

ЦЕНОПОПУЛЯЦІЇ РОСЛИННИХ СЕРІЙНИХ УГРУПОВАНЬ ТА ЇХ ПЕРІОДИЧНА ТИПОЛОГІЧНА СИСТЕМА

Таврійський національний університет ім. В. І. Вернадського

Екологія популяцій рослинних серійних угруповань за своїм змістом базується на дослідженнях стану, складу, будови, зв'язків їх ценопопуляцій. Внутрішньоценопопуляційні форми як екоелементи структурно і функціонально по-різному їх характеризують. На основі об'єктивно вибраних критеріїв побудована типологічна періодична система ценопопуляцій, як одна з теоретично можливих, визначені в першому наближенні концепції популяційної екології рослинних серійних угруповань.

Ключові слова: ценопопуляція, рослинне серійне угруповання, типологія.

Н. В. Ворошилова

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СЕРИЙНЫХ СООБЩЕСТВ И ИХ ПЕРИОДИЧЕСКАЯ ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Экология популяций растительных серийных сообществ по своему содержанию и смыслу сосредоточена на исследованиях состояния, состава, строения, связей их ценопопуляций. Внутрипопуляционные формы как экоэлементы структурно- и функционально по-разному их характеризуют. На основе объективно выбранных критериев построена типологическая периодическая система ценопопуляций как одна из теоретически возможных, определены в первом приближении концепции популяционной экологии растительных серийных сообществ.

Ключевые слова: ценопопуляция, растительное серийное сообщество, типология.

N. V. Voroshilova

V. I. Vernadsky Taurida National University

CENOPOPULATIONS OF PLANT SERIAL ASSOCIATION AND THEIR PERIODIC TYPOLOGICAL SYSTEM

By its content and sense the population ecology of plant serial associations based on analysis of state, composition, structure, relations of their cenopopulations. Structurally and functionally the inner cenopopulation forms as ecoelements are characterized differently. On basis of objectively selected criteria the typological periodic system of cenopopulations is founded, as one of the theoretically probable ones. In the first approximation the concepts of population ecology of plant serial associations are determined.

Key words: cenopopulation, plant serial associations, typology.

Теорія популяційної екології рослин (Дідух, 2000; Царик, 2001; Смирнова, 1976; Жиляев, 1984) започаткована в своїх основних засновках. Популяційний підхід у дослідженнях динаміки та еволюції рослинних угруповань (Бигон, 1989; Одум, 1986; Риклефс, 1979; Работнов, 1983) є особливо плідним при вивченні явищ і процесів сингенезу.

Метою даної роботи є аналіз на основі елементно-компонентного, динамічного, системного підходів деяких особливостей екології, організованості рослинних серійних угруповань, створення типологічної періодичної системи ценопопуляцій.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Розвиток рослинних угруповань у різних просторово-часових масштабах є екологічно обумовленим дискретним процесом. Він відзначається докорінними змінами складу, будови, зв'язків угруповань, тобто сукцесіями.

Сукцесія як явище та як процес є такою перебудовою рослинного угруповання, яка наближає його до більш-менш стабільного складу в послідовному ряді його видо-

змін. Цей ряд угруповань є їх серією, а самі угруповання від початку їх сутнісних порушень до завершального стану стабілізації є серійними. Дискретність різних стадій сингенезу дає широкі можливості для порівняльних популяційних досліджень рослинних серійних угруповань. Відзначимо, що в деяких випадках на технозомах, урбозомах, змішаних гірських породах, складованих у відвали, субстрати можуть бути факторами геохімічної ізоляції та розчленовувати ценопопуляції.

Екологія серійних рослинних угруповань визначається їх складом, будовою, особливостями розмноження рослин і їхнього функціонування, явищами та процесами переходу в інший стан, внутрішньопопуляційними та міжпопуляційними взаємовідносинами, типами розподілу в просторі, чисельністю, щільністю, поліморфізмом, проявами преадаптацій та адаптивністю рослин. Характерними рисами є нестабільність, постійна рухливість складу, неупорядкованість, зміни горизонтальної та вертикальної будови, незбалансованість усіх форм зв'язків внаслідок постійного натиску ецезису.

