УДК 581.524+581.55

ДИНАМІКА ЦЕНОПОПУЛЯЦІЙ РОСЛИННИХ СЕРІЙНИХ УГРУПОВАНЬ

Н.В. Ворошилова

Таврійський національний університет ім. В.І. Вернадського

Популяционный подход в экологии растительных серийных сообществ является одним из условий более глубокого изучения теории сингенеза. Признаки и свойства ценопопуляций растительных серийных сообществ варьируют на фоне их пространственно-временных изменений. Экоэлементы этих ценопопуляций отличаются разными уровнями сукцессионности.

Серия, ценопопуляция, сингенез, сукцессия

Порушення білястабільного та нестабільного стану рослинних угруповань включає процеси переформування складу, будови та взаємозв'язків у послідовних рядах проміжних угруповань, які завершаться в тій чи іншій мірі стабілізації. Цей проміжний ряд визначається як серія, а самі угруповання як серійні або сукцесійні. Види, які складають такі угруповання та їхні популяції є різною мірою сукцесійними.

Вихідні засновки динаміки рослинних угруповань і популяційної екології, осмислення результатів практичних досліджень з результуючими теоретичними побудовами [1-6,9,10,13-18] дозволяють з таких позицій аналізувати рослинні серійні угруповання. Ценопопуляції цих угруповань відзначаються різними рівнями сукцесійності та екоелементної організованості.

Суттєвість популяційного підходу в теорії та практиці досліджень рослинних серійних угруповань витікає з одного визначення сукцесії [3], як спрямованої та неперервної послідовності появи та зникнення популяцій різних видів у певному місцезростанні. Такі зміни супроводжуються докорінними переформуваннями вертикальної та горизонтальної будови та системи зв'язків. Онтологічно, екологічно та сукцесійно обумовлені зміни в ценопопуляціях складають сутність їх динаміки.

Мета даної роботи – на основі елементно-компонентного підходу описати особливості часової варіабельності ценопопуляцій рослинних серійних угруповань.

Ценопопуляції будь-яких рослинних, в тому числі серійних, угруповань характеризуються своєю структурою (складом, будовою, внутрішньо- та міжценопопуляційними зв'язками), динамікою, екологічною поліфункціональністю як специфічним середовищетворенням, захопленням простору, формуванням специфічного газового, водного, температурного режимів, біохімічного середовища, насичення субстратів і приземної атмосфери специфічними та неспецифічними речовинами, взаємодіями з іншими організмами, заміщенням інших ценопопуляцій в процесі розвитку угруповання та збереження певної своєї частини при переході угруповання в інший стан в ході сукцесій. Ценопопуляції відрізняються певною складністю своєї організованості відповідно складаючих їх різновікових і екологічних елементів або їхніх груп (компонентів).

Для ценопопуляцій рослинних серійних угруповань характерними є широка варіабільність складу на фоні динамічності ецезису, поповнення та пробудження латентних потенційних запасів діаспор, блокування вікових станів різними екстремумами. Середовище угруповання загалом, його ценотична структура, субстрати, специфічне насичення їх і приземних шарів атмосфери біологічно активними речовинами можуть виступати в якості факторів репродуктивної ізоляції в частинах кожної ценопопуляції.

Ценопопуляції рослинних серійних угруповань можуть бути класифіковані за Г.А. Работновим [13] як інвазійні, нормальні, регресивні, що відповідає динаміці угруповань. Інвазійні ценопопуляції є нездатними до самопідтримання, вони характерні для піонерних угруповань. Інвазійні ценопопуляції можуть існувати при формуючому сингенезі [19] в трьох виразах: 1) такі, які складаються з насіння занесеного ззовні (початок розвитку піонерного угруповання); 2) у складі ценопопуляції є насіння та проростки (початок розвитку піонерного угруповання); 3) ценопопуляція складається з насіння, проростків,

іматурних і віргінільних рослин (розвиток піонерного угруповання). Такі характеристики можуть бути використанні також для видів з діаспорами вегетативного походження [7].

Різні ценопопуляції рослинних серійних угруповань відзначаються такими ознаками як: 1) просторова та кількісна розмірність (зауважимо, що ценопопуляція може займати тільки певну частину простору угруповання з різними типами розміщення рослин від дифузного пунктирного нерівномірного до різних форм мозаїчності); 2) загальна (на весь простір угруповання) та екологічна (на займаний простір) щільність; 3) генеративна здатність; 4) тривалість розмноження та життєдіяльності.

