

Юрій ЧОРНОБАЙ

## ЕКОЛОГІЧНІ СУКЦЕСІЇ ДЕТРИТУ В ГІРСЬКИХ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ

*Зміни форм стійкості структурних детритних компонентів, як і підстилки загалом, відбуваються в альтернативних напрямках посилення потенційних або актуальних властивостей. На підставі співвідношень вмісту консервативних та мобільних органічних сполук (лігнін, геміцелюлоза) визначені напрями екологічних сукцесій у підстилках рослинних угруповань відповідно до вертикальної поясності, виду едифікатора, едафічних умов та антропогенного впливу.*

**Форми стійкості детриту та їхні зміни.** Сукцесія рослинного угруповання у своїй ендодинамічній частині містить потужні стабілізуючі механізми консервативного характеру, які спричиняють демутаційні процеси або підтримують стаціонарний метаболізм екосистеми.

Під екологічною сукцесією розуміються переходи стабільності екосистеми (або її структурної частини) від одної форми до іншої у рамках певної динамічної рівноваги. Стабільність трактується як параметр стаціонарного стану об'єкту, процесу розкладу та їх співвідношень. Стійкість означає зовнішні втілення стабільності, які свідчать про рівень відпорності об'єкту, процесу чи їх співвідношень стосовно зовнішніх збурень.

Процес удосконалення, пристосування, а точніше — оптимізації шляхів вуглецю у детритному метаболізмі належить до рушійних чинників динаміки фітомаси і сапротрофних угруповань. Тому хід еволюційних перетворень підстилок у межах біогеоценотичних горизонтів і відтак спряжених біогеоценозів у висотному профілі екосистем становить складний комплекс змін ценотичного середовища й життєвих стратегій продуцентів і редуцентів.

Виходячи з неосаяжності навіть найсуттєвіших сторін підстилково-еволюційного процесу [25], розглянемо лише аспекти, що ґрунтуються на тому експериментальному матеріалі: показниках субстратно-біотної сапродинаміки, існуючих висотнопоясних, типологічних та антропогенних відмінах фітодетриту та варіантах поведінки органічних компонентів дія виявлення прогностичних трендів.

Звертаючись до субстратно-редуцентних взаємозв'язків, які мають індикаційні властивості щодо функціональних показників екосистеми, мусимо з'ясувати поняття стійкості підстилки [4]. Адже її морфологічні ознаки, будова та горизонтальний розподіл зберігаються у певних межах,

незважаючи на безперервний процес розкладу, свідчать про певну стабільність детриту в межах простежуваного часу. Стабільність будь-якої біосистеми належить до ознак життєвої стратегії і трактується як здатність до реалізації генетичних програм, вироблених унаслідок еволюції [9]. У механізмі підтримання стабільності стійкість розглядається як здатність зберігати або відновлювати структурно-функціональні властивості системи в мінливих умовах довкілля. Тому стабільність забезпечується припасованою у часі сукупністю механізмів стійкості. Ці механізми проявляються у потенційній та актуальній формах [2]. Потенційна форма стійкості спричиняється складом едификаторів угруповання та флористичною специфікою опаду. Актуальна форма стійкості пов'язується з умовами розкладу, за яких не лише утворюються специфічні сполуки ґрунтової органіки, а й існують різні можливості щодо їхнього перебування у межах профілю підстилки. Ці положення підтверджуються існуванням в однотипних екотопах, зовсім відмінних за будовою і властивостями підстилок. За спостереженнями Л. Г. Богатирьова [2], структурні особливості підстилок радше спричинені мінеральною специфікою ґрунтів, ніж складом рослинного опаду.

У першому наближенні можна зупинитися на трьох типових моделях, за якими визначається стійкість детриту. Згідно з першою, підстилки з високою потенційною стійкістю формуються за умови, коли первинний стан опаду переважає над резистентністю продуктів розкладу. Прикладом можуть бути деструктивні підстилки в борах на пісках Українського Полісся, де відсутні або дуже деградовані гуміфіковані шари [23]. За умов, коли загальна стабільність детриту детермінована лише потенційними формами стійкості, підстилка дуже чутлива до змін середовища і швидко еволюціонує або руйнується, що можна спостерігати на вирубках або вітровальних ділянках похідних смерекових та мертвопокровних букових лісів у Карпатах [15, 33]. За даними Й. В. Царика [27], у Карпатах, під наметом душекєвського криволісся, підстилка на схилі крутизною 30° несе всі ознаки потенційної стабільності, тобто редукований шар мортмаси існує лише за рахунок біжучого опаду деревно-чагарникового та трав'яного ярусів (запас 35,2 ц/га). Таке ж угруповання на схилі крутизною 8° формує підстилку з добре вираженою актуальною стабільністю, зумовленою високим запасом мортмаси (201,6 ц/га), чіткою стратифікацією трьох шарів мінералізації з відповідним співвідношенням мас 1:2:3.

