

## ДИНАМІКА ІНДИВІДУАЛЬНИХ ПАРАМЕТРІВ І СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЇ *CALAMAGROSTIS EPIGEIOS* (L.) ROTH (*POACEAE*) У ПЕРВИННІЙ СУКЦЕСІЇ НА ТЕХНОГЕННИХ СУБСТРАТАХ СІРЧАНИХ РОДОВИЩ ЛЬВІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ

Володимир Михайлович Білонога

Білонога В. М. Динаміка індивідуальних параметрів і структури популяції *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (*Poaceae*) у первинній сукцесії на техногенних субстратах сірчаних родовищ Львівської області // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2012. – Том 3(10), № 1 – С. 31-40. – ISSN 2220-03087.

Сукцесійні зміни структурно-функціональної організації фітоценозу безпосередньо пов'язані з динамічними процесами всередині популяцій. Перебудова взаємостосунків між популяціями супроводжується змінами їхніх демографічних параметрів – щільності, фітомаси, просторової структури, співвідношення вікових груп, а також способів самопідтримання. У клональних видів на індивідуальному рівні відбуваються зміни характеру перерозподілу ресурсів між над- і підземною частинами організму та окремими парціалами. У *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth протягом первинної сукцесії від інвазії до розквіту та маргіналізації популяції в ценозі відбуваються зміни онтогенезу, загальмовується інтенсивність прегенеративного періоду розвитку. Завдяки горизонтальній алокації ресурсів роль вегетативного розмноження є визначальною, як і участь прегенеративної вікової групи у самопідтриманні популяції.

**Ключові слова:** сукцесія, популяція, онтогенез, *Calamagrostis epigeios*

Сукцесії є однією з найпоширеніших форм динаміки фітоценозів і розглядаються як процес незворотних трансформацій в угрупованні, які полягають у поступовій зміні одних ценозів іншими в межах певної території (Миркин, 1985; Одум, 1986) без огляду на природу ініціюючих її (сукцесію) чинників. Сукцесія після досягнення врівноваженості між біотою та абіотичним середовищем, а також між біотичними компонентами угруповання, завершується формуванням термінального ценозу з достатньо стабільними параметрами – продуктивністю, потоками енергії та речовини, біомасою. Такий стан системи підтримується через компенсаторну популяційну динаміку, яка спрямована на досягнення негативної коваріантності між конкурентними видами в угрупованні (Ernest, Brown, 2001).

Трансформація рослинних угруповань відбувається згідно з певними закономірностями, які відображають механіку сукцесії (Миркин, 1985). Перебіг змін може бути детермінований різними чинниками, мати різну спрямованість, тривалість, але рівнем таких перебудов завжди є популяції рослин, що формують фітоценоз. Тобто, сукцесійні зміни структурно-функціональної організації фітоценозу безпосередньо пов'язані з динамічними процесами всередині популяцій. Перебудова взаємостосунків між популяціями супроводжується змінами їхніх демографічних параметрів. Головно це стосується щільності, просторової структури, співвідношення вікових груп, а також способів самопідтримання, життєздатності тощо. Зміни таких групових параметрів

відбуваються в межах окреслених як зовнішніми чинниками, так і еколого-біологічними властивостями конкретного виду. Одночасно з перебудовою внутрішньо- та міжпопуляційних стосунків на індивідуальному рівні відбуваються зміни характеру перерозподілу ресурсів між над- та підземною частинами рослинного організму (Boldt et al., 2010) чи окремими парціалами у клональних видів (Gloser V., Kosvancova, Glöser J., 2007; Ikegami, Whigham, Werger, 2008). Такий перерозподіл між напівавтономними утвореннями у гетерогенному середовищі забезпечує їм морфологічну пластичність і, відтак, максимальну ефективність використання ресурсів, інтенсивний розвиток і можливість індивідуальної спеціалізації (Price, Marshall, 1999).

Вивчення взаємозалежності особливостей індивідуального розвитку й поведінки та структурно-функціональної організації популяції в процесі трансформації рослинного покриву в ході первинної сукцесії було метою цього дослідження.

