

САМОРЕГУЛЯЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ РОСЛИН У ХОДІ ПЕРВИННОЇ СУКЦЕСІЇ

Володимир Михайлович Білонога

Білонога В. М. Саморегуляція популяцій рослин у ході первинної сукцесії // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2013. – Том 4(11), № 1. – С. 9-20. – ISSN 2220-3087.

Трансформація структурно-функціональної організації фітоценозу взаємопов'язана з динамічними процесами, які відбуваються на популяційному рівні ценозоутворювальних видів рослин. Змінюється щільність, запаси фітомаси, просторова та вікова структури, характер самопідтримання. Спрямованість та амплітуда таких перебудовчих процесів визначається особливостями біоморфи й життєвою стратегією конкретного виду. На індивідуальному рівні відбуваються зміни характеру вертикального, а в поліцентричних видів, і горизонтального перерозподілу ресурсів. Мобільність ресурсів визначає тип стратегії та еколого-ценотичну пластичність виду. Горизонтальна алокація ресурсів у клональних рослин є ключовим фактором у забезпеченні самопідтримання популяції в гетерогенних умовах існування.

Ключові слова: сукцесія, популяція, онтогенез, саморегуляція

Трансформація структурно-функціональної організації фітоценозу, без огляду на її причини та спрямованість, пов'язана з динамічними процесами всередині популяцій, які формують це рослинне угруповання (Ernest, Brown, 2001). Ста новлення та зміни взаємостосунків між популяціями в ценозі супроводжуються перебудовою їхньої демографічної структури – чисельності, щільності, співвідношення вікових груп, особливостей самопідтримання та просторової структури. Характер таких змін, у свою чергу, залежить від біологічних особливостей конкретного виду. Особливості життєвої форми, розмноження та онтогенезу впливають на спосіб перерозподілу ресурсів на індивідуальному рівні й визначають структурно-функціональну організацію популяції загалом (Gloser, Kosvancova, Gloser, 2007; Ikegami, Whigham, Werger, 2008; Boldt, Fritsch, Schneider et al., 2010). Це зумовлює різну морфологічну пластичність вегетативно рухливих і моноцентричних видів, їхню життєву стратегію в гетерогенному середовищі (Price, Marshall, 1999). Відтак, вивчення особливостей індивідуального розвитку, демографічної структури популяції видів різних життєвих форм і стратегій на послідовних етапах первинної сукцесії є актуальним.

Матеріали та методика досліджень

Об'єктом досліджень були популяції видів рослин різних життєвих форм і типів стратегії, які входять до складу фітоценозів різного рівня організації. У нашому випадку це *Tussilago farfara* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Festuca pratensis* Huds., *Poa pratensis* L., *Agrostis tenuis* Sibth. – види, які формують ценотичне ядро серійних рослинних угруповань на відвалах третинних мергелистих і четвертинних глин, а також четвертинних пісків (Білонога,

2012), що утворилися внаслідок гірничовидобувної діяльності під час розробки сірчаних родовищ у Львівській області (Україна). Метою досліджень було вивчення особливостей їх самопідтримання та регуляції.

На відвалах різних типів субстратів було вивчено особливості онтогенезу модельних видів рослин на послідовних етапах сукцесії, щільність ценопопуляцій, запаси надземної фітомаси та підземних кореневищ для вегетативно рухливих видів, насінневу продуктивність. Здійснено оцінку участі кожної з вікових груп у демографічній структурі, формуванні щільності та фітомаси ценопопуляції.

Під час досліджень продуктивності серійних фітоценозів і запасів підземних спеціалізованих органів розмноження використано традиційні методики (Работнов, 1960, 1966; Макаревич, 1969). Онтогенез вивчали методом фіксованих особин. Морфологічний аналіз кожного вікового стану проводили на основі кількісних та якісних параметрів відповідно до методик, які використовуються в популяційній екології (Воронцова, Жукова, 1976; Смирнова, Заугольнова, Торопова и др., 1976; Ulanova, 2000). Напрямок первинних сукцесій визначали на основі порівняння структурно-функціональної організації рослинних угруповань на відвалах різного віку.

Класифікацію життєвої форми модельних видів проводили з урахуванням особливостей морфогенезу особин – характеру розташування окремих структурних елементів кореневої системи та пагонів, їх морфологічної дезінтеграції, а також послідовних фаз морфогенезу як сумарної характеристики змін структури особин у ході онтогенезу (Смирнова, Заугольнова, Торопова и др., 1976).