Друга модель стійкості ґрунтується на тому, що сапродинамічна рівновага детриту досягається за умови рівного ступеня як потенційної стійкості опаду, так і тривалості збереження продуктів детритної трансформації. Наприклад, акумулятивні підстилки, що мають гуміфіковані або перегнійні шари. Вони формуються у більшості угруповань карпатських корінних смерекових лісів, гірсько-соснового криволісся, мохово-чагарничкових ценозів і щільнодернинних лук. Для них характерна не лише добре виражена вертикальна структура, а й достовірна ( $p=0,95$ ) диференціація за рівнями зольності. Останні, за нашими даними, співвідносяться як 1:2:3 (табл. 1). Таке співвідношення свідчить про значну стабільність детритної системи, адже воно відповідає положенню, за яким у зрівноважених стійких системах співвідношення розмірів підсистем повинно відрізнятись у 2—5 разів [20].

Таблиця 1

## Співвідношення зольності шарів мінералізації у підстилках лісових угруповань Українських Карпат

Угруповання*	Шари мінералізації			Співвідношення
	L	F	H	
	вміст золи, %			
Смеречина рунянкава	6,8	6,3	12,9	1:1:2
См. чорницева	6,2	6,7	20,2	1:1:3
См. чорницево-куничникова	6,7	15,9	20,2	1:2,3:3
См. зеленомохова	8,9	7,9	12,9	1:0,9:1,5
См. ожикова	8,8	4,8	8,7	1:0,6:1
См. рунянкаво-сфагнова	6,8	6,3	12,9	1:0,9:1,8
Смеречник квасеницевий	5,8	8,7	8,7	1:1,5:3
См. ялицево-буковий зеленчуково-квасеницевий (повнота 1,0)	6,0	9,4	12,9	1:1,5:2,3
Там само (повнота 0,6)	4,9	12,8	18,0	1:2,6:3
Бучина ялицево-смерекова проліскова	8,8	14,4	—	1:1,7

\* Назви угруповань наведені за класифікацією М. А. Голубця та К. А. Малиновського [8]

Третьою моделлю співвідношень форм стійкості є ситуація, коли потенційна стійкість опаді поступається стійкості новоутворених продуктів розкладу. Тоді стабільність системи зумовлюється нагромадженням цих продуктів, зокрема у слаботрансформованому вигляді, що також забезпечує відносну рівновагу в середовищі біогеоценозу. Така ситуація притаманна гідроморфним умовам (карпатські зеленомохові та сфагнові смеречники на суглинках і глинах, субальпійські угруповання у льодовикових котлах і альпійські ценози в сідловинах між вершинами [17, 19]. Вирозним прикладом такої моделі стійкості є підстилка чагарничкових і трав'яних угруповань субальпійського поясу Карпат, де співвідношення надземної фітомаси і детриту виглядає суто акумуляційним [25]: для *Myrtilletum hylocomiosum* 0,3:1, для *Juncetum (trifidi) lichenosum* і *Festucetum (rubrae) agrostiosum* 0,6:1 і 0,3:1, а для альпійського угруповання *Caricetum sempervirentis sesleriosum* на висоті 2022 м н.р.м. співвідношення мас знижується до 0,04:1. Очевидно, що за таких умов зростають енергетичні витрати на утворення одиниці продукції, які потрібні на виконання роботи проти ґрунтових сил [26]. Характерною рисою такої форми стійкості є нагромадження сполук типу ліпідів та воскоємол з високими показниками теплотворної здатності до 8 ккал/г [13].

Чим складніша структура підстилки, тим сильніший її зв'язок з наземними едифікаторами. Якщо в деструктивних підстилках продукти розкладу легко вимиваються і не посідають помітного місця у живленні дерев, то з гуміфікованих підстилок постачання елементів до деревостану сягає 76 % загальної потреби в його річному прирості [35]. У смеречкових лісах Карпат частка звільнених з підстилки зольних елементів і азоту становить 54,0 % від річного споживання деревостаном [31], а серед букових лісів Бескид цей показник дорівнює в евтрофних умовах 31 %, знижуючись в оліготрофних умовах до 9 % [33]. На підставі наведених порівнянь серед головних співвідношень форм стабільності детриту, які зумовлюють певну структуру підстилки, можна визначити деякі аспекти

взаємодії підстилки та мінеральної частини ґрунту. Очевидно, вплив підстилки на ґрунт тим значніший, чим швидше відбувається перехід від форм потенційної до актуальної стійкості. Можна припустити, що чим складніша структура підстилки, тим слабший зв'язок цього біогеоценотичного компоненту з мінеральною частиною ґрунту, адже з ускладненням структури детриту зростає його гуміфікованість, ємність і буферність, тобто посилюється стабільність, а відтак структурно-функціональна автономність системи.