### Матеріали та методика досліджень

Об'єктом досліджень був обраний *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth – вид, який формує ценотичне ядро серійних рослинних угруповань на відвалах різних типів субстратів (Білонога, 1989; Vaasch, Tischew, Bruehlheide, 2008), починаючи від піонерного етапу. *Calamagrostis epigeios* – багаторічник, поширений на різних типах ґрунтів з різним режимом зволоження у Лісовій та Лісостеповій зонах. У межах ареалу є співдомінантом низки злакових асоціацій (Злаки України, 1977). Вид вегетативно рухливий, інтенсивно освоює первинні субстрати, де часто домінує на кореневищних етапах заростання. Гемікриптофіт – бруньки поновлення формуються в основі вкорочених міжвузлів у зоні зміни напрямку росту пагону з плагіотропного в ортотропний (Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1962).

Вивчали особливості онтогенезу *C. epigeios*, чисельність і запаси надземної фітомаси ценопопуляції, запаси підземних кореневищ на послідовних етапах первинної сукцесії на відвалах сірковидобувних підприємств у Яворівському районі та околицях м. Новий Розділ Львівської області. Здійснена оцінка участі кожної з вікових груп у формуванні чисельності та фітомаси ценопопуляції.

Біологічна продуктивність серійних фітоценозів, облік запасів підземних спеціалізованих органів розмноження вивчали на основі традиційних методик (Работнов, 1960, 1966; Макаревич, 1969). Базові популяційні та онтогенетичні дослідження проводили стаціонарними методами на постійних трансектах на різновікових відвалах, сформованих з неогенових глинистих відкладів. Для вивчення онтогенезу використовували метод фіксованих особин. Для морфологічного аналізу кожного вікового стану відкопували 25-30 особин; для оцінки біометричних параметрів від 30 до 100. Вікові стани кунічника наземного виділяли на основі кількісних та якісних параметрів відповідно до методик, які широко використовують в популяційній екології (Воронцова, Жукова, 1976; Смирнова и др., 1976; Ulanova, 2000). Спрямованість первин-

них сукцесій на субстратах, видобутих на денну поверхню в ході розробки покладів сірки, вивчали на основі порівняння структурно-функціональної організації рослинних угруповань на відвалах різного віку та за багаторічними безпосередніми спостереженнями за динамікою популяцій ценозоутворювальних видів рослин на пробних ділянках.

### Результати досліджень та їх обговорення

Заростання первинних субстратів техногенних елементів ландшафту в досліджених умовах можна розділити на кілька послідовних етапів, які різняться за життєвою формою видів ценотичного ядра угруповання. У межах таких етапів за доміантним видом були виділені окремі стадії розвитку фітоценозу. В одному з найпоширеніших варіантів сукцесії виділені піонерний (I), кореневищний (II), кореневищно-дернинний (II-III) і дернинний (III) етапи. У межах кореневищного етапу – стадії *Tussilago farfara* L. (IIт) і *Calamagrostis epigeios* (IIс) (Рис. 1). Сукцесія супроводжується поступовим формуванням структурованого рослинного угруповання з чіткою тенденцією до збільшення продуктивності, щільності, стабільності видового складу (Білонога, 1989). Малолітні монокарпічні ценофоби витісняються багаторічними видами з тривалим онтогенезом, спроможними поєднувати різні типи розмноження та самопідтримання популяцій.

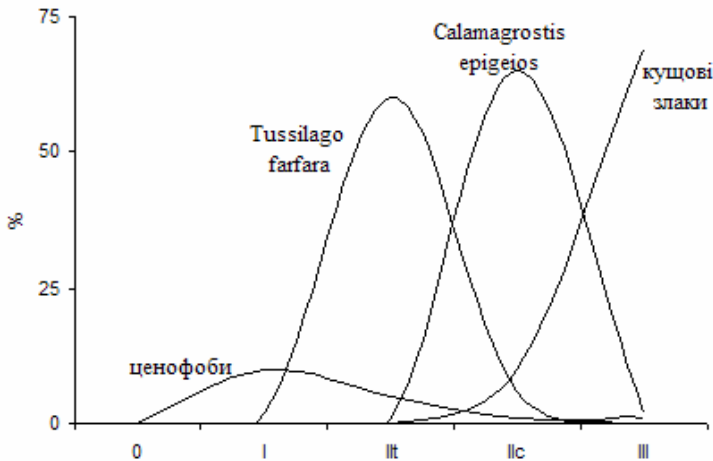


Рис. 1. Структура проективного вкриття на послідовних етапах і стадіях сукцесії: I – піонерний етап, IIт – стадія *Tussilago farfara* L., IIс – стадія *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, III – дернинний етап.

