

УДК 581.524.444

ПЕРСПЕКТИВИ ТА ПРИНЦИПИ ПОПУЛЯЦІЙНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ ФІТОЦЕНОЗІВ

Й. Царик

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, 79005 Львів, Україна
e-mail: zootus@franko.lviv.ua

Схарактеризовано досягнення популяційного підходу під час вивчення фітоценозів, зазначено про його значимість для розкриття їхньої структури та змін у часі. Описано провідну, стабілізувальну, доповнювальну і випадкову групи популяцій фітоценозів. Наведено їхню характеристику і значення у функціонуванні рослинних угруповань. Звернуто увагу на потребу подальших фундаментальних досліджень ценозів.

Ключові слова: популяційний підхід, провідна, стабілізувальна, доповнювальна, випадкова групи популяцій, завдання фітоценології.

Сімнадцять років тому на Лаелатській і Пухтуській біостанціях (Естонія) відбувся семінар “Перспективи теорії фітоценології” за кураторства В. В. Мазінга [8]. Мета цього семінару – обговорити перспективи розвитку теорії фітоценології та намітити нові підходи щодо дослідження фітоценозів. Крім того, К. Куль так сформулював головну задачу фітоценології: нехай на площі S у момент t росте n відомих видів рослин у кількості $n_1 \dots n_n$ особини, і в цьому разі їхні вікові стани (r) утворюють спектри $P_1(r)^n \dots P_n(r)$. Визначити (спрогнозувати) кількість різних видів на цій ділянці в момент $t+T$ за відомих мікроклімату, ґрунту та інвазії діаспор [6]. Зрозуміло, що розв’язання цієї задачі можливе лише за умови наявності даних з демографії рослин, досягнень математичного моделювання продукційних процесів, екофізіології, експериментальної фітоценології, вчення про сукцесії, ординаційних досліджень та класифікації угруповань.

Перше питання, яке виникає під час розв’язування цієї задачі, таке: завдяки чому на обмеженій площі існують особини рослин багатьох видів, потреби яких у матеріально-енергетичних ресурсах подібні?

Уважають, що це досягається завдяки розділенню екологічних ніш (набору ресурсів, форм і всіх чинників, які впливають на їхню доступність) особин різних видів. З’ясовано, що високий ступінь розділення екологічних ніш є у стабільних і високопродуктивних ценозах, близьких до клімаксових, а в сукцесійних вони перекриваються. Це твердження і досі ґрунтується на недостатньо великому експериментальному матеріалі.

Другим чинником, завдяки якому існують багатовидові угруповання, є флуктуації ресурсів у часі (добові, сезонні, річні тощо); третім – формування банку насіння окремими видами, які проростають у різні періоди; четвертим – специфіка трофічних зв’язків з облигатними фітофагами, які регулюють чисельність особин рослин; п’ятим – різна ритміка функціонування складових фітоценозу і зміна екотопу (перевага накопичення підстилки над її розкладом). Усі ці чинники так чи інакше створюють передумови для існування багатовидових угруповань рослин. Не менш важливим, але мало вивченим чинником є взаємодія фітогенних полів.

Отже, пояснень того, чому існують багатовидові угруповання, є багато, проте більшість з них потребує експериментальних підтверджень [7]. Тому потрібні подальші

грунтовні дослідження фітоценозів, які, як це не прикро констатувати, в Україні недостатньо ефективні.

Наша мета – привернути увагу фітоценологів, екологів до потреби подальшого вивчення структурно-функціональної організації фітоценозів у мінливих умовах середовища та ролі популяційного підходу під час аналізування рослинних угруповань.

Ефективним було і є уявлення про фітоценоз як систему популяцій [3, 4, 11, 12]. Власне це і визначає суть популяційного підходу під час вивчення фітоценозів, унаслідок якого можна буде отримати і матеріали, необхідні для розв’язування задачі, поставленої перед фітоценологією К. Кулем.

Наші популяційні дослідження високогірних фітоценозів Українських Карпат [11] засвідчили, що на їхній основі можна отримати дані щодо ролі компонентів угруповань у формуванні їхньої структури, просторово-часової організації, вікових та локальних змін, реакції на дію енто- й екзогенних чинників, стійкості, стабільності, прогнозувати майбутнє, розкрити механізми формування ценозів під час первинних сукцесій та дегресивних і демутаційних змін. Безумовно, вирішення специфічних завдань фітоценології можливе лише тоді, коли відомі всі аспекти життя популяцій, які формують ценози. У цьому випадку під терміном “популяція” ми розуміємо групу особин одного виду, яка протягом деякого часу населяє певну територію, здатна до самовідновлення і відділена від інших груп особин цього ж виду.

