимальну ємність наповнення, при якому можливі мінімальні зміни, незначний відтік енергії, що свідчить про зниження ентропії. Такий урівноважений стан не може існувати тривалий час тому, що екосистема не може поглинути зовнішню енергію і, дійшовши до точки біфуркації, розпадається й переходить в інший стан (Prigozhin, Stengers, 1986; Luri, 1996; Didukh, Lysenko, 2010). Це добре видно на прикладі степових ценозів в умовах заповідного режиму (Tkachenko, 2007).

Новизна такого підходу до сукцесії полягає в тому, що ми виходимо за рамки аналізу фітоценозу, розвиток якого зумовлений конкуренцією між видами, на рівень біотопу. Розвиток останнього зумовлений ємністю екопростору, екологічним потенціалом, що визначається накопиченням енергії в різних компонентах екосистеми (живій біомасі, підстилці або в ґрунті). Співвідношення між запасами енергії та способом її трансформації визначає характер розвитку та змін біотопу, специфіку його стійкості за рахунок того компоненту, в якому акумулюється енергія. В лісах – це деревний ярус, у степах – чорноземні ґрунти. Що стосується власне біотичної складової, то частка різних видів неоднакова і залежить від їхньої екологічної стратегії, яка відображає біоморфологічну структуру біотопу (Grime, Pierce, 2012). Іншою характеристикою виду як

елементу біотопу є його відношення до оточуючого середовища, що відображається в понятті "екологічна ніша". Вона характеризує потреби у зовнішніх ресурсах, а екостратегія – специфіку виживання, розвитку за відповідних умов. Тому ці дві характеристики тісно пов'язані між собою і визначають характер динаміки фітоценозів, зокрема флуктуаційні, сукцесійні та еволюційні процеси. Як вказують Д. Грайм та С. Пірс (Grime, Pierce, 2012), заселення біотопу R-стратегіями (рудералами) з коротким онтогенетичним розвитком та періодом вегетації, швидким дозріванням плодів та насіння визначають флуктуаційні зміни; C-стратегії (конкуренти, зокрема едифікатори) регулюють накопичення і спосіб трансформації енергії, відбір видів і тим самим визначають хід сукцесії; S-стратегії (стрес-толеранти), що пристосовуються до екстремальних умов, характеризуються тривалим онтогенезом і довгим періодом вегетації, низькою рухливістю, концентрацією енергії у біомасі та мінімальним її відтоком, повільним періодом дозрівання плодів, насіння чи спор, малопотужною генеративною сферою, повільним розпадом опадів, високою стійкістю до зовнішніх умов і поганим відтворенням, тобто високим рівнем спеціалізації, адаптації. Отже, S-стратегії характеризують розвиток біотопів в екстремальних стресових умовах через адаптивні механізми і власне забезпечують еволюцію. Із всього різноманіття видів кожному з них притаманні ознаки різних стратегій більшою чи меншою мірою. У ценозі проявляється їхній акумулюючий ефект, тому тут у різних формах, масштабах, з різною швидкістю відбуваються одночасно флуктуаційні, сукцесійні та еволюційні процеси.

На схемі (рисунок), що наводиться нижче, відображено співвідношення між типами стратегій, що визначають ці процеси.

Отже, функціональні групи видів з різним типами стратегій обумовлюють неоднакові процеси: флуктуації, сукцесії чи еволюцію екосистем, а в цілому, їхній розвиток. Звичайно, слід зауважити, що ці процеси відрізняються ще й у часі: флуктуації – короткочасові, сукцесії – середньочасові (десятирічні), еволюції – довготривалі (сотні й тисячі років). Залежно від того, які види формують основу того чи іншого біотопу, переважають певні процеси. Біотопи не тільки залежать від зміни зовнішнього середовища, а й мають зворотний вплив, що трактується як

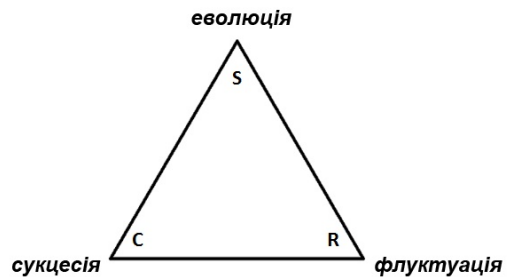


Рисунок. Схема співвідношення типів стратегій Грайма та категорій динаміки екосистем: С – конкуренти, залучають ресурси, регулюють енергетичний баланс, визначають напрямки і темпи сукцесій; S – стрес-толеранти, високоадаптовані види, стійкі до дії зовнішніх факторів, і здатні до формотворення, визначають еволюцію; R – рудерали, інтенсивно відтворюються при порушенні біотопу й швидко заселяють нові території, визначають флуктуацію

Figure. Scheme of relationships between the types of Grime strategies and the ecosystem dynamics categories: C – competitors, attract resources, regulate the energy balance, determine the direction and pace of succession; S – stress tolerants, highly adapted species, resistant to external factors, capable of morphogeny, determine the evolution; R – ruderals, intensively reproduced in disturbed habitats and quickly colonize new territories, determine fluctuation

зворотний зв'язок (Golubets, 2000; Malinovsky, 2000). Тісна залежність між змінами зовнішніх чинників і структурою біотопів спостерігається в сукцесійних типах біотопів, про що свідчить високий ступінь кореляції між ними, при цьому визначається вектор зміни рухливої рівноваги. Сукцесійний розвиток розглядається як безперервний процес, що зберігає певну спадковість, послідовність зміни ланок, хоча початковий і кінцевий стани можуть відрізнятися корінним чином. Чим подібніші характеристики початкового та кінцевого стану, тобто менші зміни за певний часовий проміжок, тим ближче екосистема до стійкого клімаксового стану. Водночас, тісні взаємозв'язки між біотопами еволюційного типу з високим рівнем стійкості та зовнішнім середовищем у напрямку наростання флуктуаційних процесів послаблюються.

Якщо питання флуктуацій та сукцесій більш-менш вивчені (Mirkin, 1984), то проблема еволюції біотопів викликає гострі дискусії. Так, Р. Мей (May, 1981), Ю. Чернов (Chernov, 1984) заперечували доцільність уживання цього терміну по відношенню до ценозів і, відповідно, до біотопів. В. Сукачов (Sukachov, 1942, 1944, 1946), Б. Биков (Vykov, 1953, 1970), П. Ярошенко (Yaroshenko, 1971),

Ю. Одум (Odum, 1975) розглядали цей процес через еволюцію видів на популяційному рівні, в якому через конкуренцію відбувається природний відбір. При цьому, як пише М. Голубець (Golubets, 1989), абіотичний блок залишився поза цим процесом, хоча власне є неодмінною складовою, яка саме й визначає характер кругообігу речовин та трансформації енергії, тобто виконує важливу регуляторну функцію, відіграючи активну роль у процесі еволюції екосистем.