Результати досліджень та їх обговорення

Ценозоутворювальні види серійних фітоценозів первинних сукцесій на відвалах сірчаних родовищ належать у своїй більшості до групи багаторічників явнополіцентричних зі здатністю до вегетативного розмноження (наприклад, *Agrostis tenuis*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex hirta*, *Poa pratensis*, *Tussilago farfara*), а також моноцентричних з можливою неспеціалізованою пізньою партикуляцією (у т. ч. *Festuca pratensis*).

Саморегуляція популяцій рослин визначається багатьма чинниками – як екзогенними, так й ендегенними. Кількість генеративних пагонів, суцвіть і квіток, насіннева продуктивність і способи розповсюдження насіння та плодів, які разом формують генеративну сферу, мають велике значення для самопідтримання популяції. Проте, у багатьох випадках самопідтримання популяції може забезпечуватися виключно вегетативним розмноженням.

Відповідно до еколого-ценотичних умов популяція намагається утримувати рівновагу та самодостатність через перерозподіл енергії між генеративною чи вегетативною сферами. Це проявляється у змінах маси органів генеративного й вегетативного розмноження. Свідченням алокації є кількість і розміри генеративних пагонів, суцвіть чи квіток, спеціалізованих кореневищ і бруньок поновлення на них (Малиновський, Білонога, 2003; Царик, Кияк, Дмитрах та ін., 2004).

Сингенетичні сукцесії на первинних субстратах сірчаних родовищ Передкарпаття, сформованих з геологічних порід різного віку й властивостей, спрямовані на формування доволі стабільних рослинних угруповань з поступовим збільшенням продуктивності, щільності, проективного вкриття та біотичного різноманіття. Структурно-функціональна організація серійних фітоценозів поступово набуває стабільності, швидкість змін сповільнюється.

Становлення й розвиток рослинного покриву можна розділити на кілька послідовних етапів, які різняться за панівною в угрупованні біоморфою, та стадій – за домінантним видом. Найтиповіший варіант сукцесії на третинних глинах включає піонерний (I), кореневищний (II), кореневищно-дерновинний (II-III) і дерновинний (III) етапи. У межах кореневищного етапу було виділено стадії *Tussilago farfara* (II_t) і *Calamagrostis epigeios* (II_c). На четвертинних глинах, агроекологічні параметри яких є сприятливішими, піонерний етап може випадати з сукцесійного ряду, а сукцесія реалізується у стисліші терміни. Формування рослинного покриву на піщаних відкладах часто уповільнюється на кореневищному етапі. При цьому, в усіх варіантах сукцесія супроводжується поступовим формуванням структурованого рослинного угруповання з чіткою тенденцією до збільшення продуктивності, щільності, стабільності видового складу (Білонога, 2012). Малолітні монокарпічні ценофоби заміщуються багаторічними видами з тривалим онтогенезом, спроможними поєднувати різні типи розмноження та самопідтримання популяцій. Окрім базових, існує декілька варіантів сукцесії, які зумовлені локальними екологічними умовами та наявним техногенним чи антропогенним навантаженням.

Tussilago farfara – типовий експлерент, у досліджених умовах ініціює процеси заростання первинних субстратів різного типу. Вид належить до складу сингенетичних угруповань на різних ценотичних позиціях – від едифікатора на піонерному етапі, співдомінанта – на кореневищному й до асектатора – на дерновинному. *T. farfara* є типовим партикулюючим довгокореневищним трав'яним полікарпіком. За типом біоморфи це явнополіцентричний вид з ранньою дезінтеграцією. Спеціалізовані підземні плагіотропні пагони особи не спроможні утворювати, починаючи з віргінільного стану.

Домінантного становища вид досягає надзвичайно швидко (протягом 2-3 років). Надалі поступово втрачає свої ценотичні позиції на користь довгокореневищних видів. У досліджених умовах це найчастіше *Calamagrostis epigeios*. Збільшення частки кущових злаків має наслідком майже цілковиту маргіналізацію *Tussilago farfara* в рослинному покриві. У процесі інвазії на відвали вид активно застосовує два типи розмноження. Зі зміною ценотичної структури фітоценозу на користь *C. epigeios* у популяції *T. farfara* акценти поступово зміщуються на користь вегетативного розмноження. На етапах домінування кущових злаків насіннєве розмноження стає епізодичним і практично не відіграє у самопідтриманні ценопопуляції істотної ролі. Від моменту становлення до практичної елімінації з угруповання насіннєва продуктивність стабільно зменшується. Проте, за рахунок високої щільності популяції та життєвості репродуктивних особин вид може підтримувати достатньо високий

урожай насіння на початкових етапах сукцесії. Надалі цей показник лише зменшується (рис. 1).