У такому визначенні популяції слова “певну територію” означають межі конкретного фітоценозу, тобто маємо справу з ценопопуляціями. На нашу думку, найінформативнішими для фітоценології є такі параметри ценопопуляції: чисельність особин (малі популяції), щільність, їхня маса, вікові стани, життєвість, вікові спектри популяцій, характер онтогенезу особин, життєздатність популяцій, способи самопідтримки, велика хвиля відновлення, розміщення в просторі, взаємодія між популяціями різних видів. Зазначимо також, що дослідження популяційної організації фітоценозу – автотрофного блоку екосистем – може бути корисним для пізнання їхнього функціонування. Відомо, що популяційна екологія вивчає популяції у всьому різноманітті чинників (абіотичних, біотичних, детермінованих, стохастичних, короткочасових, довготривалих тощо), які діють на них за такого підходу можна говорити про популяційну екосистему [1], або популяційну консорцію [1], – елементарну екосистему. Інтегроване функціонування популяційних екосистем і зумовлює функціонування цілої екосистеми (біогеоценозу).

Розглянемо значення деяких параметрів популяції для фітоценології, а відтак і для розв’язання поставленої К. Кулем задачі.

Чисельність особин. Цей параметр доцільно використовувати лише тоді, коли у фітоценозі є особини рідкісних видів рослин. Уживанішим показником є щільність популяцій, яку виражають кількістю особин або їхньою масою на конкретній площі [см^2 , м^2] чи об’ємом [см^3 , м^3]. На підставі цього показника можна визначити флористичний склад фітоценозу (адже вивчають популяції всіх видів рослин), оцінити роль популяцій окремих видів у його організації, продукуванні маси, визначити фітоценотичне ядро угруповання (популяції видів, які визначають специфіку фітоценозу), з’ясувати режим функціонування ценозу, причому треба мати на увазі, що щільність і маса не завжди прямо пов’язані. Збільшення щільності особин за одночасного зменшення їхньої маси може бути індикатором погіршення умов існування [10].

Віковий спектр популяції – найінформативніший її параметр [5]. Він є системою особин різних вікових станів. Віковий стан особин розуміють як певний етап онтогенезу.

Популяції за складом вікових груп можна розділити на повночленні (наявні всі вікові групи особин) і неповночленні. Залежно від кількості в складі фітоценозу повночленних і неповночленних популяцій є підстави робити висновки про його стійкість (здатність живої системи завдяки внутрішнім механізмам протистояти зовнішнім збурювальним впливам, захищатися від цих чинників, адаптуватися до них без значних змін структурнофункціональних особливостей або швидко повертатися до стійкого (парастабільного) стану, якщо цей вплив зумовить тимчасове відхилення від заданої програми) [1]. Фітоценози, які мають у складі переважну більшість повночленних популяцій, є стійкішими до дії різних чинників, ніж ті, у яких такої переваги немає [3, 11]. Для фітоценозу можна скласти узагальнювальний віковий спектр, який відображає частку особин різних вікових станів від загальної їх кількості [4]. На підставі узагальнювальних вікових спектрів фітоценозів можна оцінити в їхньому складі ті або інші вікові групи (прегенеративні, генеративні, постгенеративні) особин і схарактеризувати особливості взаємовідношень між рослинами, оскільки особини різних вікових станів по-різному змінюють середовище свого існування.

Не менш важливими є дані щодо *онтогенезу особин* [2], які формують фітоценоз. Унаслідок генетичної гетерогенності популяцій їхнім особинам властива багатоваріантність шляхів онтогенезу як адекватна реакція на зміну умов середовища. Власне поліваріантність шляхів онтогенезу можна розглядати як один із механізмів, який перешкоджає “випаданню” популяції зі складу ценозу у випадку зміни екологічної ситуації. До цієї ж категорії параметрів належить і *життєвість особин*. Переважно виділяють три рівні життєвості: високий, середній і низький. Особинам різної життєвості притаманний свій варіант онтогенезу [2].

Характер відновлення (вегетативний, генеративний) особин популяцій свідчить про їхню перспективу в угрупованнях і здатність до адаптацій. Відомо, що для нормального розвитку популяції необхідно, щоб поповнення особин у ній відбувалося генеративним шляхом. Вегетативне розмноження особин у кінцевому підсумку призведе до зниження їхньої життєвості, елімінації і втрати життєздатності популяції (життєздатність популяцій – це здатність популяції протягом тривалого часу (100 і більше років) самовідновлюватися з імовірністю 95%).