З огляду на такі уявлення процес еволюції є досить складним і визначається формуванням нових властивостей екопростору, яких раніше не існувало, що відбувається внаслідок зміни еконіш видів. Цей процес протікає в результаті підвищення спеціалізації шляхом адаптивних змін (фізіологічних, біохімічних, морфологічних властивостей та ознак), тобто видоутворення – спеціогенезу та вселенню нових видів за рахунок удосконалення симбіотичних коеволюційних зв'язків (Zherikhin, 2003). Таким чином, еволюція відбувається в напрямку покращення спеціалізації видів унаслідок формування нових механізмів, що дають змогу освоїти додаткові для біотопу ресурси. Разом із тим високоспеціалізовані види – перші кандидати на вибування у випадку зовнішніх змін, які є неодмінними. Таким чином, еволюційні процеси визначаються невідповідністю стану біотопів до зовнішнього середовища, яке змінюється.

Збільшення об'єму екопростору визначається не лише за рахунок використання додаткових зовнішніх ресурсів (поживних речовин, енергії, оптимізації водо- та газообміну тощо), а й внутрішньої структури ценозу (зміни існуючих біоморфологічних ознак чи вселення нових видів, зміни вертикальної структури ценозів, мозаїчності, розширення та диференціації періоду вегетації як більш ранньої, наприклад, клена у порівнянні з грабом, дубом чи липою, так і більш пізньої у багатьох адвентивних видів) тощо.

Коеволюція може відбуватися при безпосередніх взаємозв'язках між організмами, тобто на основі трофічних ланцюгів, і опосередковано через зміни ґрунту гідрорежиму, мікроклімату. Останнє призводить до того, що нові умови можуть бути сприятливі для одних видів і не сприятливі для інших. Змінюється їхня домінуюча роль і ценофілі, що були добре адаптовані до умов біотопу, вимирають, а ценофоби за рахунок подальшої

спеціалізації та удосконалення адаптаційних механізмів набувають ознак ценофілів.

Зокрема, такими вселенцями є види адвентивних рослин, що активно поширюються у ценозах, проходячи F-бар'єр, і досягають рівня трансформерів, тобто впливають на структуру ценозів (Richardson et al., 2000; Protoporova et al., 2002; Protoporova, Shevera, 2012). Трансформери відрізняються різними механізмами на вплив середовища, яке змінюють. Тому ми розрізняємо ценотрансформери, які змінюють структуру ценозів (*Solidago canadensis* L. s. l., *Aster noli-belgii* L., *Helianthus annuus* L., *Heracleum sosnovskyi* Mandem., *Reynoutria* sp.), педотрансформери – змінюють структуру ґрунту (*Elaeagnus angustifolia* L., *Quercus rubra* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marshall) і літотрансформери – структуру геологічної будови. Прикладом останніх може бути *Amorpha fruticosa* L., *Morus nigra* L., *Celtis occidentalis* L., *Ulmus pumila* L., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, які, розселяючись, вкорінюються на девонських відкладах Дністровського каньйону і навіть гранітоїдах Українського кристалічного щита, порушуючи їхню структуру.

При цьому формуються зовсім нові комбінації видів, нові коеволюційні зв'язки (Mirkin, Naumova, 2005). Такі перебудови ценозу впливають на зміни умов існування біотопів, які відбуваються через адаптивні механізми видів-трансформерів, що призводить до еволюції еконіш, а в кінцевому результаті – до еволюції біотопу.

Процеси флуктацій, сукцесій, синеволуції взаємопов'язані і відбуваються одночасно з різними швидкістю й масштабністю, що забезпечує розвиток біотопів. Так, кардинальна, руйнівна зміна біотопу супроводжується потужними флуктаціями, що сприяє вселенню конкурентно стійких ценофілів і спричинює випадання інших, найбільш чутливих до змін, часто високоадаптованих але малопластичних. Це визначає хід сукцесій, що супроводжуються відповідними змінами умов існування оселища. Серед вселенців можуть з'явитися зовсім нові, часто адвентивні види, або аборигенні, що поліпшили адаптивні властивості, розширили коеволюційні зв'язки тощо. Поява цих видів супроводжується зміною екологічних ніш, що упаковуються в екопростір біотопу, розширюючи його. Таким чином, показники екофакторів даного біотопу, зокрема і лімітувальні межі, зсуваються (Didukh, 2009). Процеси розвитку

можуть відбуватися поступово, або досить швидко внаслідок катастрофічних змін біотопу (Zherikhin, 2003; Armand et al., 1999; Artyukhov, 2009).

Екосистемні послуги

Виходячи із такого розуміння структури та розвитку біотопів, постає питання щодо оцінки їхньої значимості, стійкості, вразливості по відношенню до змін зовнішніх факторів та відтворення. Це важливо не лише в контексті згаданих аспектів, а й для розрахунку екосистемних послуг біотопів, що знайшло відображення у програмі ООН "Оцінка екосистем на порозі тисячоліття" (MEA..., 2005). Екосистемні послуги розглядаються як набір функцій екосистем, що корисні для суспільства (Kremen, 2005). Корисність, вигода для суспільства передбачають не лише фінансову оцінку того, що створила або потребує людина, як вважають деякі економісти (Selezneva, 2001; Melnyk, 2003; Petrenko, 2005; Bobylev, Zakharov, 2009), оскільки такий підхід спрямований на отримання прибутку. Ці питання повинні розглядатися значно ширше – з позицій оцінки впливу на навколишнє середовище регуляторних механізмів функціонування екосистем, соціально-наукової цінності, можливого порушення та втрат їхніх властивостей (Constanza, et al., 1997; Daily, 1999; Millenium..., 2005).