*Calamagrostis epigeios* – за типом біоморфи вид явнополіцентричний. Дочірні парціальні утворення материнська особина спроможна самостійно формувати вже у прегенеративному періоді від моменту закріплення віргінільних ознак. В умовах дослідження самодостатність дочірніх парціальних утворень може досягатися протягом одного вегетаційного періоду, проте фі-

зичний зв'язок з материнською особою звичайно зберігається протягом кількох сезонів.

У ході сукцесії участь *C. epigeios* у ценозі змінюється хвилеподібно, досягаючи максимуму на кореневищному етапі заростання. Домінантне становище виду формується доволі швидко – протягом 5-7 років. Натомість згасання популяції є процесом довготривалим і, залежно від умов, може тривати 15-20 років і більше. Протягом сукцесії змінюється співвідношення щільності (N) та надземної фітомаси (M) популяції *C. epigeios* (Рис. 2). Оптимальних для популяції значень цей показник, ймовірно, набуває в період абсолютного домінування виду в ценозі (Makinde et al., 2009). Максимальним співвідношення M/N є в період освоєння популяцією території відвалу й становить 5,7. Протягом сукцесії, внаслідок посилення внутрішньопопуляційної та міжвидової конкуренції, цей показник знижується до 1,7 на стадії Пс, та 1,4 на дернинному етапі.

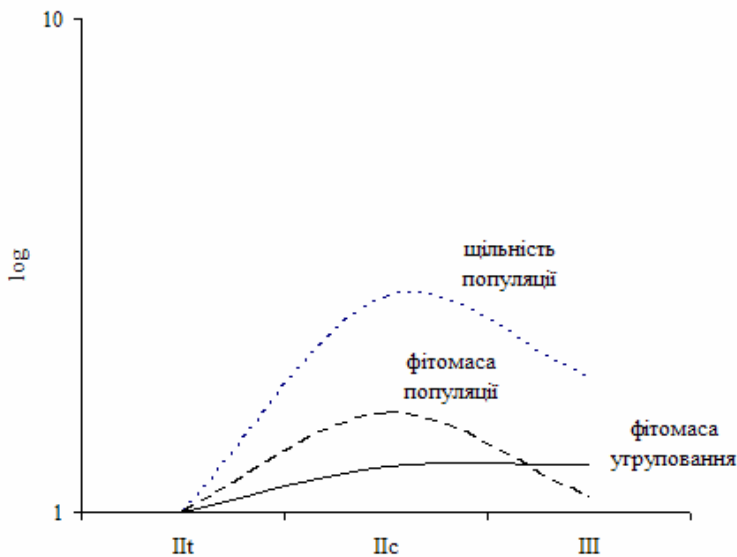


Рис. 2. Динаміка щільності та фітомаси популяції *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth на послідовних етапах і стадіях сукцесії: Пт – стадія *Tussilago farfara* L., Пс – стадія *Calamagrostis epigeios*, III – дернинний етап.

Функціонування популяції в конкретних умовах, її питома чисельність і фітомаса значною мірою визначаються співвідношенням особин, які перебувають на різних етапах розвитку й по-різному впливають на демографічні процеси (Gatsuk et al., 1980). Тобто, популяція може бути поділена на класи особин, між якими розділені певні навантаження щодо демографії популяції, а демографічні зміни є наслідком перебудов у матрицях таких перехідних класів (de Kroon, van Groenendaal, Ehrlén, 2000) або вікових груп.