Популяція, як будь-яка біологічна система, розвивається в часі. Їй властивий період становлення, розвитку і загасання. Наявність таких періодів у розвитку популяцій послугувала основою для виділення їхніх інвазійних, нормальних і регресивних типів [5]. Співвідношення популяцій різних типів у фітоценозі є ознакою його теперішнього і майбутнього [11]. Наприклад, під час зміни фітоценозу в його складі переважають або інвазійні, або регресивні типи популяцій, а в стабільному стані – нормальні. Зазначимо також, що у складі ценозів можуть бути інвазійно-регресивні популяції. Такі популяції з’являються у фітоценозі тоді, коли умови для едифікаторів або субедифікаторів стають несприятливими. Наявність таких популяцій можна трактувати як групу, яка сприяє стабілізації функціонування фітоценозу.

Характер розміщення особин різних видів у межах фітоценозу є важливим елементом структурно-функціональної організації. Найчастіше трапляється груповий розподіл особин. Особини в групах можуть бути різної життєвості та віковості. Пізнання взаємовідношень між особинами – необхідна умова для створення інтегральної кількісної оцінки напруження конкурентних взаємовідношень у ценозі, його фітогенного поля і, відповідно, режиму “замкнутості” або “відкритості” для проникнення особин інших видів.

Нашими дослідженнями з'ясовано, що в межах фітоценозу на підставі уявлень про стратегії видів, їхній взаємний вплив можна виділити чотири функціональні групи популяцій: провідну, стабілізувальну, доповнювальну і випадкову.

У кожній з них об'єднані популяції, які мають близькі стратегії, вплив на середовище і взаємовідношення з популяціями інших видів.

Провідна група популяцій є обов'язковою для первинних і вторинних ценозів. Як підтвердили дослідження, вона складається з невеликої кількості видів (4–8% від їхньої загальної суми). Популяції провідної групи мають ознаки рівноважних, добре збалансованих за структурою варіантів підтримання і за кількістю особин близькі до верхньої межі насичення, також ознаки К-стратегії. Між ними наявна нейтральна або позитивна спряженість.

Ця група популяцій визначає головні ознаки фітоценозу та забезпечує його стійкість. Зміни в структурі популяцій провідної групи призводять до порушення структури функціональної організації ценозів. Особини цих популяцій мають рівномірно-груповий характер розміщення.

Стабілізувальна група об'єднує популяції, які щодо провідної групи відіграють стабілізувальну роль. Цій групі властива стійкість у ценозі, здатність витримувати значні коливання чинників без помітної зміни структури. Популяції стабілізувальної групи є в межах нормального типу, мають різноманітніші, ніж провідної, вікові спектри з максимумом у діапазоні від віргінільних до сенільних особин. Популяціям, які належать до складу стабілізувальної групи, притаманна флуктуаційна динаміка чисельності особин. Однак, на відміну від провідної групи, стабілізувальній – властивий більший розмах амплітуди та різна спрямованість динамічних процесів. За стратегією це К, R, зрідка S-стратегі, які мають стабільне генеративне та вегетативне поновлення. Розміщення особин у просторі нерівномірне, з великою різницею між середньою та локальною чисельністю. У складі стабілізувальної групи є 20–25% видів угруповання. Щодо провідної групи стабілізувальні популяції виявляють позитивну, рідше нейтральну спряженість. Унаслідок поліваріантності онтогенезу особини стабілізувальної популяції займають стійке положення в ценозі. Вони можуть переходити до складу провідної групи лише внаслідок глибоких трансформацій, які призводять до зміни типу угруповання.

Доповнювальна група популяцій найчисленніша. До неї належить понад 80% популяцій ценозу. Склад цієї групи залежить від конкретних еколого-ценотичних умов угруповання, його господарського використання в минулому і тепер. Тип популяцій доповнювальної групи межує від інвазійного до регресивного, однак переважно буває нормальним неповночленним. Неповночленність вікових спектрів зумовлена епізодичністю насінневого підтримання та спрощеним онтогенезом особин. Цій групі популяцій властива не лише значна флуктуаційна аритмія субпопуляційних груп особин, а й мікросукцесії, коли на фоні загальної стійкості провідної та стабілізувальної груп тенденційність спрямованих змін у структурі сприяє елімінації деяких популяцій. З огляду на таку нестабільність популяції доповнювальної групи можуть використовувати тимчасові екологічні ніші, які вивільнюються внаслідок функціонування провідної та стабілізувальної груп. З ними вони пов'язані частіше нейтральним типом сполученості. Внаслідок низької щільності та стійкості доповнювальні популяції чутливо реагують на будь-які зміни еколого-ценотичної ситуації, але ні за яких обставин не набувають властивостей провідних.

