

**УДК 581.55**

## **ДО ТЕОРІЇ СТРУКТУРИ ТА ДИНАМІКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦІЙ СЕРІЙНИХ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ**

***Ворошилова Н.В.***

*Таврійський національний університет ім. В.І. Вернадського, Сімферополь, Україна,  
e-mail: Khlyzina@ukr.net*

В ценопопуляціях серійних рослинних угруповань на фоні різних хвиль ецезису мають місце екологічний і біотичний відбір. Типологію внутрішньо ценопопуляційних форм можна будувати на основі різних критеріїв, але рівні стійкості, генеративної здатності та тривалості життя є цілком раціональними для однієї з перших типологічних схем.

**Ключові слова:** угруповання, серія, ценопопуляція, екотоп, екологічна амплітуда, толерантність.

Структура в теорії та методології фітоценології [1,2] розглядається як триєдина сутність, яка характеризує склад, будову та зв'язки рослинних угруповань. Порушення стабільного, біля стабільного та нестабільного стану рослинних угруповань включає процеси переформування їх структури у послідовних рядах проміжних угруповань, які завершають ту чи іншу міру їхньої стабільності. Цей проміжний ряд угруповань, які змінюють одне одного в процесі докорінних перебудов або сукцесій складає серію, а самі такі угруповання є серійними, що входять в ту чи іншу сукцесійну систему. Серійним угрупованням притаманними є різні міри сукцесійності, тобто здатності докорінним чином переходити в інший стан. Така здатність сповільнюється, тобто сукцесійність складає по мірі наближення до стабільного стану.

Метою наших досліджень було вивчення залежності динаміки ценопопуляцій і серійних угруповань від рівнів ектопічної стійкості внутрішньо ценопопуляційних форм.

При формуючому сингенезі [3] в карерно-відвальних урочищах проявляється (має місце) розгорнута картина різних стадій і фаз природного заростання субстратів гірських порід, винесених неодноразово на земну поверхню при відкритій розробці надр. Угруповання різного рівня сукцесійності складають різноекотопічну статичну (в одномоментний період) сукцесійну систему. Разом з тим, кожне угруповання цієї системи є одномоментним виявом, фазою певної стадії динамічної (одноекотопічної) сукцесійної системи, послідовного ряду (серії) угруповань, які будуть змінювати одне одного до стану певної стабільності.

З позицій такого розуміння руху серійних угруповань в часові в різних сукцесійних системах важливим є аналіз зміни їхньої структури. Відповідно до

елементно-компонентного підходу в якості елементів ми розглядаємо окремі модулярні та целюлярні форми, генети та вегети, а компонентами серійних угруповань вважаємо їхні ценопопуляції, тому що цілком припустимо (і це об'єктивно проявляється) в межах одного виду існування не тільки однієї, а двох (можливо більше) ценопопуляцій.

В серійних рослинних угрупованнях має місце, починаючи від перших етапів піонерної фази, екоотопічний, а за ним біотичний відбір ценопопуляцій, а в ценопопуляціях подібним чином усуваються нестійкі форми. Отже, ценопопуляції формуються та переформуються при збереженні насамперед екоотопічно преадаптованих форм, а потім біотично уживчивих в угрупованнях, які визначають стан, склад, будову, зв'язки рослинних організмів. Екоотопічний відбір може бути багатоступінчастим, в залежності від всіх екоотопічних умов. В ході змін серійних рослинних угруповань різних сукцесійних систем по різному формуються та переформуються їхні ценопопуляції.

Серійні рослинні угруповання по мірі наближення до більш або менш стабільного стану визначаються як ранньо-середньо-пізньосукцесійні. Відповідним чином можна класифікувати популяції, але серед них є еврисукцесійні які за певних умов зберігають свої позиції і не завжди однакові на всіх фазах і стадіях природного заростання та стеносукцесійні, що виявляються або в піонерних початкових, або в заключних фазах і стадіях природного заростання.