Враховуючи кількісні параметри та якісні ознаки, які традиційно застосовуються під час класифікації вікових станів вегетативно рухливих видів рослин, було виокремлено 9 вікових груп. Для оцінки демографічних проце-

сів та особливостей функціонування популяції *C. epigeios* в угрупованнях сукцесійного ряду на неогенових мергелистих глинах найбільш інформативними виявилися вікові групи від іматурних до субсенільних особин. Іматурні рослини (im) з 1-2 екзовагінальними пагонами до 30 см заввишки; перехід у наступну вікову групу в особин вегетативного походження здійснюється протягом 2-3 місяців, у насіннєвого – залежно від умов росту – протягом поточного вегетаційного періоду або наступного року. У віргінільних рослин (v) налічується до 5 листків нормальних розмірів та форми. Вегетативних пагонів у дернинці та спеціалізованих підземних пагонів звичайно 1-2. Тривалість віргінільного стану від 5 місяців до двох років. У молодих генеративних рослин ( $g_1$ ) 1-3 вегетативних і 1 (зрідка 2) генеративний пагін. Особина утворює до 5 підземних пагонів, які забезпечують зв'язок з дочірніми парціальними кущами. Тривалість стану в умовах дослідження – 1-2 роки. Середньовіковим генеративним особинам ( $g_2$ ) характерна наявність 2-3 вегетативних і до 7 генеративних пагонів. Зв'язок з материнською особиною втрачається. Тривалість стану – 2-3 роки. У старих генеративних рослин ( $g_3$ ) число пагонів зменшується до 1-2 вегетативних і 1-3 генеративних; кількість підземних кореневищ 2-4. Тривалість стану – 1-2 роки. Втрата здатності утворювати генеративні та спеціалізовані підземні пагони вказує на перехід рослини у субсенільну (ss), а домінування процесів розпаду над формуванням нових структур – у сенільну вікову групи (s).

Від моменту інвазії до формування відносно стабільного рослинного покриву *C. epigeios* зазнає змін, які стосуються особливостей індивідуального розвитку та істотних трансформацій базових демографічних параметрів. Протягом сукцесії – від піонерного до дернинного етапів, з базового типу онтогенезу, який включає усі виділені вікові стани, поступово випадає зрілий генеративний. Зменшується тривалість старого генеративного та постгенеративних станів, збільшується кількість випадків тимчасової втрати здатності утворювати генеративні пагони.

Найбільша амплітуда змін чисельності протягом сукцесії характерна для групи віргінільних особин, яка досягає максимальних значень у період цілковитого домінування популяції у ценозі. Можна припустити, що роль віргінільних особин і вегетативного розмноження у регуляторних процесах є визначальною. Натомість генеративна група є більш консервативною, зберігаючи провідні позиції у демографічних процесах на початку сукцесії та після втрати домінантної ролі *C. epigeios* в угрупованні (Рис. 3).

Встановлено, що тривалість існування цілісної мережі парціальних кущів, яка об'єднує різновікові утворення, може перевищувати тривалість окремих вікових станів. Особини часто змінюють свій віковий статус, зберігаючи фізіологічний зв'язок з материнською та/або дочірніми рослинами. При цьому, підземні кореневища в *C. epigeios* виконують головно комунікативну й регенераційну роль, а нагромаджувальна є вторинною (Gloser V., Kosvancova, Glaser J., 2007). Згідно з дослідженнями (Ikegami, Whigham, Werger, 2008), поліцентричні рослини спроможні до горизонтальних компен-

саторних алокацій між раметами. У результаті, менші за розміром рамети можуть отримувати більше ресурсів на одиницю маси. Таким чином, стимулюється розвиток парціальних утворень, які ростуть в умовах дефіциту ресурсів, і особин прегенеративної групи. У випадку *C. epigeios* це іматурні та віргінільні особини вегетативного походження. Це пояснює високі темпи індивідуального розвитку цих вікових станів і домінування у вікових спектрах віргінільних особин вегетативного походження протягом сукцесії. Попри істотні втрати ценотичних позицій на дернинному (завершальному в нашому випадку) етапі заростання у популяції їх частка є стабільно великою – до 20%.