Особливий теоретичний інтерес являють собою явища та процеси, що розвиваються на територіях, на яких зведені ґрунти та рослинний покрив на зональних ґрунтах або на складованих у різнотипні відвали відходи промислових виробництв і гірських порід, винесених на земну поверхню при відкритій розробці надр, субстрати яких дозволяють первинне заростання рослинністю. Цей процес є аналогом природного відновлення живого покриву після природних катастроф (виверження вулканів, землетруси, цунамі, пожежі, повені тощо).

Кожен екотоп у своїй динаміці може своєрідно модифікувати серійні угруповання через поліморфізм рослинних популяцій на основі специфічних комбінацій зовнішніх і внутрішніх чинників.

Імовірнісне формування складу серійних рослинних угруповань на фоні різних хвиль ецезису за різноманітністю та чисельністю нових видів або поновлення існуючих в угрупованні визначає їхню можливу таксономічну та екоморфічну сміність і таксономічні фонди екоморф (Хлизіна, 2002) у процесі сукцесій.

Таксономічна сміність як число видів серійного угруповання має бути уточнена як ценопопуляційна за кількістю ценопопуляцій, яка може не завжди збігатися з видовою. Керуючись уявленнями про сукцесійний аналіз та сукцесійність рослинних угруповань як стан угруповання за його наближенням до стабільності, у складі серійних угруповань можна виділити ранньо-, середньо-, пізньосукцесійні ценопопуляції, що властиві угрупованню на різних етапах розвитку.

У визначенні характерних особливостей ценопопуляцій рослинних серійних угруповань було відзначено (Риклефс, 1979), що на ранніх стадіях сукцесій кількість насіння у рослин велика, на пізніх – мала, розміри насіння відповідно дрібні і великі, розселення плодів на ранніх стадіях – вітром і тваринами, на пізніх стадіях рослинам властива баро-, зоо-, анемохорія; виживання насіння на ранніх стадіях – довге, тривале, можуть бути довготривалі латентні стани, а на пізніх стадіях – коротке, співвідношення коренів і пагонів відповідно низьке та високе; швидкість росту – висока та низька; розміри рослин у зрілому стані на ранніх стадіях малі, на пізніх – великі; тінновитривалість – низька на ранніх стадіях та висока на пізніх. Загалом такі характеристики можуть бути більш-менш сприйнятливими, враховуючи їх визначення для рослинності іншого материка.

Популяційний склад і склад ценопопуляцій серійних рослинних угруповань визначається формами екотопічної та біотичної толерантності рослин у межах кожної фази та стадії. Кожне серійне угруповання та кожна ценопопуляція є певним чином диференційованими на основі цих проявів преадаптованості або адаптованості. Цей процес є достатньо розчленований за швидкістю проходження угруповання його фаз і стадій.

Неоднорідність, нерівночленність, поліморфізм та адаптації збереженості толерантних форм у ценопопуляціях рослинних серійних угруповань, які їх характеризують у сукцесіях, слід відносити до всієї їхньої структури – до складу, будови та зв'язків. Разом з тим на ценопопуляційному рівні сукцесії супроводжуються мікро-

еволюційними явищами – мутаціями, дрейфом генів, зміною частот генотипів і відповідно перебудовою генетичної та екологічної структури популяцій.

Суттєвість популяційного підходу в теорії та практиці досліджень рослинних серійних угруповань впливає з одного із визначень сукцесії (Бигон, 1989) як спрямованої та неперервної послідовності появи та зникнення популяцій різних видів у певному місцезростанні. Такі зміни супроводжуються докорінним переформуванням вертикальної та горизонтальної будови та системи зв'язків.

Такі особливості рослинних серійних угруповань, як незамкненість, незімкненість, просторово-часова динамічність, невпорядкованість, мозаїчність, множинність елементів, компонентів і взаємодій, аспективність, імовірнісне суміщення популяцій, зміна їх станів особливо виявляються на стадії ранніх сукцесій. За певних умов деякі серійні угруповання, особливо на природних або відвальних скельних субстратах, залишаються хронічно піонерними (Раменский, 1976) із властивими їм вищезазначеними особливостями в значній мірі.