Так, з огляду на актуальність проблеми охорони біорізноманіття, виникла необхідність оцінки екосистемних послуг цього компоненту, що знайшло відображення у програмі The Economics of Ecosystems and Biodiversity (ТЕЕВ, 2010), а також у роботі міжурядової групи з питань біорізноманіття та екосистемних послуг Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services – IPBES, до якої із європейських пострадянських держав входять Латвія, Литва, Білорусь, Молдова, Грузія, Азербайджан, Росія, але не представлена Україна (Ingram et al., 2012). Це вносить суттєві корективи у підходи й методики такої оцінки, коли виробником послуг є не лише суб'єкт господарювання (людина), а й елементи природного капіталу (власне екосистеми) (Ecosystem..., 2016). У такому випадку акцент послуг переміщується від власне економічних відносин (хоча останні не відкидаються) на екологічні функції. Тобто, антропоцентричний підхід змінюється на екологічний. Водночас це суттєво ускладнює їхній розрахунок. Наприклад,

оцінка екосистемних послуг лісів Нідерландів становить 2000 євро за 1 га на рік, що в 3 рази вище за їхню економічну вартість (Hein, 2011). Це означає, що вартість зрубаного лісу з урахуванням його відновлення до 80 років становитиме 1,6 млн євро за 1 га. Отже, можна порахувати доцільність рубки лісів, що мають функціональне чи природоохоронне значення. При цьому, як вказують дослідники, в оцінюванні екосистемних послуг не враховується значимість втрати рідкісних та загрожуваних видів, що відіграють незначну роль у структурі чи функціонуванні екосистем, але важливі як носії геноінформації (Cardinale et al., 2006; Schmid et al., 2009; Garnet et al., 2011; Watson et al., 2011; Naeem, 2012; Ingram et al., 2012).

За класифікацією екосистемних послуг, запропонованою у звіті "Millennium Ecosystem Assessment" (MEA, 2005), який підготовлено під егідою ООН, виділяється чотири групи:

- забезпечувальні (*provisioning services*) – послуги від продукції, яку надають екосистеми: продовольство, вода, деревина, волокно, паливо, генетичні ресурси, питна вода;

- регулювальні (*regulating services*) – послуги регулюючих екосистемних процесів: формування клімату, захист від повеней та інших стихійних лих, контроль захворювань, поглинання відходів людської життєдіяльності, очищення води й повітря, боротьба зі шкідниками;

- підтримувальні (*supporting services*) – послуги, які забезпечують основні екосистемні процеси: формування ґрунту, первинна продуктивність, базові біогеохімічні процеси (кругообіг поживних речовин, фотосинтез), середовище перебування.

- культурні (*cultural services*) – вклад екосистем у збагачення культурних, духовних та естетичних аспектів людського добробуту: емоції від спілкування з природою, відчуття місцевості, середовище для формування способу життя, звичаїв і традицій.

На наш погляд, другу й третю групи (регулювальні та підтримувальні послуги) можна об'єднати й оцінити біотопи на основі трьох складових (ТЕЕВ, 2010; Emerton et al., 2006; Hein, 2011; Mishenin, Oliynyk, 2010; Mishenin et al., 2011, Mishenin, Degtiar, 2015; Degtiar, 2012, 2013; Theoretical..., 2018):

- власне продукції (матеріальних ресурсів, що відображається в економічних категоріях);

- регулюючої ролі (підтримка стану природного балансу, забезпечення процесів ґрунтоутворення,

фотосинтезу, кругообігу речовин, акумуляції та трансформації енергії, регуляції клімату, гідрорежиму);

– науково-інформаційної (задоволення культурних і ціннісних потреб суспільства, охорони та збереження рідкісних видів біотопів тощо).

Хоча розрахунки таких послуг досить складні, проте є приклади оцінки ресурсної продукції, захисного, рекреаційно-оздоровчого, природоохоронного, історико-культурного, наукового значення лісових екосистем та сільськогосподарських земель України (Tishkov, 2005; Zahvoyska, 2013, 2014; Lisnyak et al., 2014; Nestoriak, 2015; Soloviy, 2016). Ми провели аналогічні розрахунки для оцінки збитків екосистем на основі енергетичних показників (Didukh et al., 2009). Отримані різними авторами результати досить відрізняються, тому на даному етапі важливі не стільки абсолютні показники, відображені у грошових одиницях, як їхнє відносне значення. Отже, природоохоронне, історико-культурне значення лісових біотопів значно вище, ніж вартість ресурсної продукції (деревини). Це важливо для аргументації щодо створення на їхній основі заповідних об'єктів, але викликає спротив урядовців лісового комітету.

Разом із тим, така оцінка потребує ґрунтовних наукових екологічних, економічних та інших досліджень, але вже на цьому етапі, використовуючи вищевказані підходи, розподілити біотопи за трьома категоріями не складно.

Цілком логічно, що основу більшості біотопів ресурсного типу формують R-стратегі, з коротким періодом онтогенезу, вегетативного розвитку, генеративної фази, швидкого дозрівання плодів та насіння. Такі біотопи характеризуються швидкою динамікою розвитку та флуктуаційними змінами. Зокрема, це біотопи, де вирощують сільськогосподарські культури, з яких збирають урожай плодів або всю біомасу, а також навіть багаторічні насадження плодкових і експлуатаційних лісів, у яких не формуються сталі, повноцінні ценози, що можуть повноцінно функціонувати. Їхнє формування обумовлено безпосередньою діяльністю людини, тому до цього типу ми відносимо сегетальні та рудеральні угруповання (за класифікацією UNIS – категорії I, J).

До біотопів функціонального типу ми відносимо такі, що забезпечують регуляційні процеси функціонування біосфери чи її частин (територій)

або компонентів (підтримка стану природного середовища, ґрунтоутворення, фотосинтез, кругообіг речовин, акумуляцію енергії, регуляцію клімату, баланс атмосфери та гідросфери тощо). Основу таких біотопів визначає характер сукцесій. Для них необхідні регуляційні заходи і вони, враховуючи високу ступінь трансформації, великі площі розораних земель (56%), потребують спеціальних заходів щодо їхнього збереження.

Нарешті, біотопи, які формуються за рахунок видів S-стратегії, що адаптовані до екстремальних, стресових умов, де ценогічна конкуренція послаблена, після руйнації не відновлюються, або відновлюються дуже повільно, часто є осередками видоутворення, оселищами багатьох рідкісних видів, мають велике науково-інформаційне значення і потребують повної охорони. Таким чином, запропоновані нами підходи на основі оцінки структури, розвитку, еволюції біотопів мають важливе практичне значення.