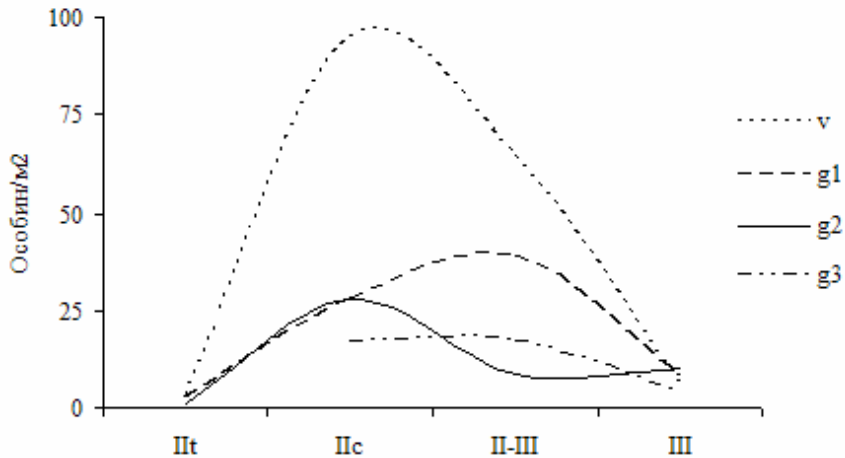


Рис. 3. Динаміка чисельності базових вікових груп *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth на послідовних етапах і стадіях сукцесії: IIт – стадія *Tussilago farfara* L., IIс – стадія *Calamagrostis epigeios*, II-III – кореневищно-дернинний етап, III – дернинний етап.

Певним підтвердженням наявності горизонтальної алокації ресурсів між материнською та дочірніми раметами може слугувати характер зміни запасів надземної фітомаси особин різних вікових станів (Рис. 4).

Збільшення сумарної щільності фітоценозу і, відповідно, посилення внутрішньої популяційної та міжпопуляційної конкуренції за ресурси, зумовлює зменшення маси особин усіх вікових груп. Водночас, у іматурних і віргінільних особин на тлі зниження інтенсивності вегетативного розмноження та сповільнення онтогенезу, цей показник виявився найбільш консервативним. Натомість, зрілі генеративні особини, роль яких у продукуванні дочірніх рамет є найвагомішою, протягом сукцесії зменшували надземну фітотому найістотніше – у 3-6 разів. Загалом, особини усіх генеративних станів мають подібний характер щодо зміни надземної фітомаси. Результати наших досліджень узгоджуються з дослідженнями інших авторів (Březina et al., 2006), які дійшли висновку, що руйнування фізичного зв'язку між раметами провокує зменшення фітомаси дочірньої рамети та знижує її здатність до утворення спеціалізованих кореневищ. Натомість, материнські зрілі генеративні особини фітотому не зменшують, оскільки є цілковито автономними.

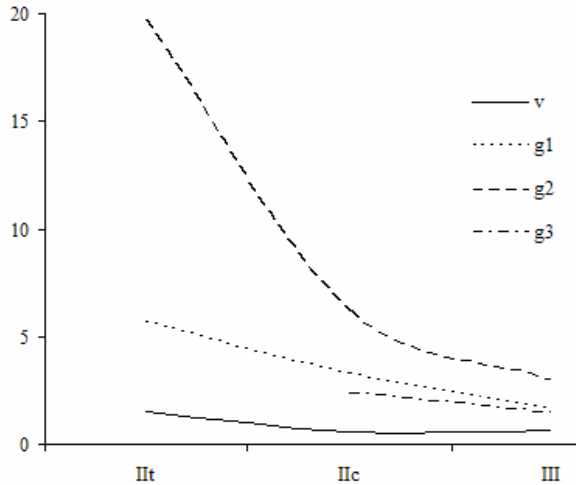


Рис. 4. Динаміка маси особин базових вікових груп на послідовних етапах сукцесії: IIт – стадія *Tussilago farfara* L., IIс – стадія *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, III – дернинний етап.

Для усіх вікових станів трансформація фітоценозу протягом сукцесії від моменту домінування *C. epigeios* супроводжується не тільки зменшенням габітусу та маси, але й зменшенням інтенсивності формування підземних кореневищ (Рис. 5). Протягом кореневищного етапу заростання визначальною у вегетативному розмноженні є роль віргінільних і зрілих генеративних особин. На дернинному етапі ключовими у вегетативному пропагуванні залишаються переважно генеративні особини.