Формування потенційної стійкості, яка пов'язана з продукцією та походом опаду, слід фактично пов'язати з його біохемічним складом та вмістом зольних елементів і азоту, причому останній трактується як імператив деструкційних процесів. Щодо актуальної стійкості, пов'язаної з автономізацією структур та функцій підстилки, то її субстратна спричиненість диктується специфікою нових сполук, що трансформуються через сапробіотичну конверсію, у принципово інший речовинний (органомінеральний, поліциклічний) та енергетичний стан [1, 6].

**Визначення трендів форм стійкості.** Умови розкладу спричиняють специфіку, відпорність та подальшу трансформацію речовин у межах профілю підстилки чи горизонтів ґрунту. Тому екзогенні збурення тривалої дії слід урахувати під час з'ясування природно-еволюційного ходу формування детриту. Оцінку потенційної стійкості попередньо можна здійснити за співвідношенням кількості деструкційно відпорних до нестійких компонентів. Різні автори пропонують співвідношення лігніну до пентоз або до фруктоз [22, 34]. Виходячи з наших матеріалів, ступінь потенційної стійкості можна оцінювати за співвідношенням лігніну до геміцелюлоз.

Зіставляючи величини співвідношень між вмістом стійкого з хемічного погляду лігніну до нестійких аморфних геміцелюлоз по шаруватій будові підстилки, можемо оцінити загальний тренд розвитку детритної системи — у бік потенціальної чи актуальної форм стійкості (табл. 2). Так, в альпійському угрупованні трироздільноситничника цетрарієвого з переходом від опадового шару L до ферментаційно-гумусового FH простежується тенденція до актуальної форми стійкості. Загальний для усієї підстилки показник відношення лігнін : геміцелюлози також перевищує величину цього ж відношення у шарі L. Отже, тут можна говорити не тільки про актуальну форму стійкості окремих компонентів чи підсистем, а й про актуальну форму стабільності, вироблену еволюційно в детриті даного угруповання.

У чагарниках субальпійського поясу спостерігається зворотня тенденція — у бік утворення потенційних форм стійкості, що призводить до зниження рівня актуальної стабільності підстилок загалом, і навіть до переміщення у клас систем із потенційною формою стабільності, як це можна бачити на прикладі підстилки яловечника різнотравно-чорнищового (табл. 2). Виявлена тенденція свідчить про потужний фітоценотичний вплив чагарникових угруповань на підстилки, а також про специфічний тип трансформації фітодетриту, за яким найбільш відпорні (стійкі) продукти розкладу й гуміфікації зосереджені поза детритом у ґрунтовому горизонті.

У поясі смерекових лісів підстилка корінного лісостану характеризується урівноваженим або наближеним до цього стану співвідношенням форм стійкості. Те саме можна сказати й про загальний стан стабільності смерекових підстилок. Очевидно, стійкість лігнінової фракції слід віднести до фактора потенціальної форми стійкості, а сталий вміст геміцелюлоз, які не можна віднести до стійких сполук, свідчить про стійкість сапробіотичних факторів підтримання пулу геміцелюлоз, а в кінцевому підсумку — про еволюційно вироблену актуальну форму стабільності.

У бореальному генетичному ряді підстилка на першій стадії сукцесії — чорничника зеленомохового, набуває більше рис актуальної стабільності, що зрозуміло в умовах зняття смереки як едифікатора (табл. 2). На перехідній стадії післялісових змін — у червонокостричнику різнотравному фактори актуальної стійкості послаблені, що відбивається і на загальній стабільності підстилки. З набуттям головних рис денотичної стабільності на кінцевій стадії сукцесії — в угрупованні біловосника типового відбувається повернення до актуальної форми стійкості підстилки, що відповідає стабілізації детритних процесів під впливом утворення щільного детритного горизонту.