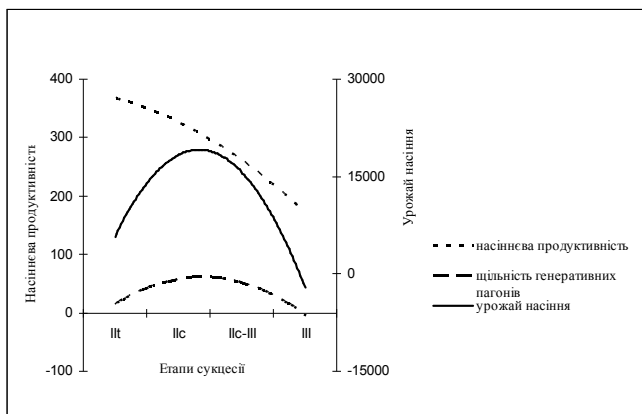


Рис. 1. Динаміка насінневої продуктивності й врожаю насіння *Tussilago farfara* L. протягом сукцесії (log).

Посилення в ценозі позицій кущових злаків звужує реалізовану нішу *T. farfara* й призводить до ресурсних втрат на індивідуальному рівні. Надземна фітомаса базових вікових груп зменшується на різних субстратах у 2-4 рази (рис. 2). Як наслідок, знижується здатність особин до формування спеціалізованих кореневищ. Тобто, підвищення конкуренції в угрупованні зумовлює втрати на індивідуальному рівні, які ценопопуляція не може компенсувати шляхом збільшення своєї чисельності. У результаті під час сукцесії роль *T. farfara* в ценозі знижується до епізодичної.

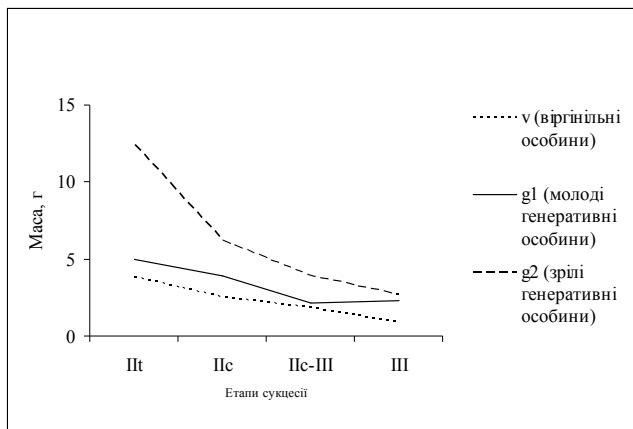


Рис. 2. Динаміка надземної фітомаси ключових вікових груп у популяції *Tussilago farfara* L. протягом сукцесії.

Домінантом наступного етапу розвитку угруповання є *Calamagrostis epigeios*. Протягом 5-7 років популяція виду досягає максимуму у своєму розвитку, формуючи на різних субстратах до 25-60% надземної фітомаси

угруповання. Період домінування популяції є довготривалим, може тривати 15-20 чи більше років і залежить від багатьох чинників – фізико-механічних властивостей субстрату, ефективності інвазії кущових видів, поточного антропогенного навантаження.

Урожай насіння досягає максимуму в період домінування виду й надалі демонструє поступове зменшення. При цьому насіннева продуктивність зменшується постійно, а сумарна продукція насіння визначається головно високою щільністю генеративних особин і сумарною кількістю генеративних пагонів у ценопопуляції (рис. 3).

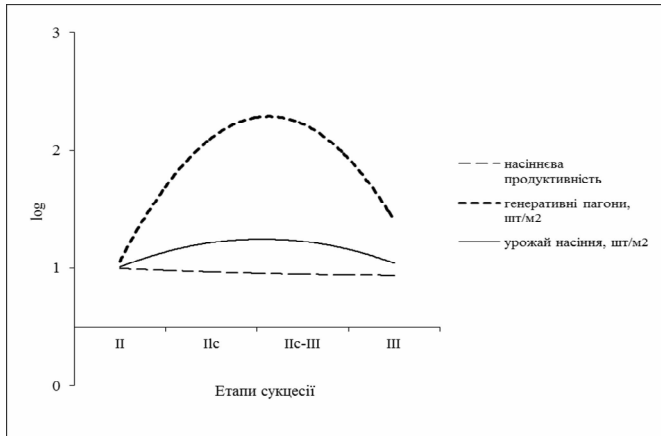


Рис. 3. Динаміка репродуктивних параметрів *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth у ході сукцесії.