Зростання чисельності ценопопуляції, як результуючий вираз генеративної здатності її елементів, розмноження та тривалості існування в теорії популяційної екології розглядається в якості ознаки та властивості. Серед останніх, насамперед, виділяється структурованість або диференційованість, розвиток, адаптації, саморегулювання та міграції (рухомість в просторі серійного угруповання та поза нього, як прояв ценохорії).

Диференційованість ценопопуляцій за їх віковим станом відповідно уявленням Г.А. Работнова [13], визначена таким чином:
I. Латентний; II. Віргінільний (пререпродуктивний); III. Генеративний; IV. Постгенеративний (субсенільні, сенільні рослини). Екологічна структурованість ценопопуляцій визначається наявністю різних екоелементів. Екоелемент [8] є внутрішньопопуляційною формою генотипічно вираженою в своїй нормі реакції. У рослин екоелементи характеризуються: 1) анатомо-морфологічно (будова, особливості епідерми, листків, габітус і розміри тіла, тип гілкування); 2) фізіологічно (ритми життєдіяльності, відношення до субстратів, ґрунтів); 3) особливостями росту та розвитку.

Ми вважаємо також доцільним в якості характеристик екоелементів виділити функціональний стан, залежний від просторового положення. Екоелементам властиві різні рівні індивідуальної та групової адаптованості до певних одного, двох, трьох або більшого числа екологічних факторів або забезпеченості певними ресурсами. Той чи інший рівень адаптованості екоелементів (слабка, помірна та висока адаптованість) характеризує їх за обмеженим числом факторів або ресурсів, однак один і той же екоелемент може бути віднесений до різних або багатьох груп факторів чи ресурсів у їх сприйманні, споживанні та реагуванні. Теоретично така адаптованість або преадаптованість може виражатися в межах кожного з екологічних факторів або їхніх різних комбінацій. Отже, організованість ценопопуляцій рослинних серійних угруповань відзначається як різноякісність складаючих їх вікових груп, так і екоелементів, які визначаються за різними факторами та ресурсами в їх анатомо-морфологічних, фізіолого-біохімічних, біоритмологічних (фенологічних) реакціях. Класифікувати екоелементи ценопопуляцій слід на конкретних факторіально-ресурсних критеріях, приймаючи до уваги їхню специфіку.

Стани ценопопуляцій рослинних серійних угруповань і відповідно їх типологічний статус (інвазійний, нормальний, регресивний) змінюються в сукцесіях цих угруповань з різними варіаціями ознак і властивостей. Відповідно цьому сутнісно різняться ранньо-, середньо- та пізньосукцесійні ценопопуляції. Окремі екоелементи, особливо на фоні значної мозаїчності субстратів, можуть бути стеносукцесійними, тобто поширеними в межах перших стадій сингенезу, та еврісукцесійними, зберігаючись в рослинних угрупованнях до досягнення ними певного усталеного стану.

В серійних рослинних угрупованнях на відвалах гірських порід в кар´єрно-відвальних урочищах Кривбасу в якості стеносукцесійних ми виділяємо на перших етапах природного заростання ранні ценопопуляції та їх екоелементи *Polygonum aviculare* L., *Erigeron canadensis* L., *Kochia scoparia* L., *Grindelia sguarrosa* L. та пізньосукцесійні *Stipa capillata* L., *Festuca valesiaca* L., еврісукцесійними є екоелементи ценопопуляцій *Melica transsilvanica* L., *Artemisia absinthium* L., *Crambe tataria* L.

Екоелементи цих і інших ценопопуляцій, що зосереджені в одних або розсіяні в угрупованнях багатьох фаз і стадій сингенезу, відзначаються особливими адаптаційними можливостями. Таким чином, ряди серійних угруповань є екоклинами ценопопуляцій

різних видів і екоелементів деяких ценопопуляцій. Крім вікової та екоелементної диференційованості на фоні різних екстремумів в ценопопуляціях можуть виділятися екоморфози, тобто форми значної фенотипічної відмінності від екоелементів. Екоморфози, як різкі зміни морфології, габітусу рослин, їх окремих організмів, можуть давати гомологічні ряди в таксономічно або екологічно близьких видів.

Всі ценопопуляції в рослинних серійних угрупованнях структуровані по різному на вікові, екоелементні групи, екоморфози, з відповідними співвідношеннями цих груп – вікові, екоелементні, екоморфозні спектри, що виявляються в процесі змін цих угруповань.