Таблиця 2

## Напрями змін форм стійкості на різних стадіях розкладу мортмаси підстилок

Належність підстилки до угруповань	Шар мінералізації	Лігнін, % (Лг)	Геміцелюлоза, % (Гц)	Коефіцієнт стійкості: (Лг) : (Гц)	Напрямок змін форм стійкості
1	2	3	4	5	6
<b>Альпійський пояс</b>					
Трироздільно-ситничник цетрарієвий	L	21,8	6,1	3,6	ПС→АС*
	FN	39,9	6,0	6,5	
Загалом:				6,1	АС
<b>Субальпійський пояс</b>					
Сосняк муго чорницево-різнотравний	L	45,7	5,6	8,2	ПС→АС
	F	58,8	5,8	10,1	ПС←АС
	H	71,1	7,4	9,6	
Загалом:				9,6	АС
Яловечник різнотравно-чорницеєвий	L	45,3	4,0	12,0	ПС←АС
	F	44,9	4,6	9,8	ПС←АС
	H	29,7	5,0	5,9	
Загалом:				8,6	ПС
<b>Пояс смерекових лісів</b>					
Смеречина чорницева	L	48,2	6,8	7,1	ПС→АС
	F	51,0	6,9	7,4	
	H	52,4	7,2	7,3	ПС≈АС
Загалом:				7,2	АС
Чорничник зеленомоховий **	L	40,2	10,4	3,9	ПС→АС
	F	36,8	8,4	4,4	
	H	41,6	9,1	4,6	ПС→АС
Загалом:				4,5	АС

Продовження таблиці 2

1	2	3	4	5	6
Червонокостричник різнотравний **	L	23,4	7,7	3,0	ПС←АС
	FH	22,0	9,1	2,4	
Загалом:				2,5	ПС
Біловусник типовий **	L	20,5	7,4	2,8	ПС→АС
	FH	26,4	8,5	3,1	
Загалом:				3,0	АС
Смеречина квасеницева	L	41,7	7,2	5,8	ПС→АС
	F	48,4	7,3	6,6	
	H	51,4	6,8	7,6	ПС→АС
Загалом:				6,9	АС
<b>Пояс букових лісів</b>					
Яличина смерекова австрійськощитникова	L	32,1	5,9	5,4	ПС→АС
	FH	39,9	5,1	7,8	
Загалом:				6,6	АС
Смеречина чорнично- гілокомієва	L	30,6	3,6	8,5	ПС≈АС
	FH	38,2	4,4	8,7	
Загалом:				8,6	АС
Смеречина буково-ялицева квасеницево-різнотравна	L	31,0	5,3	5,8	ПС←АС
	FH	29,3	7,7	3,8	
Загалом:				4,8	ПС
Бучина ведмежо-цибулева	L	30,3	4,1	7,4	ПС←АС
	FH	27,6	8,1	3,4	
Загалом:				5,4	ПС
Бучина квасеницево-ожикова	L	34,2	4,0	8,5	ПС←АС
	FH	28,5	3,8	7,5	
Загалом:				7,9	ПС
Смеречина квасеницево-ожикова	L	38,4	5,9	6,5	ПС→АС
	FH	43,8	5,8	7,5	
Загалом:				7,3	АС
<b>Пояс передгірських дубових лісів</b>					
Дубняк крушиново-трясунковид- ноосоковий	L	40,9	6,1	6,7	ПС→АС
	FH	45,8	5,6	8,2	
Загалом:				7,5	АС
<b>Район букових, дубово-соснових та дубово-грабових лісів Розточчя — Опілля</b>					
Дубняк ліщиново-трясунковид- ноосоковий	L	33,6	6,2	5,4	ПС→АС
	FH	44,0	7,3	6,0	
Загалом:				5,8	АС
Дубняк крушиново-трясунко- видноосоковий	L	36,0	6,1	5,9	ПС→АС
	FH	45,4	6,4	7,1	
Загалом:				7,0	АС
Бучина дубово-грабова копитняково-квасеницева	L	29,4	6,3	4,7	ПС→АС
	FH	25,5	3,5	7,3	
Загалом:				6,0	АС
Бучняк дубово-грабовий підлісниковий	L	31,1	6,6	4,7	ПС→АС
	FH	27,6	3,7	7,5	
Загалом:				6,1	АС

Продовження таблиці 2

1	2	3	4	5	6
Дубняк буково-грабовий медунковий	L	33,8	7,7	4,4	ПС→АС
	F	36,8	3,8	9,7	ПС→АС
	H	35,4	2,2	16,1	
Загалом:				10,1	АС
Дубняк грабово-сосновий лі- щиново-волосистоосоковий	L	45,9	5,3	8,7	ПС←АС
	F	37,7	5,7	6,6	ПС→АС
	H	32,2	3,1	10,4	
Загалом:				8,6	АС

\* ПС — потенційна форма стійкості, АС — актуальна форма стійкості;

\*\* — похідні ценози на місці смеречини чорноцевої (бореальний ряд).