Посилення між- і внутрішньовидової конкуренції в ході сукцесії у ценопопуляції *Calamagrostis epigeios* ініціює зміну акцентів у розподілі ресурсів (Білонога, 2012). На тлі загального зменшення надземної фітомаси й, у тому числі, кількості генеративних пагонів, збільшуються запаси спеціалізованих підземних кореневищ. Вегетативне розмноження стає базовим для самопідтримання популяції (рис. 4). Домінантне становище *C. epigeios* досягається збільшенням чисельності популяції за рахунок зменшення надземної фітомаси особин віргінільної та генеративної груп, які спроможні утворювати спеціалізовані кореневища.

Втрата монодомінантної позиції *Calamagrostis epigeios* на користь кущових злаків *Agrostis tenuis*, *Poa pratensis*, *Festuca pratensis* та інших ініціює дерновинний етап сукцесії. *Agrostis tenuis* – явнополіцентричний багаторічник з ранньою спеціалізованою партикуляцією. Спеціалізовані підземні пагони можуть утворюватись при досягненні материнською особоною статусу віргінільної. Це стосується особин насінневого й вегетативного походження.

Однак, збереження цілісності материнського та дочірніх утворень і забезпечення горизонтального перерозподілу ресурсів дозволяє особинам вегетативного походження раніше досягати здатності утворювати спеціалізовані органи вегетативного розмноження, швидше переходити в ранг генеративних.

У досліджених умовах вид доволі активно проникає до складу суцесійних угруповань на різних типах субстрату, надаючи перевагу вологим місцевиростанням (рис. 5).

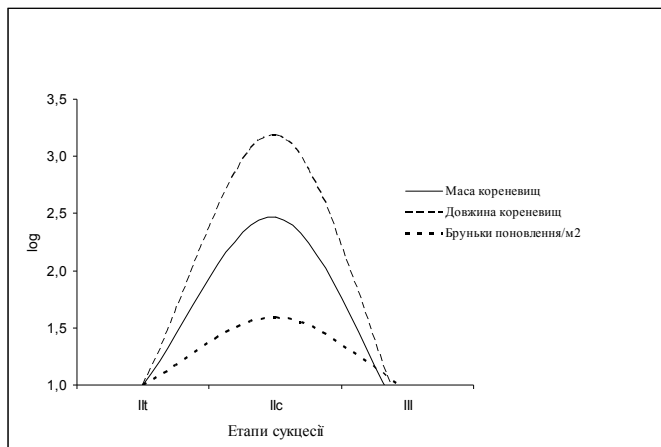


Рис. 4. Динаміка параметрів сфери спеціалізованого вегетативного розмноження *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth протягом суцесії.

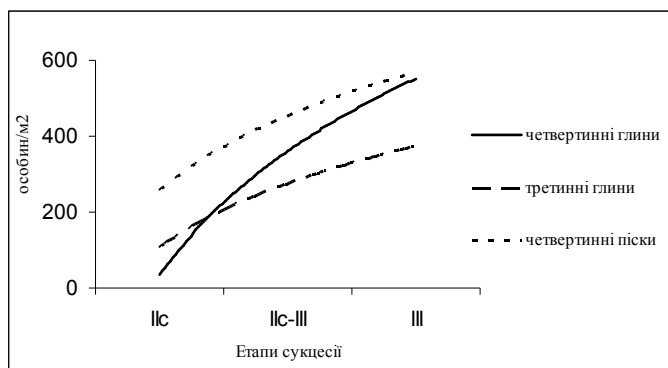


Рис. 5. Динаміка щільності ценопопуляції *Agrostis tenuis* Sibth. на різних типах субстрату (log).

Генеративне розмноження є визначальним лише в період проникнення виду на первинний субстрат. Надалі висока смертність підросту зводить до мінімуму роль насінневого самопідтримання у ценопопуляції. Спеціалізоване вегетативне розмноження є базовим у формуванні демографічної структури популяції та забезпеченні її самодостатності, хоча його інтенсивність дещо зменшується в ході суцесії (рис. 6).