В серійних рослинних угрупованнях проходить біотичний відбір на конкурентну здатність рослин в межах ценопопуляцій і міжпопуляційних взаємодій. Зауважимо, що біотичний відбір ми розуміємо досить широко, включаючи всі взаємодії рослин, серед яких конкуренція відіграє сутнісну роль, але також впливи зоо-, мікокомплексів і мікроорганізмів.

Склад рослинних угруповань формується так, що від первинного заселення вільної площини зберігаються преадаптивні форми до абіотичних умов екотопу на основі внутрішньо популяційного поліморфізму, а також толерантності до власних високої щільності, чисельності, та здатності витримувати і міжпопуляційний натиск від рослин інших ценопопуляцій, видів, відповідно їхніх багатоманітних впливів і, насамперед конкурентної здатності та алелопатичної активності. Імовірнісні процеси, інтенсивність різних хвиль ецезису, різні рівні його виразу та натиску на рослинне угруповання можуть обумовлювати постійне поповнення родинними діаспорами ценопопуляції, що закріпили своє положення (свої екологічні позиції) в екотопі, так і втиснення в цей простір нових видів. Внесені в екотоп діаспори на фоні різних, в тому числі, високої щільності піонерних ценопопуляцій можуть зберігатися в латентному або в гіпобіотичному станах до сприятливого періоду для їх розвитку. Структура ценопопуляцій, як система зв'язків в серійному угрупованні характеризується багатоплановими внутрішньо популяційними взаємодіями, серед яких конкурентні (в межах однієї ценопопуляції) або алелопатичні відносини можуть набувати сутнісної ролі.

Ценопопуляції бур'янової, кореневищної, нещільно кущової стадій відтворення корінної степової рослинності незалежно від щільності, чисельності та розподілу в просторі не є самотолерантними. Тривалість само- толерантності різних

ценопопуляції збільшується від піонерної фази бур'янової стадії до заключного періоду більш або менш стабільного угруповання щільно кущової стадії (клімаксових трав). Причинність цих явищ недостатньо з'ясована, проте є цілком вірогідні гіпотези про роль в зміні серійних угруповань, тобто руху їх в часові, алелопатичних чинників на основі критичного накопичення в ґрунтах, субстратах, на їх поверхні видоспецифічних комплексів біологічно активних речовин [4 – 7]. Це обумовлює втрату ценопопуляціями і всього серійного угруповання самотолерантності, тобто здатності утримуватися в середовищі екотопу і вони поступаються іншим до нового критичного етапу. Серед форм деяких ценопопуляцій шляхом відбору виявляються такі, що здатні виявлятися на різних етапах сингенезу, здебільшого в незначній чисельності з різною організованістю в просторі від дифузно-розсіяної до дрібно-плямисто мозаїчної, тобто бути еврисукцесійними. Серед таких форм можна назвати *Artemisia absinthium* L., *Achillea submillefolium* L., тощо.

В складі ценопопуляцій на основі внутрішньо популяційного поліморфізму об'єктивно зберігаються форми, різні за рівнями пре адаптованості до екотопічних умов і толерантності до внутрішньо популяційних і міжценопопуляційних впливів. По кожному екотопічному фактору самі ценопопуляції та внутрішньоценопопуляційні форми складають убуваючі ряди стійкості чи витривалості. Те ж саме стосується толерантності до власної високої щільності рослин в ценопопуляціях і впливу інших ценопопуляцій.