Ценопопуляційний рівень є елементарним і основним існування біологічного виду. Різні популяції, які складають вид, існують у вигляді ценопопуляцій.

Ецезис, як внесення діаспор рослин у вільні від рослинності простори, так і в угруповання на різних етапах їх розвитку, здійснюється на основі ближніх або більш-менш віддалених рослинних угруповань відповідно до певним чином зонально еко-топічно та біотично адаптованих форм різних ценопопуляцій. Отже, ценопопуляції серійних рослинних угруповань складаються, розвиваються, перебудовуються на основі зонально стійких форм інших ценопопуляцій.

Дискретність ценопопуляцій серійних рослинних угруповань описується їх екологічною, віковою структурою, фондом екоморфозів, загалом багатьма анатомо-морфологічними, фізіолого-біохімічними ознаками та властивостями, насамперед генеративною здатністю, толерантністю до абіотичних і біотичних факторів, біоритмами, тривалістю життєвого циклу, сукцесійністю, тобто здатністю утримувати екологічні позиції не тільки в одному, але й у подальших угрупованнях. Проте сукцесійність не є достатньо стабільною чи абсолютною властивістю як самої ценопопуляції, так і її внутрішньоценопопуляційних форм або екоелементів (Завадський, 1968), і тому ценотичні функції більшості ценопопуляцій і їх екоелементів спадають у процесі руху серійних угруповань до більш-менш стабільного стану. К. М. Завадський (1968) екоелементи визначав як внутрішньоценопопуляційні форми, що мають певні фенотипічні відмінності та здатні виділяти як самостійний екотип. У рослин екоелемент визначається як морфологічно (за габітусом, будовою, розмірами тіла, типом гілкування тощо), фізіологічно, щодо відношення до субстратів і біоритмики, так і за особливостями росту та розвитку. К. М. Завадський (1968) відмічає, що поняття «екоелемент» характеризує морфологічно фізіологічні групи організмів, які однаково реагують на середовище, тобто це поняття близьке до терміна «ізореагент» К. Раункієра. Відповідно до цього в ценопопуляціях виділяються екоелементи за цими показниками, що дає можливість у межах кожної ценопопуляції розчленувати різні екоелементи за цими показниками на фоні мозаїчності субстратів серійного рослинного угруповання, їх зволоженості, нано- та мікрорельєфів, щільності, суміщення або контактування з рослинами інших ценопопуляцій. Морфологічно на основі щільності та суміщення рослин різних ценопопуляцій у кожній з них можна виділити ценоморфізм, тобто морфологічні форми (екоелементи) з певними відмінностями габітусу, співвідношення органів, особливостей будови суцвіть і гілкування тощо. Габітус рослин (у межах ценопопуляції) може бути об'єктом популяційного аналізу, та ценоморфози за своєю сутністю є феноморфозами, відображаючи рівень фенотипічної норми реакції. Екоелементи можна визначити за показниками різних ценотичних та екологічних функцій, включаючи конкурентну спроможність, алелопатичну активність, генеративний потенціал. Толерантність екоелементів ценопопуляції серійних рослинних угруповань є відносною на кожному етапі (фазі) розвитку цих угруповань.

Внутрішньоценопопуляційні форми (екоелементи) мають різні рівні сукцесійності та можуть утримуватися при сукцесіях у межах двох або інколи трьох стадій відтворення корінної рослинності.

Характерна екоелементна диференційованість ценопопуляцій є їх атрибутивною властивістю на основі їхнього екологічного поліморфізму та генетичної гетерогенності.