В рудеральному угрупованні щавельника альпійського стрімкий розклад опаду й мортмаси підстилки спричиняє відносну рівновагу між формами стійкості. Деяке поширення ознак актуальної стійкості в малопотужному шарі Н не справляє значного ефекту на загальний показник співвідношень стійкої лігнінної фракції з мінливою геміцелюлозою. Це свідчить про домінуючий вплив рослинного компоненту на деструкцію підстилки загалом. Отже, використання кількісних показників органічних компонентів дає змогу виявити форми стійкості в сукцесійному комплексі екосистем, що зазнали значних порушень через господарську діяльність. Усталені форми мінералізації підтверджують емпіричні схеми змін стійкості екосистем, складені для дигресійних рядів рослинності високогір'я Карпат [28].

У смузі мішаних смеречин поширення монодомінантних вторинних смеречин (смеречина квасеницева, див. табл. 2) супроводжується поступовим зростанням актуальної форми стійкості підстилок на відміну від корінної мішаної смеречини, де спостерігається чергування форм стійкості в поступальному процесі трансформації органіки.

У поясі букових лісів підстилкам із домінуванням букового опаду притаманна актуальна форма стійкості, пов'язана з високою активністю сапротрофної біоти та безперервним утворенням лабільних органічних сполук. У хвойних деревостанах цього поясу підстилки вирізняються потенційними формами стійкості через відпорний до розкладу шпильковий опад.

На рівнинних територіях Передкарпаття і прилеглих до нього районів Опілля-Росточчя лісові підстилки мають однотипний характер співвідношення форм стійкості, де потенціальні форми домінують над актуальними (табл. 2). Таку однотипність ми пояснюємо бактеріальною формою розкладу, посиленою мінералізацією, інтенсивним вилугуванням лабільних органічних сполук та переміщенням гуміфікаційних процесів з підстилки до ґрунту.

Щодо енергетичної оцінки мортмаси та її окремих компонентів порівняно з продуктами сапробіотичної конверсії, то вона дає змогу ідентифікувати декілька ключових моментів серед інших еволюційних пристосувань фітодетриту.

**Ендодинамічні чинники сукцесії детриту.** Розглядаючи вертикальну органохемічну будову підстилок, ми пересвідчилися, що в підстилках із слабкою диференціацією підгоризонтів потенційна стійкість зумовлена

цілковито вихідними властивостями опадів [30]. Такі підстилки характерні для високогірних угруповань на кам'янистих розсипах, де присутній лише опад, а продукти розкладу не закріплюються. Це властиве також для чагарників, насамперед — яловечників, де розклад лігніну супроводжується швидкою мінералізацією полісахаридів. У поясі букових лісів підстилки чистих бучин також переважно вирізняються потенційним типом стійкості через відсутність достатньої кількості гуміфікованого матеріалу в підгоризонті ГН. Енергетичний стан таких підстилок зумовлений утворенням низькомолекулярних гуматів, серед яких фульвокислоти посідають провідне місце і мають низькі показники теплот згорання — у середньому не вище  $2 \text{ ккал/г}^{-1}$  [11], тоді як в опаді ця величина в 2 і більше разів вища [12]. Такі підстилки мало автономні і у випадках змін рослинних едіфікаторів чи гідротермічних умов скоро еволюціонують у напрямі такого балансового стану, який би вписувався у змінений енергетичний бюджет ценотичного докільля.

У випадках, коли калорійна ємність опадів наближена до рівня, властивого сполукам, що утворилися унаслідок детритної конверсії, то імовірність фіксації цих речовин у профілі підстилки значно зростає. Причина тривалішого закріплення висококалорійних речовин полягає у підвищенні комплексуютьоючої здатності, зокрема з мінеральними агрегатами, а також у полімерному характері специфічних речовин, які менш рухомі порівняно з низькомолекулярними кислотами. Прикладом такої форми потенційної стійкості є співвідношення між підгоризонтами підстилок вологих мезотрофних смеречин і вологих мезотрофних мішаних бучин, частково — сирих оліготрофних чистих смеречин та чагарникових угруповань типу чорничників і лохинників із моховим ярусом. У цих підстилках, як звичайно, нагромаджується лігнінний залишок, у якому концентрується до 70—75 % вільної енергії мортмаси [10]. За стабільних умов зволоження і температури таке паритетне співвідношення з енергомісткістю опадів забезпечує значну потенційну стійкість підстилки.