Рослинні серійні угруповання відзначаються певною ценопопуляційною ємністю, яка може бути ширшою таксономічної, видової, особливо коли певний вид або окремі види представлені в угрупованнях двома та декількома ценопопуляціями, що ізольовані репродуктивно. Кожна ценопопуляція в рослинному угрупованні має вегетуючу та латентну частину, які кількісно суттєво розрізняються, тобто вегетуюча ємність і латентний фонд можуть ставати несумірними після завершення піонерної фази і в процесі розвитку бур'янової стадії.

Різні ценопопуляції в процесі об'єктивного (без порушень) зонально обумовленого розвитку серійних рослинних угруповань та наближення їх до переходу в інший стан проходять різні етапи свого розвитку в залежності від їхньої екологічної ролі в зональній рослинності. Це може бути виражене змінами ценотичних функцій в їхніх періодах і відповідної ролі (визначальної, незначної), тобто від ініціації до самодостатнього розвитку та розмноження до наступного згасання. Ініціація, як інтенсифікація розмноження та наростання ценотичної значущості, може специфічно виявлятися популяціями на різних етапах розвитку рослинного серійного угруповання, в тому числі в термінальний і перехідний період угруповання в інший стан. Такі популяції та їхні екоелементи від слабких ценотичних функцій в одному угрупованні при переході його в інший стан в процесі сукцесії набувають функціональної ценотичної значущості в новому угрупованні з послідуючим згасанням таких при наближенні нового переходу. Накопичення біомаси і збагачення субстратів певними ценопопуляціями обумовлює об'єктивні алелопатичні явища [12], що ведуть до деградації таких ценопопуляцій і створення умов для ініціації та розвитку інших ценопопуляцій, які будуть ценотично значущими при переході угруповання в новий стан.

В такі схеми руху ценопопуляцій різних видів у процесах зміни рослинних серійних угруповань слід внести сутнісне доповнення, виходячи з об'єктивно існуючого різного ступеня еврісукцесійності ценопопуляційних екоелементів і самих ценопопуляцій загалом.

Адаптаціогенез, як формування та прояв адаптацій в ценопопуляціях рослинних серійних угруповань, має специфічні риси на різних етапах формування цих угруповань. В інвазійних ценопопуляціях піонерної фази формування рослинного угруповання, утримання їхніх екологічних позицій, насамперед, забезпечується преадаптованістю до екотопічних умов. Це визначає висхідний відбір екоелементів ценопопуляцій протягом всього періоду ецезисного їх поповнення, але в наступні етапи розвитку угруповання екотопічний опір підсилюється ценотичним і, таким чином, відбір стає більш жорстким. Крім того, екоелементи ценопопуляції модифікуються в своїх анатомо-морфологічних, фізіолого-біохімічних, репродуктивних і, загалом, в інших ознаках й властивостях відповідно ценотичним умовам серійного рослинного угруповання. Отже, преадаптації, адаптивні реакції ценопопуляцій, як збереження певних груп екоелементів або вікових груп, модифікації біології екоелементів вкладається в єдиний процес адаптаціогенезу в ценопопуляціях рослинних серійних угруповань, які змінюють одне одного та кожне наступне відзначається більш значною тривалістю існування.

Саморегулювання в ценопопуляціях рослинних серійних угруповань виявляється в адекватному адаптивному реагуванні на різні зміни ценотичних умов з подальшими

адаптивними біологічними модифікаціями та відбором екоелементів, які здатні утримуватися в ценопопуляції. Це має місце в інвазійний, нормальний і регресивний період розвитку, що імітує загалом їхні типи та характеризує всі процеси від ініціальної фази до згасання або підсиленого розмноження ценопопуляції при переході угруповання в інший стан.

Ценопопуляціям рослинних серійних угруповань притаманні всі характерні ознаки та властивості популяцій як внутрішньовидових одиниць: розмірність (кількісна та просторова), розміщення або розподіл в просторі, загальна та екологічна щільність, генеративна здатність, тривалість існування, ріст і розвиток, екологічна та інші форми структурованості, динамічність, адаптивність тощо. Адаптації рослин у межах різних ценопопуляцій можуть мати як гомологічні, так і негомологічні вирази.