Висновки

При формуванні системи заповідних об'єктів у минулому найбільшу увагу приділяли рідкісним типам біотопів. Зважаючи на те, що зміна зовнішніх екологічних чинників найбільше впливає на сукцесійні процеси, а сукцесії відзначають закономірності та швидко зміну біоти, основу якої формують S-стратегі, що є найбільш значимими. Якщо мова йде про антропогенний вплив чи кліматичні зміни, то біотопи сукцесійного типу є найбільш вразливими. Виходячи з того, що зміни клімату призводять до катастроф, пов'язаних з водним режимом, то біотопи, що формуються за такого впливу, особливо чутливі та характеризуються найбільшими перетурбаціями і вони є коридорами розселення адвентивних видів. Вони потребують особливої охорони й розробки регуляційних заходів збереження. Біотопи, представлені S-стратегіями, що формуються за екстремальних умов, і зміни яких зумовлені еволюцією, потребують абсолютної охорони, заборони втручання. Такий підхід важливий сьогодні при формуванні кадастру та оцінки земель, розробки екомережі, при створенні й удосконаленні системи заповідних об'єктів, забезпеченні заходів їхньої охорони, картування та моніторингу.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Armand A.D., Luri D.I., Zherikhin V.V. *Anatomy of Crises*. Moscow: Nauka, 1999, 238 pp. [Ардман А.Д., Люри Д.И., Жерихин В.В. *Анатомия кризисов*. М.: Наука, 1999, 238 с.].
- Artyukhov V.V. *General theory of systems: self-organization, sustainability, diversity, crises*. Moscow: Librokom, 2009, 224 pp. [Артюхов В.В. *Общая теория систем: Самоорганизация, устойчивость, разнообразие, кризисы*. М.: Librokom, 2009, 224 с.].
- Bobylev S.N., Zakharov V.M. *Ecosystem services and the economy*. Moscow: Tipohrafiia LEVKO, 2009, 72 pp. [Бобылев С.Н., Захаров В.М. *Экосистемные услуги и экономика*. М.: Типография ЛЕВКО, 2009, 72 с.].
- Bykov B.A. *Geobotanika*. Alma-Ata: Izd-vo AN KazSSR, 1953, 456 pp. [Быков Б.А. *Геоботаника*. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1953, 456 с.].
- Barkman J.J. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes: including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe*. Van Gorcum: Assen, 1958, 628 pp.
- Cardinale B.J., Srivastava D.S., Duffy J.E., Wright J.P., Downing A.L., Sankaran M., Jouseau C. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 2006, 443: 989–992.
- Chytrý M., Otypkova Z. Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. *J. Veget. Sci.*, 2003, 14: 563–570.
- Chernov Yu.I. Evolutionary process and historical development of communities. In: *Faunogenesis and phylocenogenesis*. Moscow: Nauka, 1984, pp. 5–23. [Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ. В кн.: *Фауногенез и филоценогенез*. М.: Наука, 1984, с. 5–23].
- Council Directive 92/43 EEC on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. In: *Oselyshchna kontsepsiya zberezhennya bioriznomanitya: bazovi dokumenty Yevropeyskoho soyuzu*. Eds A.A. Kahalo, V.H. Prots. Lviv: ZUKTs, 2012, pp. 27–95. [Директива Європейського союзу 92/43 ЄЕС про збереження природних оселищ та видів природної фауни і флори (1992). В кн.: *Оселищна концепція збереження біорізноманіття: базові документи Європейського союзу*. Ред. О.О. Кагало, Б.Г. Проць. Львів: ЗУКЦ, 2012, с. 27–95].
- Costanza R., D'Aarge R., De Groot R. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 1997, 387: 253–260. Available at: www.esd.ornl.gov/benefits_conference/nature_paper.pdf
- Daily G.C. Developing a Scientific Basis for Managing Earth's Life Support Systems. *Conserv. Ecol.*, 1999, 3(2): 1–14.
- Danylian O.G., Taranenko V.M. *Phylosophy*. Kharkiv: Pravo, 2012, 312 pp. [Данильян О.Г., Тараненко В.М. *Філософія: підручник*. Харків: Право, 2012, 312 с.].
- Degtyar N.V. *Modern methods of economic appraisal of ecosystem services*. 2012, 2: 1–8. [Дегтярь Н.В. Сучасні методи економічної оцінки екосистемних послуг. *Ефективна економіка*, 2012, 2: 1–8. Available at: http://nbuv.gov.ua/UJRN/efek_2012_2_45].
- Degtyar N.V. *Marketing i menedzment innovatsiy*, 2013, 4: 314–325. [Дегтярь Н.В. Механізми фінансування та стимулювання збереження екосистемних послуг водно-болотних угідь. *Маркетинг і менеджмент інновацій*, 2013, 4: 314–325].
- Didukh Ya.P. *Vegetation cover of the Crimean Mountains (Structure, dynamics, evolution and protection)*. Kiev: Naukova Dumka, 1992, 256 pp. [Дідух Я.П. *Растительный покров Горного Крыма*. Киев: Наук. думка, 1992, 256 с.].
- Didukh Ya., Rasevych V., Gavrylov S., Alioshkina U. *Nauka ta innovacii*, 2009, 5(5): 62–74. [Дідух Я.П., Расевич В.В., Гаврилов С.О., Альошкіна У.М. Оцінка екологічних збитків екосистем на основі енергетичних показників. *Наука та інновації*, 2009, 5(5): 62–74].
- Didukh Ya.P., Kagalo A.A., Prots V.G. In: *Problems of correlation between some key notions in ecosystemology. Biotores (habitats) of Ukraine: scientific basis of research and inventory results: Workshop proceedings (Kyiv, 21–22nd of March 2012)*. Kyiv; Lviv, 2012, pp. 14–28. [Дідух Я.П. Проблеми співвідношення між деякими ключовими поняттями в екосистемології. В зб.: *Біотопи (оселища) України: наукові засади їх дослідження та практичні результати інвентаризації: мат. роб. семінару (Київ, 21–22 березня 2012 р.)*. За ред. Я.П. Дідуха, О.О. Кагала, Б.Г. Проця. Київ; Львів, 2012, с. 14–28].
- Didukh Ya.P., Kuzmanenko O.L. *Ukr. Bot. J.*, 2010, 67(5): 668–679. [Дідух Я.П., Кузьманенко О.Л. До питання про співвідношення понять "екосистема", "габітат", "біотоп" та "екотоп". *Укр. бот. журн.*, 2010, 67(5): 668–679].
- Didukh Ya.P., Lysenko G.V. *Visnyk NAS of Ukraine*, 2012, 5: 16–27. [Дідух Я.П., Лисенко Г.М. Проблеми термодинамічного оцінювання структури та організації екосистем. *Вісн. НАН України*, 2010, 5: 16–27].
- Didukh Ya.P., Chorney I.I., Budzhak V.V., Vashenyak Yu.A., Korzhyk V.P., Rozenblyt Yu.V., Tokaryuk A.I., Mykhaylyuk T.I. *Ukr. Bot. J.*, 2018, 75(2): 149–159. [Дідух Я.П., Чорней І.І., Буджак В.В., Вашеняк Ю.А., Коржик В.П., Розенблїт Ю.В., Токарюк А.І., Михайлюк Т.І. Рідкісний туфогенний біотоп у басейні Дністра. *Укр. бот. журн.*, 2018, 75(2): 149–159].
- Dubyna D.V., Neuhauslova Z., Dziuba T.P., Shelyag-Sosonko Yu.R. *Classification and proproodus of vegetation of reservoirs, the ruined territories and the arena of the North Black Sea Coast*. Kyiv: Phytosociocenter, 2004, 200 pp. [Дубина Д.В., Нойгойзлова З., Дзюба Т.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. *Класифікація та продромус рослинності водойм, перезволожених територій та арен Північного Причорномор'я*. Київ: Фітосоціоцентр, 2004, 200 с.].
- Ecosystem Services of Russia: Prototype of the National Report. Vol. 1. Services of Terrestrial Ecosystems*. Eds E.N. Bukvareva, D.G. Zamolodchikov. Moscow: Biodiversity Conservation Center Publ., 2016, 148 pp. [Экосистемные услуги России: Прототип национального доклада. Т. 1. Услуги наземных экосистем. Ред. Е.Н. Букварёва, Д.Г. Замолодчиков. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2016, 148 с.].