При формуючому сингенезі (Хлизіна, 2004), коли на вільних від рослинності площах іде природне відтворення рослинності, ценопопуляції відзначаються різною адаптованістю до екологічних і біотичних умов (А) з різними рівнями: a_1 – низьким, a_2 – помірним, a_3 – значним; тривалістю існування (Т): короткою (t_1), середньою (t_2), довгою (t_3) і поширенням у межах стадій (S) природного заростання s_1 - s_2 - s_3 - s_4 (для степової зони це бур'янова, кореневищна, нещільно кущових і щільно кущових злакових трав) і їхніх фаз (F): f_1 – вихідної, ініціальної, початкової, f_2 – визначальної, f_3 – завершальної або термінальної. На основі такого підходу з використанням цих критеріїв можна побудувати типологічну періодичну систему (таблиця) ценопопуляцій рослинних серійних угруповань при формуючому сингенезі, у якій стадії розвитку (S) і тривалість існування (Т) виділяються як періоди, а фази (F) й адаптованість (А) – як підперіоди. Ця система фактично окреслює всю множинність типів, ценопопуляцій при формуючому сингенезі та може бути використана для опису ценопопуляцій перебудовчого сингенезу (Хлизіна, 2004), оскільки ці форми сингенезу є дискретними за своєю сутністю. У типологічній періодичній системі ценопопуляцій серійних рослинних угруповань припустимими, але ймовірно можливими є багато типів, прояви або виявлення яких у природі може бути наперед прогнозованим. Ця типологічна періодична система ценопопуляцій має бути осмислена в своїй реальній і прогностичній значущості та для практичного використання в обґрунтуванні фіторекультивативації. У типології ценопопуляцій, крім усього, слід також звернути увагу на те, що з розвитком рослинного угруповання рівень сукцесійності ценопопуляцій зменшується, а рівень саморегулятивності зростає.

Адаптивність ценопопуляцій на різних стадіях формуючого і перебудовчого сингенезу є відносною, вона визначає тривалість їх існування на фоні їхньої сукцесійності та сукцесійності серійних рослинних угруповань. У цій адаптивності інтегруються особливості їхніх екоелементів, кожен з яких як індивід або група має той чи інший рівень толерантності до певного з факторів. Провідні екологічні фактори – трофічність, рослинна придатність у цілому, зволоженість, температурна ритміка визначають стан ценопопуляцій і є сутнісними в їхньому існуванні, формують поліморфізм екоелементів.

У рослинних (у тому числі серійних) угрупованнях ценопопуляції диференціюються за рівнями їхньої насиченості угруповання та ценотичних функцій. Чисельність, щільність, ценотична значущість ценопопуляцій змінюються в межах фаз і стадій розвитку рослинного угруповання.

На ценотичному рівні таксономічну ємність рослинних, у тому числі серійних, угруповань (Шанда, 1996) слід уточнено характеризувати як ценопопуляційну, маючи на увазі, що вид може бути представлений інколи двома ценопопуляціями в угрупованні. Ценопопуляційна ємність за своєю сутністю є спряженою з поняттям «ценофонд», яке визначає число ценотипів, тобто рослин, екоелементів різних ценопопуляцій, для яких характерні певні ценотичні функції. Ценопопуляція не завжди може бути представлена одним ценотипом; за Л. Г. Раменським (1952), вона може мати широкі екологічні можливості на основі її внутрішнього поліморфізму та генетичної гетерогенності.

Велика множинність морфологічних форм (цено-, феноморфозів) є обмеженою видовою фенотипічною нормою реакції, це стосується особливо розмірів тіла та його варіативних форм, включаючи гігантизм і нанізм, або таких особливостей розвитку тіл, як неотенія. Поняття «феноморфоз» є ширшим за термін «ценоморфоз», тому що характеризує певні зміни екоелементів на фоні всієї сукупності умов.