Просторовий розподіл рослин в ценопопуляціях рослинних серійних угруповань визначається особливостями ецезису (анемо-, зоо-, антропно-, алохорії), екотопічними та ценотичними особливостями, взаємодіями рослин, які можуть характеризувати виживання діаспор і утримання рослин, що проникають в угруповання своїх екологічних позицій. Як при формуючому, так і при перебудовчому сингенезі розміщення рослин у просторі угруповання може бути дифузним, рівномірним, здебільшого нерівномірним, дифузно-лінійним або дифузно-смуговидним, при цьому переривистим і суцільним, смугасто-плямистим, фронтально-дифузним, крупно- та дрібно-плямистим, мозаїчним, розірвано-фрагментарним, зональним, серединним, крайовим, віялоподібним, деревоподібним, комбінованим тощо. Різнотипні розміщення однієї і тієї ж ценопопуляції в рослинному угрупованні є в багатьох випадках нормативними при різних типах сингенезу та формах ецезису.

Для динаміки ценопопуляцій рослинних серійних угруповань, крім переформування складу та співвідношень екоелементів у процесі розвитку угруповання до наступної фази та стадії відтворення рослинності, характерними є як постійне поповнення новими ценоелементами членами подібної, ближньої ценопопуляції ззовні, так і ценопопуляційна експансія пополяціохорія, автохорія як прояв ценохорії угруповання, тобто просторове поширення в ближні екотопи або просторове звуження на фоні впливу екотопічних умов і сусідніх ценопопуляцій та угруповань. Ценопопуляція може модифікуватися одноіменною з іншого угруповання шляхом занесення плодів і насіння. Ценопопуляції одного і того ж виду різних угруповань можуть змішуватися на основі обміну діаспорами, обновляючи свій екоелементний склад, змінюючи їхні співвідношення і відповідно стан і розвиток ценопопуляції.

Перспективним є аналіз внутрішньо ценопопуляційних явищ таких процесів як автогенез, гологенез ценопопуляцій.

ВИСНОВКИ

1. Популяційний аналіз рослинних серійних угруповань є широкою недостатньо теоретично та практично опрацьованою проблемою.
2. В аналізі ценопопуляційних угруповань плідним є підхід з позицій загальної екології рослинних популяцій.

ЛІТЕРАТУРА:

1. *Агаев М.Г. Уровни структурной организации ценопопуляций // Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности. – Ижевск: Удм.ГУ, 1988. – С. 52–54.*
2. *Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т.3. – С. 300–447.*
3. *Бигон М., Харпер Дж., Таузенд К. Экология. – М.: Мир, 1989. – Т.1 – 667 с.*
4. *Голубець М.А., Царик Й.В. (ред.) Стратегія популяцій рослин у природних і*

антропогеннозмінених екосистемах Карпат. – Львів: Євросвіт, 2001. – 360 с.
5. *Дідух Я.П. Популяційна екологія. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.*
6. *Жиляев Г.П. Жизнеспособность популяции растений. – Львов: Институт экологии Карпат, 2005. – 304 с.*
7. *Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Введение // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 5–12.*
8. *Завадский К.М. Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968. – 348 с.*
9. *Ивашов А.В. Биогеоценотические системы и их атрибуты // Общая биология, 1991. – Т.52, №1. – С. 115–129.*
10. *Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1986. – Т. 1 – 628 с.*
11. *Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых фитоценозах // Геоботаника. – Вып.6. – М. -Л.: Труды БИН, серия Ш-1950. – С. 7–197.*
12. *Райс Э. Аллелопатия. – М.: Мир, 1978. – 392 с.*
13. *Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – 384 с.*
14. *Риклефс Р. Основы общей экологии. – М.: Мир, 1979. – 424 с.*
15. *Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 231 с.*
16. *Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. – 1952. – Т.37, №2. – С. 181–201.*
17. *Сукачев В.Н. Избранные труды. – Л.: Наука, 1972. – Т.1. – 418 с.*
18. *Уранов А.А., Смирнова Т.И. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.*
19. *Хлизіна Н.В. Сингенез і літофільні угруповання та сукцесії в теоретичному висвітленні // Ґрунтознавство. – 2004. – Т.5, №3-4. – С. 63–69.*

DYNAMICS OF PLANT SERIAL COMMUNITIES CENOPOPULATIONS

Voroshilova N.V.

Population approach in ecology of plant serial communities is one of the conditions of syngenesis theory deepening. Characteristics and properties of plant serial communities cenopopulations vary against the background of their spatiotemporal changes. Ecoelements of these populations are determined by different levels of successiveness.