У випадках, коли потенційна стійкість опадів менша від показника стійкості продуктів розкладу, то стабільність досягається, очевидно, за рахунок значних нагромаджень цих продуктів. Таку ситуацію знаходимо в сирих та мокрих едафотобах, де відкладаються оторфовані та торф'яні підгоризонти підстилок. Найголовнішою ознакою акумулятивних тенденцій є нагромадження ліпідної фракції з високим рівнем теплот згорання, який досягає  $8 \text{ ккал/г}^{-1}$  [16]. Нагромадження ліпідів у гідроморфних умовах спостерігається також у підстилках верхньодністровських грабових дібров [29].

За умов надлишку органічних субстратів постає питання регуляції трофічної активності сапротрофів, еволюційно підпорядкованої вимогам локальної енергетики екосистеми. Біокінетичні дослідження М.С. Паникова [14] доводять, що стимулюючу дію на розклад вуглицевомістких полімерів чинять перепади висушування — зволоження, а також азотомісткі сполуки. Зокрема, у комплексі з організмами-гідролітиками (редуцентами геміцелюлоз) активно діють  $\gamma$ -стратегічні види, придатні до фіксації  $\text{N}_2$  в умовах надлишкового надходження С-мономерів [37].  $\text{K}$ -стратегі представлені переважно мікрофлорою розсіяння, сприйнятною щодо мономерного субстрату та з економічним енергетичним обміном. Нагромадження мономерів репресує синтез ферментів, а вичерпання



ключового елементу — біофілу (у даному разі — це азот) примушує гідролітиків перейти до латентного стану (у межах поняття „смерть, що прискорена субстратом”), за Паниковим [15].

Їм на зміну процес деполімеризації підхоплюють позаклітинні целюлази, що не пов'язані з ростом їх продуцентів. Інші групи організмів долають дефіцит азоту в субстраті за рахунок азотфіксації, а голодування відносно інших біогенних елементів (зокрема P, Mg або Fe) компенсується появою екзометаболітів із хелатоутворюючими функціями. Такі процеси звичайно енерговитратні й тривалість їх недовга, поки вистачить мономерних речовин.

Згодом первинні діазотрофи потрапляють у ситуацію подвійного ліміту C та N і виключаються з подальших трофічних об'ємів підстилки. Мікрофлора розсіяння (K-стратегі) забезпечується мономерами дифузним чином із середовища поза мікрозон розкладу органічних речовин, тому дефіциту елементівбіогенів вони не відчувають, що дає змогу цій групі мікроорганізмів спожити більшу частину продуктів деполімеризації. Перепад висушування-зволоження активізує процес через порушення бар'єрів проникнення мікроорганізмів і виведення гідролітиків із латентного стану.

Формування потужних фосильних покладів органічних решток у підстилках, перегною і торфі традиційно пояснюється дією несприятливих факторів (перезволоження, анаеробність, токсичність метаболітів рослин, відсутність активних організмів та ін.). Наведення цих причин суперечить наявній адаптаційній можливості мікроорганізмів до екстремальних умов. Пошук діючого фактора щодо темпів детритної трансформації рослинних решток призвів до дещо несподіваного у своїй тривіальності результату. За оцінками ефективності зв'язків, проведених на основі декількох десятків показників, методом дескримінантного аналізу виявлено найміцніший зв'язок із потужністю та зольністю підстилок [2, 32]. Справді, до дефіциту зольної частини мортмаси мікроорганізми не можуть адаптуватися у межах існуючих стратегій, тому що інтенсифікація метаболізму, очевидно, потребує підвищеного споживання біогенних елементів з довкілля.

Відтак формується важливий постулат щодо еволюції детриту, яка стає можливою лише за певним порогом концентрації зольних елементів. Через широке відношення вуглецю до інших біогенів у живій біомасі енергетично неможливі інвазії мікробів — гідролітиків, що змушені перебувати в латентному стані. З сапрогенним зменшенням вмісту C-мономерів у мортмасі динамічна рівновага субстратів і редуцентів порушується, а процес азотфіксації підсилює ключову дію азоту щодо початку розкладу.