Випадкова група необов'язкова і нечисленна в первинних заповідних ценозах (1–2% складу флори) і зрідка збільшується у випадку антропогенного впливу на них. Особи-

нам популяції цієї групи властивий спрощений онтогенез, інтенсивне розмноження, а самим популяціям – R-стратегія, що дає їм змогу швидко збільшувати щільність і займати екологічні ніші, вивільнені внаслідок катастрофічних руйнувань інших популяцій. Випадкова група популяцій у період катастрофічних трансформацій ценозів може сягати 50–60% їхнього видового складу [4]. Взаємовідношення між особинами популяцій випадкової й інших груп бувають від’ємними, рідше нейтральними.

Дослідження лісових, чагарникових, чагарничкових, лучних та високотравних ценозів Українських Карпат засвідчили ефективність популяційного аналізу для пояснення структурної, функціональної організації ценозів, особливостей їхніх демутаційних та дегресивних змін.

Водночас доцільно зазначити, що нашими дослідженнями охоплені переважно поширені ценози, тоді як рідкісні болотні, високогірні фітоценози формацій сосни гірської *Pinecetum mugo*, верби трав’яної *Salicetum herbaceae*, верби китайбеля *Salicetum kitaibeniana*, костриці скельної *Festucetum saxatillis* та інших [9] не вивчені зовсім або вивчені неповно.

Отже теорія фітоценології, натурні дослідження фітоценозів далекі від завершення. Нині простежено деякий спад зацікавленості функціонуванням фітоценозів у мінливих умовах середовища, особливо внаслідок глобальних змін клімату, забруднення, деградації середовища тощо.

Ми вважаємо, що популяційний аналіз фітоценозів є надзвичайно перспективним підходом не лише для пізнання особливостей організації та функціонування рослинних угруповань у різних умовах їхнього зростання, а й для розроблення основ конструювання штучних угруповань та розв’язання задачі К. Куля. Крім того, популяційний аналіз фітоценозів, доповнений консортивним, дає змогу пізнати механізми функціонування біогеоценотичних, ландшафтних та інших типів екосистем. Обговорення наслідків поєднання популяційного й консортивного аналізу під час дослідження екосистем буде темою іншого дослідження.

1. Голубець М. А., Царик Й. В. Стійкість і лабільність – важлива ознака живих систем // Ойкумена. 1992. № 1. С. 21–26.
2. Жилиєв Г. Г. Поліваріантність онтогенезу рослин видів роду *Petastes Mill.* у Карпатах (Україна) // Укр. ботан. журн. 1994. Т. 51. № 1. С. 24–29.
3. Жилиєв Г. Г., Царик Й. В. Структурно-функціональна організація фітоценозів Карпат // Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1993. С. 39–49.
4. Жилиєв Г. Г., Царик Й. В. Динаміка популяцій автотрофного блока *Pinecetum mutillosum* в Карпатах // Ботан. журн. 1987. Т. 72. № 10. С. 1382–1387.
5. Заугольнова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных популяций // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 81–92.
6. Куль К. На пути к конструктивной фитоценологии // Перспективы теории фитоценологии: Тез. симпозиума Лаэлату–Пухту, 16–20 мая 1998. Тарту: Изд-во Минпросв. ЭССР, 1988. С. 19–23.
7. Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
8. Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Тр. Москов. об-ва испытателей природы. 1966. Т. 27. С. 117–228.
9. Стойко С. М., Мілкіна Л. Г., Яценко П. Т. та ін. Раритетні фітоценози західних регіонів України (Регіональна “Зелена книга”). Львів: Поллі, 1997. 190 с.

10. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / За ред. М. Голубця і Й. Царика. Львів: Євросвіт, 2001. 160 с.
11. Царик Й. В. Популяційна структура високогорних сообществ Карпат: Автореф. дисс. ... д-ра біол. наук. Днепропетровск, 1991. 43 с.
12. Царик Й. В. Популяційні дослідження фітоценозів // Перспективи теорії фітоценології: Тез. симпозиума ЛаєлатуПухту, 16–20 мая 1998. Тарту: Изд-во Минпросв. ЭССР, 1988. С. 19–23.

ACHIEVEMENT AND PRINCIPLES OF POPULATIONS RESEARCH OF PHYTOCOENOSES

Y. Tsaryk

*Ivan Franko National University of Lviv
Hrushevsky Str. 4, 79005, Lviv, Ukraine
e-mail: zoomus@franko.lviv.ua*

The achievements of population approach during phytocoenoses research are characterized. Importance of the approach for clarifying their structure and time-domain measurements is pointed out. The leading, stabilizing, complement and casual population groups are described. Their characteristics and significance in plant communities are given. The necessity of further fundamental investigations of the coenoses is noticed.

Key words: population approach, leading, stabilizing, complement, casual population groups, phytocoenology task.

Стаття надійшла до редколегії 03.04.06

Прийнята до друку 12.09.06