Різні хвилі ецезису, його якісні (таксономічні) та кількісні (за чисельністю) вирази в різні періоди року обумовлюють постійне поповнення складу серійних угруповань, зміни просторового розподілу рослин взагалі і, відповідно, неперервний екотопічний і біотичний відбір з різною мірою сповільнення в напрямку стану стабілізації угруповання з виходом на новий рівень можливих впливів на більш-менш стабільне угруповання та його ценопопуляції. Це відповідає уявленням багатьох авторів [8 – 10] щодо розвитку рослинного угруповання та всього біогеоценозу в цілому про їх неперервність, як єдність вияву ало- та автогенезу з супутніми явищами та процесами еволюції на рівні ценопопуляцій. Всі ценопопуляції серійних (інших також) рослинних угруповань можуть бути диференційовані за формами, що мають різні екологічні амплітуди в межах кожного екологічного фактору та різну витривалість на межах нижнього та верхнього екстремумів цього ж фактору. В кожній ценопопуляції можна виділити убуваючі ряди звуження екологічних амплітуд і, що є суттєвим, найменшою та найбільшою витривалістю щодо напружень, концентрації, діапазону дії та сили цього ж самого фактора. Така інтерпретація станів складу ценопопуляцій є вихідною для розвитку подальшого їхнього осмислення, але описані ситуації реально можуть випереджатися навіть на початкових етапах ецезису і в послідуочий період. Це пов'язано з тим, що екологічні амплітуди та рівні екстремумів внутрішньоценопопуляційних форм мають бути віднесені до екотопічних і це є визначальним в екотопічному відборі. Коли екотопічні амплітуди є ширшими екологічних амплітуд внутрішньо популяційних форм або взагалі всієї ценопопуляції в цілому, то такі форми і сама ценопопуляція не здатні утримувати

тривалий час свої екологічні позиції в екотопі та в угрупованні. Однак обов'язково слід зауважити, що коли форма чи вся ценопопуляція має нижній екстремум витривалості нижче екотопічного, то вони за умови такого зрушення екотопічної амплітуди можуть виживати в екотопі або, навпаки, коли їхній верхній екстремум вище екотопічного – то це дає можливість також утримуватися в екотопі. Такі властивості певної внутрішньоценопопуляційної форми або всієї ценопопуляції можуть забезпечити їм певний період існування в екотопі. Найбільш стійкими є ті ценопопуляційні форми екологічні амплітуди яких по кожному з факторів, за винятком їх заміщення, ширше екотопічних. Такі аспекти екотопічного відбору є важливими у формуванні видового (ценопопуляційного) складу серійних рослинних угруповань.

Співвідношення екотопічних і екологічних амплітуд ценопопуляційних форм можуть мати різні варіанти, що відповідає об'єктивній картині формування, існування та розвитку серійних рослинних угруповань (рис. 1).

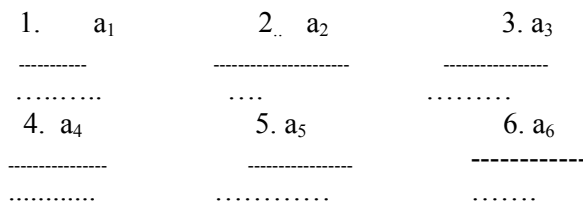


Рис. 1. Ситуації (1,2,3,4,5,6) співвідношень екотопних (-----) і екологічних амплітуд (.....) внутрішньо ценопопуляційних форм ( $a_1$ - $a_2$ - $a_3$ - $a_4$ - $a_5$ - $a_6$ ) за певними екологічними факторами.

Наведена схема наочно показує, що форми  $a_1$ ,  $a_4$ ,  $a_5$  мають надійно забезпечене існування в екотопі, маючи більш широку, ніж екотопічну, екологічну амплітуду. Утримання екологічних позицій в екотопі серійного угруповання форм  $a_2$ ,  $a_3$ ,  $a_4$ ,  $a_6$  обмежене по різному. Найбільш таке обмеження стосується форми  $a_2$ , екологічна валентність якої значно вужча розмаху варіацій екотопічного фактору, тобто екотопічної амплітуди. Форма  $a_3$  має співпадання свого нижнього екстремуму з нижньою критичною точкою напруження дії екотопічного фактору, а форма  $a_5$  подібним чином має співпадання з верхньою критичною точкою екотопу, але екологічна амплітуда форми  $a_4$  при співпаданні та неспівпаданні з нижньою критичною точкою виходить за межі верхньої критичної точки екотопу, а форма  $a_6$  подібним чином має екологічну валентність, нижній екстремум якої виходить за межі нижньої критичної точки екотопу.