Структурні компоненти опаду і підстилки інтегровані між собою настільки, що розкладаються, можна сказати, одночасно (лігноцелюлоза, глікота хромопротеїди) як єдине ціле. На це вказують довготривалі дослідження, де виявлено сталі пропорції між лабільними групами органічних речовин у ході розкладу [24, 36]. Тому диференціювати компоненти фітодетриту слід не за ідеальною ознакою трофічної привабливості тієї чи іншої речовини, а відповідно до інтегративно-регуляторних закономірностей:

- лабільні неспецифічні органічні речовини, засвоєння яких мікроорганізмами не потребує позаклітинних перетворень (моноцукри, амінокислоти, нуклеозиди, фенольні похідні тощо);

- високоенергетичні структуровані органічні речовини, що містять N, P, S (білки, нуклеїнові кислоти, ліпіди);
- структурні низькозольні полімери (лігноцелюлоза, геміцелюлози, пектин).

Перша група лабільних речовин піддається деструкції та споживанню насамперед, спричиняючи своїм надлишком репресію синтезу гідролаз. Друга група органічних сполук, завдяки більшому спектру макроенергетичних зв'язків, також активно споживається, причому індивідуальна дія гідролаз на хемічні зв'язки не відіграє визначальної ролі. У третій групі розриви хемічних зв'язків ще менш орієнтовані на спеціалізацію гідролаз, а провідним у трансформації речовин стає фактор часу. Очевидно, можливості природного добору активних гідролітиків — редуцентів серед сапротрофів стосовно будь-якого класу біогенних речовин обмежуються лише енергетичним балансом екосистеми [5, 18].

**Висновки.** Виходячи з наведених закономірностей, еволюційне формування потенційної стійкості підстилок полягає у доборі резистентних щодо С-мономерних субстратів сапротрофних груп з яскраво вираженою г-стратегією, тоді як біотичні чинники актуальної стійкості консервативніші й формують малі угруповання у значно довші часові масштаби. Це, врешті, відповідає вимогам спряженої еволюції автотрофного та гетеротрофного компонентів в екосистемі [21].

За винятком катастрофічних змін гідротермічного режиму, підстилки з встановленим видом потенційної стійкості еволюціонують поступово. Прискорення еволюційних змін можливе в разі зняття гідротермічних обмежень, як це можна спостерігати у варіантах розміщення смерекових насаджень в едафотобах корінних бучин, де лише смерека знаходить для себе екологічний оптимум поза межами ценотичного споріднення [7]. Проте таке штучне формування потенційної стійкості детриту не забезпечує біологічної стійкості деревостану. Тому сприятливі зміни еволюційної стабілізації підстилок від деструктивних до гуміфікованих за рахунок прискорення кругообігу [35] слід очікувати лише в межах одного висотного поясу, а краще — навіть смути рослинності, де зберігається більша ймовірність ценотичного споріднення похідного угруповання до корінної екосистеми. Тільки в такому разі можна говорити про позитивні наслідки еволюції підстилки, що полягають у підвищенні стійкості всієї екосистеми.

## ЛІТЕРАТУРА

1. Алиев С. А. Экология и энергетика биохимических процессов превращения органического вещества почв. Баку: Изд-во Элм, 1978. 253 с.
2. Богатырев Л. Г. Является ли подстилка самостоятельным биогеоценологическим телом природы? // Экология, 1990 № 6. С. 3—7.
3. Богатырев Л. Г., Щенина Т. Г., Дуженко В. С. О взаимосвязи типов леса и генезиса лесных подстилок // Исследование почв на Европейском Севере. IV Сибирцевские чтения. Архангельск: Б. И. 1990. С. 53—55.