- Emelyanov I.G. O ponyatii "emkost sredy". In: *Biogeotsenologicheskkiye issledovaniya na Ukraine (On the concept of "capacity of the environment")*. Lvov, 1984, pp. 9–11. [Емельянов И.Г. О понятии "емкость среды". В кн.: *Биогеоценологические исследования на Украине*. Львов, 1984, с. 9–11].
- Emerton L., Bishop J., Thomas L. *Sustainable financing of Protected Areas: a global review of challenges and options*. Best Practice Protected Area Guidelines, 2006, ser. 13, 97 pp.
- Gapon S.V. *Bryophytes of forest-steppe of Ukraine (vegetation and flora)*: Dr. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, 2011, 36 pp. [Гапон С.В. *Мохоподібні Ліостену України (рослинність та флора)*: автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Київ, 2011, 36 с.].
- Garnett S.T., Joseph L.N., Watson J.E.M., Zander K.K. Investing in threatened species conservation: does corruption outweigh purchasing power? *PLoS ONE*, 2011, 6(7): e22749. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022749>
- Grime J.P., Pierce S. *The Evolutionary strategies that shape ecosystems*. Chichester: Wiley & Blackwell, 2012, 264 pp.
- Golubets M.A. *Ekosistemolohiya (Ecosystemology)*. Lviv: Polli, 2000, 316 pp. [Голубець М.А. *Екосистемологія*. Львів: Поллі, 2000, 316 с.].
- Grodzinsky A.M. *Allelopatiya rasteniy i pochvoutomlenie (Allelopathy of plants and soil degradation)*. Kiev: Naukova Dumka, 1991, 432 pp. [Гродзинский А.М. *Алелопатия растений и почвотомление*. Киев: Наук. думка, 1991, 432с.].
- Grodzinsky M.D. *Osnovy landshaftnoi ekolohii (Fundamentals of Landscape Ecology)*. Kyiv: Lybid, 1993, 224 pp. [Гродзинський М.Д. *Основи ландшафтної екології*. Київ: Либідь, 1993, 224 с.].
- Grodzinsky M.D. *Landshaftna ekolohiya (Landscape ecology)*. Kyiv: Znannya, 2014, 550 pp. [Гродзинський М.Д. *Ландшафтна екологія*. Київ: Знання, 2014, 550 с.].
- Hein L. Economic benefits generated by protected areas: the case of the Hoge Veluwe Forest, the Netherlands. *Ecology and Society*, 2011, 16(2): article 13. Available at: <http://www.ecologyandsociety.org/vol16/iss2/art13/>
- Hübschmann A. *Prodromus der Moosgesellschaften Zentraleuropas. Bryophyt. Bibl.*, 1986, 32: 1–413.
- Ingram J.C., Redford K.H., Watson J.E.M. Applying Ecosystem Services Approaches for Biodiversity Conservation: Benefits and Challenges. *Surveys and Perspectives Integrating Environment and Society*, 2012, 5: 1–10.
- Interpretation manual of the habitats listed in Resolution No. 4 (1996) listing endangered natural habitats requiring specific conservation measures*. Third draft version 2015. Council of Europe, 2015, 110 pp.
- Khodosovtsev O.Ye., Voiko M.F., Nadyeina O.V., Khodosovtseva Yu.A. *Chornomors'k. bot. z.*, 2011, 7(1): 44–66. [Ходосовцев О.Є., Бойко М.Ф., Надеїна О.В., Ходосовцева Ю.А. Лишайникові та мохові угруповання нижньодніпровських арен: синтаксономія та індикація дефляційних процесів. *Чорноморськ. бот. ж.*, 2011, 7(1): 44–66].
- Khodosovtsev O.Ye., Maluga N.G., Darmostuk V.V., Khodosovtseva Yu.A., Klyumenko V.M. *Chornomors'k. bot. z.*, 2017, 13(4): 481–515. [Ходосовцев О.Є., Малуґа Н.Г., Дармостук В.В., Ходосовцева Ю.А., Клименко В.М. Епіфітні лишайникові угруповання класу *Physcietea* старих парків Херсонщини (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 2017, 13(4): 481–515].
- Kremen C. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? Ecology of ecosystem services. *Ecology Lett.*, 2005, 8(5): 468–479.
- Lury D.I. *Development of resource use and environmental crises or why we need environmental crises*. Moscow: IGRAN Press, 1997, 174 pp. [Люри Д.И. *Развитие ресурсопользования и экологические кризисы или зачем нам нужны экологические кризисы*. М.: ИГРАН, 1997, 174 с.].
- Malinovsky A.A. *Tektologiya. Teoriya sistem. Teoreticheskaya biologiya (Tectology. Theory of systems. Theoretical biology)*. Moscow: Editorial URSS, 2000, 448 pp. [Малиновский А.А. *Тектология. Теория систем. Теоретическая биология*. М.: Эдиториал УРСС, 2000, 448 с.].
- May R.M. Evolution of ecological systems. In: *Evolutsiya (Evolution)*. Moscow: Mir, 1981, pp. 173–193. [Мей Р.М. Эволюция экологических систем. В кн.: *Эволюция*. М.: Мир, 1981, с. 173–193].
- (MEA) *Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being*. Washington DC: Synthesis Report. Island Press, 2005. Available at: <http://www.maweb.org/documents/document.791.aspx.pdf>
- Melnyk L.G. *Ekolohichna ekonomika: Pidruchnyk. 2 vyd. (Ecological Economics: Textbook)*. Sumy: Universytet. knuha, 2003, 348 pp. [Мельник Л.Г. *Екологічна економіка: підручник*. 2-е вид. Суми: Університет. книга, 2003, 348 с.].
- Mirkin B.M. *Itogi nauki i tekhniki*. Ser. Botany, 1984, 5: 139–232. [Миркин Б. М. Антропогенная динамика растительности. *Итоги науки и техники*. Сер. Ботаника, 1984, 5: 139–232].
- Mirkin B.M., Naumova L.G. *Osnovy obshchey ekologii: Ucheb. posobie (Fundamentals of general ecology: Tutorial)*. Moscow: Universitet. kniga, 2005, 240 pp. [Миркин Б.М., Наумова Л.Г. *Основы общей экологии: Учеб. пособие*. М.: Университет. книга, 2005, 240 с.].
- Mirkin B.M., Naumova L.G. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitelnosti (The current state of the basic concepts of the science of vegetation)*. Ufa: Gilem, 2012, 288 pp. [Миркин Б.М. Наумова Л.Г. *Современное состояние основных концепций науки о растительности*. Уфа: Гилем, 2012, 288 с.].
- Mishenin Ye.V., Degtiar N.V. *Marketing i menedzhment innovatsiy (Marketing and Management of innovations)*, 2015, 2b: 243–257. [Мишенін Є.В., Дегтярь Н.В. Економіка екосистемних послуг: теоретико-методологічні основи. *Маркетинг і менеджмент інновацій*, 2015, 2b: 243–257]. Available at: <http://mmi.fem.sumdu.edu.ua/>
- Mishenin Ye.V., Oliynyuk N.V. *Mekhanizm rehulyuvannya ekonomiky (Mechanism of regulation of economy)*, 2010, 2(3): 104–116. [Мишенін Є.В., Олійник Н.В. Розвиток ринку екосистемних послуг як напрямок