При зміні екотопічного фактору в напрямку нижньої критичної точки форма  $a_4$  випадає з ценопопуляції. Так само, коли зміна екотопічного фактору іде в напрямку верхньої критичної точки, елімінується форма  $a_6$ . Аспект динаміки ценопопуляцій на фоні стійкості внутрішньо популяційних форм тих чи інших факторів слід доповнити інтегративним або заміщуючим впливом всього екотопічного комплексу, який є глибоко індивідуалізованим, проте цілком відповідає визначеним особливостям толерантності складових ценопопуляційних форм.

Забезпечене існування певних ценопопуляцій в серійних угрупованнях визначається не тільки стійкістю певних диференційованих внутрішньоценопопуляційних форм (індивідів і груп), але також їхньою генеративною здатністю, що визначає інтенсивність розмноження, що може диференціюватися по різному як низька ( $h_1$ ), помірна, середня ( $h_2$ ), висока ( $h_3$ ). Генеративна здатність може по різному комбінуватися стійкістю ценопопуляційних форм ( $a_1$ - $a_2$ - $a_3$ - $a_4$ - $a_5$ - $a_6$ ) та з їх тривалістю життя ( $t_1$  - однорічні,  $t_2$  - дворічні,  $t_3$  - багаторічні форми). Априорно, абстрагуючись від багатьох інших ознак і властивостей форм, що складають ценопопуляції, ми можемо побудувати їхню типологію на основі властивих їм стабільності, генеративності, тривалості життя за певних впливів як одного так і в цілому всіх екологічних факторів (табл. 1).

**Таблиця 1.**  
**Типологічна система внутрішньо ценопопуляційних форм за властивостями стійкості (a), генеративної здатності (h) і тривалості життя (t)**

	Генеративна здатність (h)					
	$h_1$	$h_2$	$h_3$			
СТІЙКІСТЬ	$a_1$	$a_1 h_1 t_1$	$a_1 h_2 t_1$	$a_1 h_3 t_1$	$t_1$	ТРИВАЛІСТЬ ЖИТТЯ
	$a_2$	$a_2 h_1 t_1$	$a_2 h_2 t_1$	$a_2 h_3 t_1$		
	$a_3$	$a_3 h_1 t_1$	$a_3 h_2 t_1$	$a_3 h_3 t_1$		
	$a_4$	$a_4 h_1 t_1$	$a_4 h_2 t_1$	$a_4 h_3 t_1$		
	$a_5$	$a_5 h_1 t_1$	$a_5 h_2 t_1$	$a_5 h_3 t_1$		
	$a_6$	$a_6 h_1 t_1$	$a_6 h_2 t_1$	$a_6 h_3 t_1$		
	$a_1$	$a_1 h_1 t_2$	$a_1 h_2 t_2$	$a_1 h_3 t_2$	$t_2$	
	$a_2$	$a_2 h_1 t_2$	$a_2 h_2 t_2$	$a_2 h_3 t_2$		
	$a_3$	$a_3 h_1 t_2$	$a_3 h_2 t_2$	$a_3 h_3 t_2$		
	$a_4$	$a_4 h_1 t_2$	$a_4 h_2 t_2$	$a_4 h_3 t_2$		
	$a_5$	$a_5 h_1 t_2$	$a_5 h_2 t_2$	$a_5 h_3 t_2$		
	$a_6$	$a_6 h_1 t_2$	$a_6 h_2 t_2$	$a_6 h_3 t_2$		
	$a_1$	$a_1 h_1 t_3$	$a_1 h_2 t_3$	$a_1 h_3 t_3$	$t_3$	
	$a_2$	$a_2 h_1 t_3$	$a_2 h_2 t_3$	$a_2 h_3 t_3$		
	$a_3$	$a_3 h_1 t_3$	$a_3 h_2 t_3$	$a_3 h_3 t_3$		
	$a_4$	$a_4 h_1 t_3$	$a_4 h_2 t_3$	$a_4 h_3 t_3$		
	$a_5$	$a_5 h_1 t_3$	$a_5 h_2 t_3$	$a_5 h_3 t_3$		
	$a_6$	$a_6 h_1 t_3$	$a_6 h_2 t_3$	$a_6 h_3 t_3$		