4. Борисова В. Н., Чернобай Ю. Н. Микологическая индикация детритных звеньев лесных экосистем // Тез. докл. VIII съезда Укр. ботан. общ-ва. К.: Наук. думка, 1987. С. 59.
5. Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. М.: Мир, 1978. 304 с.
6. Волобуев В. Р. Введение в энергетику почвообразования. М.: Наука, 1974. 128 с.
7. Голубец М. А. Ельники Украинских Карпат. К.: Наук. думка, 1978. 264 с.
8. Голубец М. А., Малиновский К. А. Принципы классификации и классификация растительности Украинских Карпат // Ботан. журн. 1967. 52. № 2. С. 189—201.
9. Голубец М. А., Царик Й. В. Стійкість і стабільність — важливі ознаки живих систем // Ойкумена. 1992. № 1. С. 21—26.
10. Голубец М. А., Чернобай Ю. Н., Евтушенко А. И. и др. Материальноэнергетические преобразования в микосинузиях лесных подстилок // Роль подстилок в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1983. С. 45—47.
11. Гришина Л. А. Гумусообразование и гумусное состояние почв. М.: Изд-во МГУ, 1986. 243 с.
12. Малиновський К. А., Коліщук В. Г., Коржинський Я. В. Енергетична оцінка фітомаси // Біологічна продуктивність смерекових лісів Карпат. К.: Наук. думка, 1975. С. 163—168.
13. Орлов Д. С. Химия почв. М.: Изд-во МГУ, 1985. 376 с.
14. Паников Н. С. Использование кинетического подхода при изучении роста микроорганизмов в биогеоценозах // Микроорганизмы как компонент биогеоценоза. М.: Наука, 1984. С. 75—83.
15. Паников Н. С. Кинетика роста микроорганизмов (общие закономерности и экологические приложения): Дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 1988. 360 с.
16. Паников Н. С., Садовникова Л. К., Фридланд Е. В. Неспецифические соединения почвенного гумуса. М.: Издво МГУ, 1984. 144 с.
17. Пастернак П. С. Лісові ґрунти Українських Карпат. Ужгород: Карпати, 1967. 171 с.
18. Печуркин Н. С. Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. Новосибирск: Наука, 1982. 113 с.
19. Попадюк Р. В. Співвідношення між фітомасою і підстилкою в угрупованнях льодовикового котла (Карпати) // Укр. ботан. журн. 1985. 42. № 1. С. 30—33.
20. Пузаченко Ю. Г. Пространственновременная иерархия геосистем с позиций теории колебаний // Вопросы географии. М.: Наука, 1986. Вып. 127. С. 96—111.
21. Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
22. Раковская В. Е., Пигулевская Л. В. Химия и генезис торфа. М.: Наука, 1976. 242 с.
23. Рябуха Е. В. Накопление лесной подстилки в насаждениях Украинского Полесья // Лесоведение. 1972. № 1. С. 26—34.
24. Смагина М. В. Микроорганизмы и экологические особенности трансформации органического вещества в осушаемых болотных лесах: Автореф. дис. ... канд.биол. наук. Красноярск, 1988. 18 с.

25. Сукачев В. Н. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 5—13.

26. Хильми Г. Ф. Биогенные превращения и их экологическое значение // Проблемы оптимизации в экологии. М.: Наука, 1978. С. 159—175.

27. Царик Й. В. Запас підстилки в природних фітоценозах субальпійського та альпійського поясів Чорногори (Українські Карпати) // Укр. ботан. журн. 1975. Т. 32. № 5. С. 645—650.

28. Царик И. В. Разложение растительных остатков как показатель стабильности биогеоценозов // Разложение растительных остатков в почве. М.: Наука, 1985. С. 68—74.

29. Чернобай Ю. Н., Марискевич О. Г. Динамика экстрактивных веществ в подстилках дубовых лесов верхнего Приднестровья // Почвоведение. 1991. № 4. С. 162—167.

30. Чернобай Ю. М., Марискевич О. Г. Органічний склад підстилок у фітоценозах Українських Карпат // Укр. ботан. журн. 1992. Т. 49. № 3. С. 20—25.

31. Шевчук А. І. Вміст у фітомасі зольних елементів та азоту і їх кругообіг // Біологічна продуктивність смерекових лісів Карпат. К.: Наук. думка, 1975. С. 171—183.

32. Щенина Т. Г. Генетические особенности лесных подстилок в ельниках южной и средней тайги Европейской территории Союза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1989. 17 с.

33. Ямковой В. Т. Роль подстилок в биотическом круговороте элементов питания бучковых лесов Бескид (Украинские Карпаты) // Экология. 1985. № 2. С. 37—42.

34. Rege R. D. Biochemical decomposition of cellulosic materials with special reference to the action of fungi // Ann. Appl. Biol. 1927. № 1. P. 1—44.

35. Staaf H., Berg B. Mobilization nutrients in a Scots pine forests mor in Central Sweden // Silva Fennica. 1977. № 3. P. 210—217.

36. Wessen B., Berg B. Longterm decomposition of barley straw: chemical changes and ingrowth of fungal mycelium // Soil Biol. Biochem. 1986. V. 18. № 1. P. 53—59.

37. Witkamp V., van der Drift J. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors // Plant and Soil. 1961. № 15. P. 295—311.

## SUMMARY

Yuri CHORNOBAY

### ECOLOGICAL TRENDS OF DETRITUS CHANGES IN THE MOUNTAIN FOREST ECOSYSTEMS

The changes in the forms of structural stability of detritus reducers in litter, take place in alternate directions of buffering-up of its potential or actual properties. On the basis of conservative and mobile organic matters (lignin, hemicelluloses) ratio, the ecological trends of changes are determined according to vertical zones, species-edificators, edafic conditions and anthropogenic influences.