- пострадянського зростання економіки України. *Механізм регулювання економіки*, 2010, 2(3): 104–116].
- Mishenin Ye.V., Yarova I.Ye., Mishenina H.A. *Nauk. visnyk nats. Lviv. techn. univ.*, 2011, 21.19: 182–196. [Мішенін Є.В., Ярова І.Є., Мішеніна Г.А. Концептуально-методичні основи розвитку підприємництва у лісовому господарстві на еколого-економічних засадах. *Наук. вісник нац. Львів. техн. ун-ту*, 2011, 21.19: 182–196].
- Naem S. Looking Forward: The Future and Evolving Role of Ecology in Society. In: *Integrating Ecology and Poverty Reduction: The Application of Ecology in Development Solutions*. Eds J.C. Ingram, F. DeClerck, Rumbaitis del Rio C. New York: Springer Science and Business Media, LLC, 2012, vol. 1, pp. 273–301.
- Nestoriak Yu.Yu. *Nauk visnyk nats. Lviv. techn. univ.*, 2015, 2(4): 82–89. [Несторяк Ю.Ю. Теоретичні підходи до економічної оцінки лісових ділянок на основі її екосистемних послуг. *Наук. Вісн. НЛТУ*, 2015, 2(4): 82–89].
- Odum Yu. [E.] *Osnovy ekologii (Principles of Ecology)*. Moscow: Mir, 1975, 742 pp. [Одум Ю. *Основы экологии*. М.: Мир, 1975, 742 с.].
- Petrenko V.V. *Mekhanizm rehulyuvannya ekonomiky*, 2005, 1: 45–56. [Петренко В.В. Визначення ролі і місця екологічних послуг у їх загальній системі. *Механізм регулювання економіки*, 2005, 1: 45–56].
- Prigozhin I., Stengers I. *Poryadok iz khaosa. Novyi dialog cheloveka s prirodoy (From chaos to order. New dialogue with nature)*. Moscow: Progress, 1986, 431 pp. [Пригожин И., Стенгерс И. *Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой*. М.: Прогресс, 1986, 431 с.].
- Protopopova V.V., Mosyakin S.L., Shevera M.V. *Fitoinvazii v Ukraini yak zahroza bioriznomanitnyu: suchasnyi stan i zavdannya na maybutnye (Phytov invasion in Ukraine as a threat to biodiversity: the current state and challenges for the future)*. Kyiv, 2002, 32 pp. [Протопопова В.В., Мосякін С.Л., Шевера М.В. *Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє*. Київ, 2002, 32 с.].
- Protopopova V.V., Shevera M.V. *Promyshlennaya botanika (Industrial Botany)*, 2012, 12: 88–95. [Протопопова В.В., Шевера М.В. Фітоінвазії. II. Аналіз основних класифікацій, схем і моделей. *Промыш. ботаника*, 2012, 12: 88–95].
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta D.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity Distrib.*, 2000, 6: 93–107.
- Rivas-Martinez S. Notions on dynamic-catenal phytosociology as a basis of landscape science. *Plant biosyst.*, 2005, 139(2): 135–144.
- Rodwell J.S., Evans D., Schaminée J. H.J. *Phytosociological relationships in European Union policy-related habitat classifications Vegetation Science and Habitats Directive Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali*, 2018, pp. 1–13.
- Rodwell J.S., Schaminée J.H.J., Mucina L., Pignatti S., Dring J., Moss D. *The diversity of European vegetation: an overview of phytosociological alliances and their relationships to EUNIS habitats*, 2002, 115 pp.
- Reimers N.F., Yablokov A.V. *Dictionary of terms and concepts related to the conservation of wildlife*. Moscow: Nauka, 1982, 144 pp. [Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. *Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы*. М.: Наука, 1982, 144 с.].
- Ricklefs R. *Fundamentals of general ecology*. Moscow: Mir, 1979, 424 pp. [Риклефс Р. *Основы общей экологии*. М.: Мир, 1979, 424 с.].
- Schaminée J.H.J., Chytrý M., Hennekens S.M., Mucina L., Rodwell J.S., Tichý L. *Development of vegetation syntaxa crosswalks to EUNIS habitat classification and related data sets 2012. Development of vegetation syntaxa crosswalks to EUNIS habitat classification and related data sets. Report to the European Environmental Agency, Copenhagen*. Alterra, Wageningen, 2012, 134 pp.
- Schaminée J.H.J., Chytrý M., Hennekens S.M., Jiménez-Alfaro B., Mucina L., Rodwell J.S., Tichý L. *Review of EUNIS forest habitat classification. Report for the European Environmental Agency, Copenhagen*. Alterra, Wageningen, 2013, 111 pp.
- Schaminée J.H.J., Chytrý M., Hennekens S.M., Janssen J.A.M., Jiménez-Alfaro B., Knollová I., Mucina L., Rodwell J.S., Tichý L. *Vegetation analysis and distribution maps for EUNIS habitats. Report for the European Environmental Agency (EEA/NSV/14/006), Copenhagen*. Alterra, Wageningen, 2014, 175 pp.
- Schaminée J.H.J., Chytrý M., Hennekens S.M., Janssen J.A.M., Jiménez-Alfaro B., Knollová I., Marcenò C., Mucina L., Rodwell J.S., Tichý L. *Review of grassland habitats and development of distribution maps of heathland, scrub and tundra habitats of EUNIS habitats classification*. Alterra, Wageningen, 2015, 379 pp.
- Schmid B., Balvanera P., Cardinale B.J., Godbold J., Pfisterer A.B., Raffaelli D., Solan M., Srivastava D.S. Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments. In: *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing an ecological and economic perspective*. Oxford: Univ. Press, 2009, pp. 14–29.
- Selezneva L.V. *Formation of the economic market in the economy of the Ukraine: Cand. Sci. Diss. Abstract*. Kyiv, 2001, 24 pp. [Селезньова Л. В. *Формування ринку екологічних послуг в економіці України: автореф. дис. ... канд. екон. наук: спец. 08.01.01. "економічна теорія"*. Київ, 2001, 24 с.].
- The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB) Ecological and Economic Foundations*. Ed. P. Kumar. London: Earthscan, 2010, 422 pp.
- Setrov M.I. *Fundamentals of the functional theory of organization*. Leningrad: Nauka, 1972, 164 pp. [Сетров М.И. *Основы функциональной теории организации*. Л.: Наука, 1972, 164 с.].
- Setrov M.I. *Organization of biosystems*. Leningrad: Nauka, 1971, 308 pp. [Сетров М.И. *Организация биосистем*. Л.: Наука, 1971, 308 с.].
- Soloviy I. *Evaluation of forest ecosystem services provided by forests of Ukraine and proposals on PES mechanisms*. Kyiv: FLEG II, 2016, pp. 1–118. [Соловій І. *Оцін-*