Широкий набір внутрішньо ценопопуляційних форм (табл. 1) окреслює реально існуючі та теоретично можливі або потенціально виявляемі варіанти. В складі ценопопуляцій також можна виявити форми, які на основі генетичної гетерогенності, можуть давати модифікації, мутації, фенкопії, морфози. В техногенних умовах специфічне середовище субстратів і атмосферного забруднення сутнісно частіше, ніж в зональних, незначно порушених ландшафтах, викликають аномалії морфогенезу, темпів розвитку, особливостей росту та розмноження.

На основі варіантів стійкості внутрішньо ценопопуляційних форм стосовно коливань екологічних факторів (екотопічних амплітуд) узагальнено можна визначити форми різних рівнів інтегральної стійкості щодо кожного фактору у вигляді убуваючих рядів (табл. 2).

**Таблиця 2.**

**Ряди інтегральної стійкості внутрішньо ценопопуляційних форм**

	Фактори	Убуваючі ряди стійкості форм
1.	X	$x_1 - x_2 - x_3 - x_4 - x_5 \dots x_n$
2.	Z	$z_1 - z_2 - z_3 - z_4 - z_5 \dots z_n$
3.	Y	$y_1 - y_2 - y_3 - y_4 - y_5 \dots y_n$
	...	...

Такі ряди формалізовано є інтегральними. Вони відображають як стани однієї і тієї ж форми, так і різних форм щодо екологічних факторів X, Z, Y..., і можуть слугувати в якості складових форми, що описують стан стійкості однієї з ценопопуляційних форм, наприклад форма  $a_1$  може мати формулу інтегральної стійкості  $x_1z_1y_1$  або  $x_1z_4y_5$  тощо.

Структура ценопопуляцій серійних рослинних угруповань, як будова, може розглядатися з позицій оцінки горизонтального розподілу рослин, особливостей розміщення серед інших ценопопуляцій, локальної та зональної щільності, теж саме стосується вертикальної будови. Як горизонтально, так і вертикально внутрішньо ценопопуляційні форми можуть морфологічно виявлятися в залежності від свого стану стійкості, відповідності екотопу, тривалості ритмів, життя, аспективності, морфогенезу, морфозів і генокопій, мутацій, модифікацій.

Ценопопуляції серійних рослинних угруповань уособлюють той чи інший вид в їхньому складі. Деякі аспекти теорії структури та динаміки ценопопуляцій серійних рослинних угруповань засвідчують можливості багатопланового їх розвитку відповідно сукцесійним системам того чи іншого виділу рослинного покриву. В складі ценопопуляцій можна виділити функціональні форми, функціональні морфози, залежні від розташування тієї чи іншої форми в просторі угруповання особливо за рахунок малих екологічних ефектів, контактування з особинами своєї та інших ценопопуляцій, а також форми з різною конкурентною здатністю щодо тих чи інших факторів.