Ценопопуляціям рослинних серійних угруповань властиві всі характерні ознаки та властивості популяцій як внутрішньовидових одиниць: розмірність кількісна та просторова, розміщення або розподіл у 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 у ценопопуляціях рослинних серійних угруповань визначається особливостями ецезису (анемо-, зоо-, антропо-, загалом алохорії), екотопічними та ценотичними особливостями, взаємодіями рослин, які можуть визначати виживання діаспор і утримання рослин, що проникають в угруповання своєї екологічної позиції. Як при формуючому, так і при перебудовчому сингенезі розміщення рослин у просторі угруповання може бути дифузним, рівномірним, здебільшого нерівномірним, дифузно-лінійним або дифузно-смугоподібним, при цьому переривистим і суцільним, смугасто-плямистим, фронтально-дифузним, велико- та дрібноплямистим, мозаїчним, розірвано-фрагментарним, зональним, серединним, крайовим, віялоподібним, деревоподібним, комбінованим тощо. Різномісний 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 популяціохорія, 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 з різних угруповань можуть змішуватися на основі обміну діаспорами, обновляючи свій екоелементний склад, змінюючи їхні співвідношення і відповідно стан і розвиток ценопопуляції. У цьому плані можна розглядати внутрішньоценопопуляційні явища та процеси як автогенез, алогенез ценопопуляцій.

Ценопопуляції рослинних серійних угруповань можуть бути інвазійно (ецезисно) залежні, екотопічно, трофо-, термо-, фото-, хеміо-, оро- та субстратозалежними, ценотично залежними від взаємодії з іншими ценопопуляціями. Це обумовлює їхній стан й екотопічний та біотичний відбір екоелементів (внутрішньоценопопуляційних форм), за їх індивідуальною та груповою мінливістю.

У теорії популяційної екології рослинних серійних угруповань можна визначити декілька концепцій: 1) субстратну, стосовно дискретності, поліморфізму складу та будови ценопопуляцій; 2) функціональну, що визначає систему взаємодій внутрішньо- та міжценопопуляційних, прояви ценотичної ролі екоелементів ценопопуляцій, їхнього саморегулювання, адаптованості; 3) динамічну, у межах якої досліджуються та осмислюються зміни в ценопопуляціях, переформування екоелементів; 4) еволюційну, що визначається рухом ценопопуляцій за фазами та стадіями розвитку угруповання та їхньої сукцесійності.

У субстратній концепції екології ценопопуляцій слід окремо виділити її конструктивну частину стосовно просторової організованості, горизонтальної та вертикальної будови. Інтегративна концепція ценопопуляційної екології поєднує в собі (інтегрує) на новій якісній основі основні положення попередніх концепцій.

ВИСНОВКИ

Популяційна екологія рослинних серійних угруповань відзначається багатьма особливостями внутрішньопопуляційних і міжпопуляційних явищ і процесів. Вона має будуватися на певних концептуальних засадах. Типологічна періодична система ценопопуляцій має в своїй основі критерії розвитку, адаптивності, тривалості їхнього існування. Вона є прогнозно-діагностичною для розвитку теоретичних і прикладних досліджень.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Бигон М.** Экология / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таузенд. – М. : Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. – Т. 1. – 628 с.
Риклефс Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М. : Мир, 1979. – 424 с.
Сукачев В. Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии / В. Н. Сукачев // Вопросы ботаники. – М. ; Л., 1954. – Вып. 1. – С. 291-309.

- Сукачев В. Н.** Основы лесной биогеоценологии / В. Н. Сукачев. – М. : Наука, 1964. – 564 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.** Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, К. В. Готов. – М. : Наука, 1973. – 274.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 327 с.
- Хлизіна Н. В.** До теорії сингенезу та літофільних сукцесій / Н. В. Хлизіна // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д. : ДНУ, 2006. – Вип. 10. – С. 42-52.
- Хлизіна Н. В.** Сингенез і літофільні угруповання та сукцесії в теоретичному висвітленні / Н. В. Хлизіна // Грунтознавство. – 2004. – Т. 5, № 3-4. – С. 63-69.
- Царик И. В.** Популяционный подход в фитоценологии / И. В. Царик, Г. Г. Жилиев // Биол. науки. – 1989. – № 11. – С. 83-90.
- Шанда В. І.** Хаос: реальність і об'єкт теорії рослинних угруповань / В. І. Шанда // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Д. : ДГУ, 1996. – С. 89-96.

Надійшла до редколегії 27.08.09