- ка послуг екосистем, забезпечуваних лісами України, та пропозиції щодо механізмів плати за послуги екосистем. Київ: ФЛЕГ П, 2016, с. 1–118. Available at: www.enpi-fleg.org. 2016.]
- Sukachev V.N. *Sov. Bot.*, 1942, 1–2: 5–17. [Сукачев В.Н. Идеи развития в фитоценологии. *Сов. бот.*, 1942, 1–2: 5–17].
- Sukachev V.N. *Vestnik Leningrad. univ.*, 1946, 2: 27–39. [Сукачев В.Н. Проблемы борьбы за существование в фитоценологии. *Вестн. Ленинград. ун-та*, 1946, 2: 27–39].
- Tishkov A.A. *Biosfernnye funktsii prirodnykh ekosistem Rossii (Biosphere Functions of Natural Ecosystems of Russia)*. Moscow: Nauka, 2005, 305 pp. [Тишков А.А. Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005, 395 с.].
- Tkachenko V.S. *Ukr. Phytosoc. Coll. Ser. C*, 2007, 25: 4–18. [Ткаченко В.С. Втрати енергії степовими екосистемами за різних видів їх експлуатації та енергетичні основи стабільності степу. *Укр. фітоцен. зб. Сер. C*, 2007, 25: 4–18].
- Trass H.H. *Geobotany. History and modern development trends*. Leningrad: Nauka, 1976, 257 pp. [Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976, 257 с.].
- Uemov A.I. *Sistemnyi podkhod i obshchaya teoriya sistem (System approach and general theory of systems)*. Moscow: Mysl Publ., 1978, 272 pp. [Уемов А.И. Системный подход и общая теория систем. М.: Изд-во "Мысль", 1978, 272 с.].
- Urmantsev Yu. In: *Sistema. Simmetriya. Garmoniya (System. Symmetry. Harmon)*. Moscow: Mysl Publ., 1988, pp. 38–124. [Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития. В кн.: Система. Симметрия. Гармония. М.: Изд-во "Мысль", 1988, с. 38–124].
- Vasilevich V.I. *Ocherki teoreticheskoy fitotsenologii (Essays on theoretical phytocoenology)*. Leningrad: Nauka, 1983, 247 pp. [Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983, 247 с.].
- Watson J.E.M., Ingram J.C., Redford K.H. *Systematic Conservation Planning: Past, Present, and Future*. In: *Conservation Biogeography*. Eds R. Whittaker, R. Ladle. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011, pp. 136–160.
- Waterman T. *Teoriya sistem i biologiya (Systems theory and biology)*. Moscow, 1979, 210 pp. [Ватерман Т. Теория систем и биология. М., 1971, 210 с.].
- Whittaker R., Araújo M.B., Jepson P., Ladle R.J. *Conservation biogeography: assessment and prospect. Diversity and Distributions*, 2005, 11: 3–23.
- Whittaker R. *Soobshchestva i ekosistemy (Communities and ecosystems)*. Moscow: Progress, 1980, 327 pp. [Уитткер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980, 327 с.].
- Zahvoyska L. *Naukovi pratsi Lisivnychoi akademii nauk Ukrainy*, 2014, 12: 201–209. [Загвойська Л.Д. Теоретичні підходи до визначення економічної вартості послуг лісових екосистем: вигоди перетворення чистих деревостанів у мішані. *Наук. праці Лісівнич. акад. наук України*, 2014, 12: 201–209].
- Zahvoyska L.D. *Naukovi pratsi Lisivnychoi akademii nauk Ukrainy*, 2013, 11: 178–185. [Загвойська Л.Д. Концептуалізація послуг екосистем у сучасному еколого-економічному дискурсі. *Наук. праці Лісівнич. акад. наук України*, 2013, 11: 178–185].
- Zaika V.T. *Ekologiya morya*, 1981, 7: 3–9. [Заика В.Е. Емкость среды – содержание понятия и его применение в экологии. *Экол. моря.*, 1981, 7: 3–9].
- Zelena knyha Ukrainy (*Green book of Ukraine*). Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Alterpress, 2009, 448 pp. [Зелена книга України. Ред. Дідух Я.П. Київ: Альтерпрес, 2009, 448 с.].
- Zelyonaya knyha Ukrainy SSR (*Green book of Ukrainian SSR*). Ed. Yu.R. Shelyah-Sosonko. Kiev: Naukova Dumka, 1971, 216 pp. [Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества. Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Киев: Наук. думка, 1971, 261 с.].
- Zherikhin V.V. *Samoorganizatsiya i raspad slozhnykh sistem*. In: *Izbrannyye Trudy po paleontologii i phytotsenogenetike*. Moscow: T-vo nauch. izdaniy KMK, 2003, pp. 372–382. [Жерихин В.В. Самоорганизация и распад сложных систем. В кн.: Жерихин В.В. Избранные труды по палеонтологии и фитоценогенетике. М.: Т-во науч. изданий КМК 2003, с. 372–382].
- Yaroshenko P.D. *Geobotanika: osnovnye ponyatiya, napravleniya i metody (Geobotany: basic concepts, directions and methods)*. Moscow; Leningrad, 1961, 474 pp. [Ярошенко П.Д. Геоботаника: основные понятия, направления и методы. М.; Л., 1961, 474 с.].