**ВИСНОВКИ**

Ценопопуляції рослинних серійних угруповань відзначаються диференційованістю внутрішньо ценопопуляційних форм відповідно їх стійкості, генеративної здатності, тривалості та ритмів життя, темпів росту, морфогенезу та сукцесійності угруповань. Сутнісну роль в стійкості внутрішньо ценопопуляційних форм мають відповідність їх екологічних амплітуд екологічним, тобто розмахом коливань того чи іншого екологічного фактору. За інтегральною стійкістю щодо

певного фактору внутрішньо ценопопуляційні форми та самі ценопопуляції можуть складати убуваючі ряди. Одна з типологічних схем внутрішньо популяційних форм побудована на трикритеріальній основі (стійкість, генеративність, тривалість життя). Динаміка ценопопуляцій і серійних угруповань залежать від рівнів екоотпічної стійкості внутрішньо ценопопуляційних форм. Причини цих явищ і процесів недостатньо з'ясовані, але вони значущі в будь-якій сукцесійній системі і руху угруповання до більш або менш стабільного стану.

### Список літератури

1. Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза / Мазинг В.В. – М.: Наука 1973. – С. 148 – 157 – (Пробл. Биогеоценологии).
2. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Методология геоботаники. / Шеляг-Сосонко Ю.Р., Крисаченко В.С., Мовчан Я.И. – К.: Наукова думка, 1991. – С.163-170.
3. Хлизіна Н.В. Типологія літоекотопів відвалів гірничозбагачувальних комбінатів Кривбасу та літофільні сукцесії. / Н.В.Хлизіна // Грунтознавство. – 2004. - Т.5, № 1-2. – С.40-43.
4. Чернобривенко С.И. Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах./ Сергей Иванович Чернобривенко – М.: Наука, 1956. – 242 с.
5. Чернобривенко С.И. О химической биоценологии/С.И.Чернобривенко, В.И. Шанда// Биологич. науки, 1970.-С.51-58.
6. Гродзинский А.М. Геохимическая роль аллелопатии / А.М.Гродзинский // Физиолого-биохимические взаимодействия растений в фитоценозах. - К.: Наукова думка, 1973. – Вып. 4. – С. 3 - 6.
7. Райс Э. Аллелопатия./ Э.Райс [пер. с англ.] – М.: Мир, 1978. – 392 с.
8. Сукачев В.Н. Избранные труды / Владимир Николаевич Сукачев // . – Л., 1972. – Т. 1. – 418 с.; 1973. –Т. 2. – 352 с.; 1975. – Т. 3. – 454 с.
9. Одум Ю. Основы экологии / Юджин Одум [пер. с англ.] – М.: Мир, 1986. – т.1. – 328.с.
10. Риклефс Р. Основы общей экологии/ Р.Риклефс [пер. с англ.] - М.: Мир, 1979. – 424 с.

**Ворошилова Н.В. К теории структуры и динамики ценопопуляций серийных растительных сообществ // Ученые записки Таврического национального университета им.В.И.Вернадского. Серия: Биология, химия. – 2009. – Т. 22 (61). – № 3. – С. 8-14.**

В ценопопуляциях серийных растительных сообществ на фоне разных волн эцезиса имеют место экоотпический и биотический отбор. Типологию внутри ценопопуляционных форм можно строить на основе разных критериев, но уровни стойкости, генеративной способности и продолжительности жизни является целиком рациональными для одной из первых типологических схем.

**Ключевые слова:** сообщества, серия, ценопопуляция, экотоп, экоотпическая амплитуда, толерантность

**Voroshilova N.V. To structure and dynamics theory of serial plant communities cenopopulations // Scientific Notes of Taurida V.Vernadsky National University. - Series: Biology, chemistry. - 2009. – V.22 (61). – № 3. – P. 8-14.**

In cenopopulations of serial plant communities ecotopic and biotic selection takes place against the background of different ecesis waves. Typology of inner cenopopulation forms may be built on the basis of different criteria, but levels of persistence, generative ability and life duration are rather rational for one of the first typological schemes.

**Keywords:** community, series, cenopopulation, ecotope, ecotopic amplitude, tolerance.

*Поступила в редакцию 19.10.2009 г.*