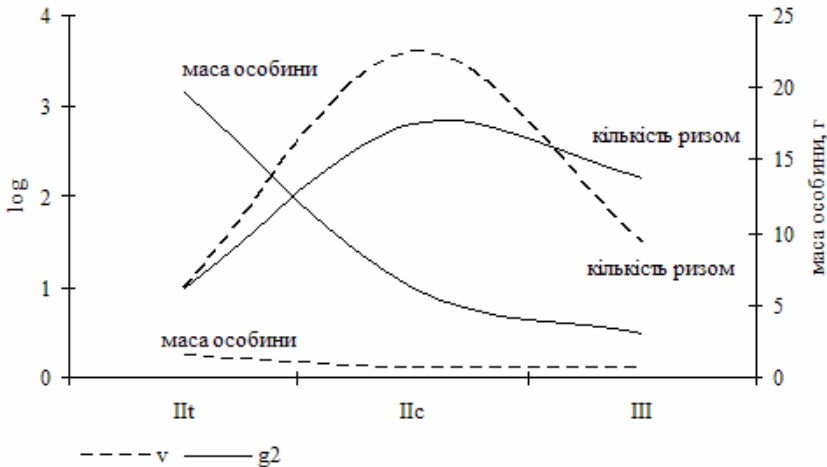


Рис. 5. Динаміка маси віргінільних і генеративних ( $g_3$ ) особин та кількості сформованих ними кореневищ (log) у ході сукцесії: IIт – стадія *Tussilago farfara* L., IIс – стадія *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, III – дернинний етап.

### Висновки

Трансформація структурно-функціональної організації популяцій кло-нальних видів рослин під впливом зовнішніх чинників має у своїй основі їхню здатність змінювати характер горизонтального перерозподілу ресурсів. Така пластичність алокації ресурсів у гетерогенному середовищі дозволяє популяції *Calamagrostis epigeios* максимально ефективно використовувати доступні ресурси й утримувати відповідну для конкретних умов організацію. Завдяки перерозподілу забезпечується оптимальна демографічна структура (у тому числі вікова), тип розмноження та спосіб самопідтримання популяції. Роль різних вікових груп у демографічних процесах не є сталою, а змінюється залежно від стану конкретної популяції та від еколого-ценотичних умов загалом.

- 
- БІЛОНОГА В. М. Рослинність відвалів сірчаних родовищ Львівської області // Укр. ботан. журн. – 1989. – 46, № 1. – С. 26-29.
- ВОРОНЦОВА Л. И., ЖУКОВА Л. А. Биоморфологические особенности и возрастная структура ценопопуляций плотнотравянистых злаков // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 107-129.
- ЗЛАКИ УКРАИНЫ. – К.: Наук. думка, 1977. – 519 с.
- МАКАРЕВИЧ В. Н. О методике изучения продуктивности надземной массы мелкозлаково-разнотравного луга // Проблемы ботаники. – 1969. – Вып. II. – С. 183-189.
- МИРКИН Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
- ОДУМ Ю. Экология. Т. 2. – М.: Мир, 1986. – 376 с.
- РАБОТНОВ Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Наука, 1960. – 2. – С. 20-128.
- РАБОТНОВ Т. А. Изучение травянистых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М., 1966. – С. 299-312.
- СМИРНОВА О. В., ЗАУГОЛЬНОВА Л. Б., ТОРОПОВА Н. А., ФАЛИКОВ Л. Н. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – I. – С. 14-43.
- ФЕДОРОВ А. А., КИРПИЧНИКОВ М. Э., АРТЮШЕНКО З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 350 с.
- VAASCH A., TISCHEW S., BRUELHEIDE H. Long-term monitoring of sandy dry grassland in a post-mining landscape // 6th European Conference on Ecological Restoration Ghent, Belgium. – 2008. – P. 1-4.
- BOLDT K. M., FRITSCH S., SCHNEIDER B.-U., HÜTTL R. F. Characterization of root growth dynamics in the initial phase of soil development – linking 3D sampling and minirhizotrone observations // XVIII International Conference on Water Resources. – CMWR 2010. – J. Carrera (Ed). – CIMNE, Barcelona, 2010. – P. 1-8.
- BŘEZINA S., KOUBEK T., MÜNZZBERGOVÁ Z., HERBEN T. Ecological benefits of integration of *Calamagrostis epigeios* ramets under field conditions // Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. – Vol. 201. – Issue 6. – 2006. – P. 461-467.
- ERNEST S. K. M., BROWN J. H. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability // Ecology. – 82 (8). – 2001. – P. 2118-2132.