Рекомендує до друку
О.Є. Ходосовцев

Надійшла 29.07.2018

Дідух Я.П. **Біотоп як система: структура, динаміка, екосистемні послуги.** Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 405–420. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Концепція збереження біотичного та ландшафтного різноманіття сприяла проникненню системного та екологічного підходів у природоохоронну сферу, що стимулювало розробку класифікації біотопів. Біотопи розглядаються як екосистеми топологічного рівня, які при поділі втрачають просторову цілісність. Вони можуть включати різні, але функціонально поєднані між собою синтаксони, тобто обсяг топологічних і типологічних одиниць може не співпадати. Таке неспівпадіння можливе як через заміщення, так і поєднання складових одиниць. Заміщення відбувається у випадку, коли певні синтаксони входять до різних біотопів, або у різних регіонах певного біотопу спостерігається зміна синтаксонів. Наводяться приклади лісових (*Dicrano-Pinion*, *Fagion sylvaticae*), болотних (*Salicion cinereae*) союзів, які входять до складу різних біотопів і приклади біотопів (G 3.9 Coniferous woodland dominated by Cupressaceae or Taxaceae, 8120 Temperate montane calcareous and ultra basic scree), у яких спостерігається заміщення союзів у різних регіонах. Поєднання проявляється у тому, що біотоп включає певний набір синтаксонів навіть різних класів. Розвиток біотопів зумовлений зміною екологічного потенціалу, що розглядається як невідповідність між потенційною ємністю екопростору, який визначається умовами зовнішнього середовища, та реальним його об'ємом, зумовленим структурою біотопу, характером розподілу біомаси, накопиченням та трансформацією енергії. Новизна такого підходу полягає в тому, що розвиток трактується ширше, ніж сукцесії фітоценозів, що зумовлені взаємодією між видами та їхнім впливом на зміну оточуючого середовища. Розвиток біотопу розглядається як процес флуктуаційних, сукцесійних та синевольційних змін, що протікають з різною швидкістю і визначаються переважанням певних видів з різною стратегією (Grime, Pirs, 2012). Зокрема, флуктуацію визначають види R-, сукцесії – C-, синевольцію – S-стратегії, що відбувається одночасно, але по-різному за різних умов і з різною швидкістю. Синевольція зумовлена зміною адаптивних пристосувань та коевольційних зв'язків видів по відношенню до змін зовнішніх умов, що веде до зміни ємності екопростору. Біотопи займають ключове положення в оцінці екосистемних послуг – вигоди для суспільства, що визначається не лише за економічними, а й екологічними критеріями. Хоча розрахунок повних екологічних послуг досить складний, проте розподіл біотопів за їхніми категоріями можна зробити на основі функцій екосистем, їхньої значимості з використанням певних допоміжних індикаторних ознак. Зокрема, визначальними для екосистемних послуг є переважаючі типи стратегії видів у біотопах (R-стратегії характеризують ресурсний, C-стратегії – функціональний, а S-стратегії – науково-інформаційний тип послуг). Найбільш вразливими до антропогенного впливу та кліматичних змін є біотопи функціонального типу, розвиток, яких визначається сукцесійними змінами, що вимагає розробки спеціальних заходів (менеджмент-плану) їхнього збереження.

Ключові слова: біотоп, синтаксон, система, структура, розвиток, синевольція, стратегія, екосистемні послуги

Дідух Я.П. **Биотоп как система: структура, динамика, экосистемные услуги.** Укр. бот. журн., 2018, 75(5): 405–420. Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Концепция сохранения биотического и ландшафтного разнообразия способствовала проникновению системного и экологического подходов в природоохранную сферу, что стимулировало разработку классификации биотопов. Биотопы рассматриваются как экосистемы топологического уровня, которые при делении теряют пространственную целостность. Они могут включать различные, но функционально связанные между собой синтаксоны, то есть объем топологических и типологических единиц биотопа может не совпадать. Такое несовпадение обусловлено через замещение одних другими или новое сочетание составляющих единиц. Замещение происходит в случае, когда определенные синтаксоны проникают в состав иных биотопов, или в разных регионах определенного биотопа наблюдается изменение набора синтаксонів. Приводятся примеры лесных (*Dicrano-Pinion*, *Fagion sylvaticae*), болотных (*Salicion cinereae*) союзів, входящих в состав различных биотопов и примеры биотопов (G 3.9 Coniferous woodland dominated by *Cupressaceae* or *Taxaceae*, 8120 Temperate montane calcareous and ultra basic scree), в которых наблюдается замещение союзів в разных регионах. Эффект сочетания проявляется в том, что биотоп включает определенный набор синтаксонів даже разных классов. Развитие биотопов обусловлено изменением экологического потенциала в случае несоответствия между потенциальной емкостью экопространства, которое определяется условиями внешней среды, и реальным его объемом, обусловленным структурой биотопа, характером распределения биомассы, накоплением и трансформацией энергии. Новизна такого подхода заключается в том, что процесс развития рассматривается шире, чем сукцессии фитоценозов, обусловленные взаимодействием между видами и их влиянием на изменение окружающей среды. Развитие биотопа рассматривается как процесс флуктуационных, сукцесийных и синевольционных изменений, протекающих с различной скоростью и определяются преобладанием определенных видов разных стратегий (Grime, Pirs, 2012). В частности, флуктуацію определяют виды R-, сукцессии – C-, синевольцию – S-стратегии, что происходит одновременно, но по-разному в разных условиях и с разной скоростью. Синевольция, обусловленная изменением адаптивных приспособлений и коэволюционных связей видов по отношению к изменениям внешних условий, ведет к изменению емкости экопространства. Биотопы занимают ключевое положение в оценке экосистемных услуг и определяются не только по экономическим, но и экологическим критериям. Хотя расчет полных экологических услуг достаточно сложный, однако оценку биотопов по их категориям можно сделать на основе функций экосистем, их значимости с использованием определенных вспомогательных индикаторных признаков. В частности, определяющими для экосистемных услуг являются доминирующие типы стратегий видов в биотопах (R-стратегии характеризуют ресурсный, C-стратегии – функциональный, а S-стратегии – научно-информационный тип услуг). Наиболее уязвимыми к антропогенному воздействию и климатическим изменениям являются биотопы функционального типа, развитие которых определяется сукцессионными изменениями, что требует разработки специальных мероприятий (менеджмент-плана) для их сохранения.

Ключевые слова: биотоп, синтаксон, система, структура, развитие, синевольция, стратегия, экосистемные услуги