- GATSUK L. E., SMIRNOVA O. V., VORONTZOVA L. I., ZAUGOLNOVA L. B., ZHUKOVA L. A. Age states of plants of various forms: a review // Journal of Ecology. – 68. – 1980. – P. 675-696.
- GLOSER V., KOSVANCOVA M., GLOSER J. Regrowth dynamics of *Calamagrostis epigeios* after defoliation as affected by nitrogen availability // Biologia plantarum. – 51 (3). – 2007. – P. 501-506.
- IKEGAMI M., WHIGHAM D. F., WERGER M. J. A. Optimal biomass allocation in heterogeneous environments in clonal plant – Spatial division of labor // Ecological modeling. – 213. – 2008. – P. 156-164.
- DE KROON H., VAN GROENENDAEL J., EHRLÉN J. Elasticities: a review of methods and model limitations // Ecology. – 81 (3). – 2000. – P. 607-618.
- MAKINDE S. C. O., SURUKITE O. O., ANTHONY O. B., RACHAEL O. S. Effects of intrapopulation competition on morphological and agronomic characters of Jute plant (*Corchorus olitorius* L.) // Journal of Basic and Applied Sciences. – Vol. 5. – N. 1. – 2009. – P. 1-6
- PRICE E. A. C., MARSHALL C. Clonal plants and environmental heterogeneity. An introduction to the proceedings // Plant ecology. – 141. – 1999. – P. 3-7.
- ULANOVA N. G. Plant age stages during succession in woodland clearings in Central Russia // Proceedings IAVS Symposium. – 2000. – P. 80-83.

**ДИНАМИКА ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ПАРАМЕТРОВ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ *CALAMAGROSTIS EPIGEIOS* (L.) ROTH (*POACEAE*) В ХОДЕ ПЕРВИЧНОЙ СУКЦЕССИИ НА ТЕХНОГЕННЫХ СУБСТРАТАХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ СЕРЫ ЛЬВОВСЬКОЙ ОБЛАСТИ**

В. М. БИЛОНОГА

Сукцессионные изменения структурно-функциональной организации фитоценоза непосредственно связаны с динамическими процессами внутри популяций. Перестройка взаимоотношений между популяциями сопровождается изменениями их демографических параметров – плотности, фитомассы, пространственной и возрастной структуры, а также способов возобновления. У клональных видов на индивидуальном уровне наблюдаются изменения характера перераспределения ресурсов между надземной и подземной сферами, а также между парциалами. У *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth на протяжении первичной сукцессии – от инвазии до максимального развития и затухания популяции в сообществе, изменяется онтогенез, замедляется интенсивность прегенеративного периода развития. Благодаря горизонтальной аллокации ресурсов роль вегетативного размножения является определяющей, равно как и участие особей прегенеративного возрастного периода развития в самоподдержании популяции.

**Ключевые слова:** сукцессия, популяция, онтогенез, *Calamagrostis epigeios*

**THE DYNAMICS OF THE INDIVIDUAL PARAMETERS AND POPULATION STRUCTURE OF THE *CALAMAGROSTIS EPIGEIOS* (L.) ROTH (*POACEAE*) DURING THE PRIMARY SUCCESSION ON EXCAVATED SUBSTRATES BY SULFUR MINING COMPANY IN LVIV REGION**

V. M. BILONOHA

Changes of structural and functional organization of plant communities during initial successions are linked with dynamic processes inside the populations. Transformation of relations between species

accompanies with changes of their population demography – thickness, spatial and age structure, and phytomass, and renewal modes. During primary succession – from invasion through maximum development to decreasing in community – *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth changes an ontogeny, reduces of energy of the development on pregenerative stage. Due to ability of horizontal allocation of resources the importance of clonal propagation becomes defining as well as role of pregenerative age period for self-sustainability.

**Key words:** succession, population, ontogeny, *Calamagrostis epigeios*

Надійшла 19.06.2012

Прийнята до друку 04.09.2012

БІЛОНОГА В. М. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026, Україна; e-mail: v\_bilonoha@ukr.net

BILONOHA V. M. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: v\_bilonoha@ukr.net