Poa pratensis є типовим лучним видом, співдомінантом багатьох лучних асоціацій. Згідно з класифікацією І. Г. Серебрякова (1962) – багаторічний полікарпик, утворює невеликі щільні дернини з повзучими кореневищами. За типом біоморфи належить до групи явнополіцентричних видів з повною ранньою спеціалізованою партикуляцією. У старих особин можлива неспеціалізована

дезінтеграція. У першому випадку відбувається вегетативне розмноження за допомогою плагіотропних підземних пагонів з формуванням особи рівня віргінільної. Значна довжина таких спеціалізованих органів (до 35 см) сприяє інтенсивному розростанню. Від початку сукцесії до формування зімкненого рослинного покриву ценопопуляція *Poa pratensis* поступово збільшується в чисельності та щільності, трансформується вікова структура. Змінюються спрямованість алокації ресурсів на індивідуальному рівні й, відповідно, акценти у способах розмноження. При цьому в екстремальних умовах динаміка цих процесів є виразно повільнішою. Наприклад, щільність популяції на третинних глинах збільшується, у середньому, від 3,3 особин/м² – на кореневищному етапі (стадія *Tussilago farfara*) до понад 480 – на дерновинному. На пісках і супіщаних субстратах цей показник, головню за рахунок вегетативного розмноження, досягає співмірних значень уже на етапі Пс-III (рис. 7).

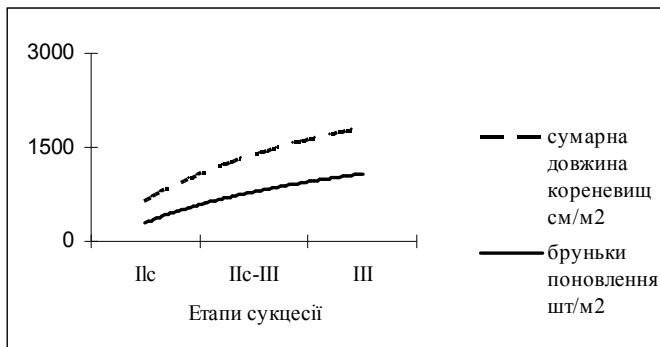


Рис. 6. Динаміка параметрів сфери спеціалізованого вегетативного розмноження *Agrostis tenuis* Sibth. (log).

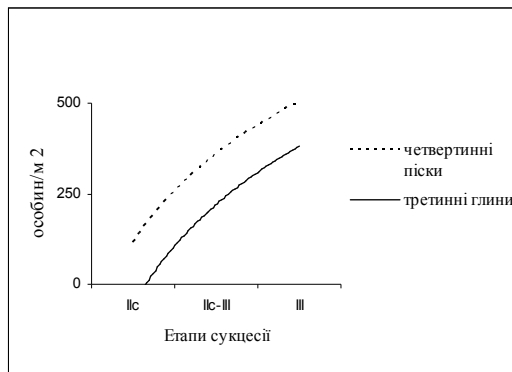


Рис. 7. Сукцесійний тренд щільності популяції *Poa pratensis* L. на різних типах субстрату (log).

Зміни на індивідуальному рівні, які супроводжують демографічні трансформації у популяції загалом, стосуються онтогенезу, перерозподілу ресурсів на рівні особи чи між клонами. Зокрема, зменшується надземна фітомаса особин. Це актуально для віргінільної та, особливо, для генеративних груп (рис. 8).

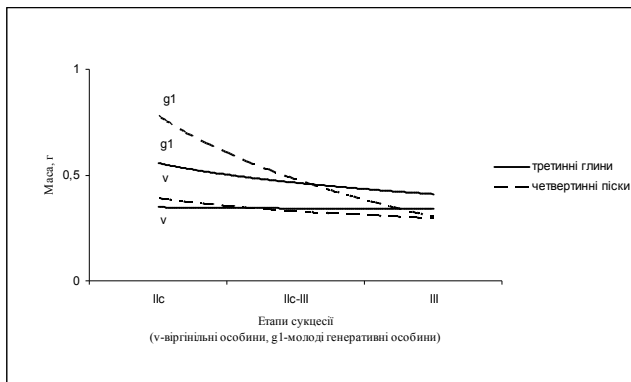


Рис. 8. Динаміка надземної фітомаси особин ключових вікових груп *Poa pratensis* L. у ході сукцесії (log).

Віргінільні особини вегетативного походження, завдяки збереженню функціональних зв'язків з материнськими клонами є більш життєвими, швидше переходять у ранг генеративних. Загалом, ця вікова група становить до 40-60% від загальної чисельності й 50-65% надземної фітомаси ценопопуляції на різних типах субстрату.

Плодоношення у досліджених умовах є стабільним з виразними тенденціями до зменшення насінневої продуктивності протягом сукцесії, що, однак, з надлишком компенсується збільшенням у структурі популяції генеративних особин і щільності популяції загалом. Урожай насіння з моменту проникнення виду на техногенні субстрати стабільно збільшувався. Агроекологічні параметри субстрату при цьому істотно впливають на особливості динаміки насінневої продуктивності та врожаю насіння (рис. 9).

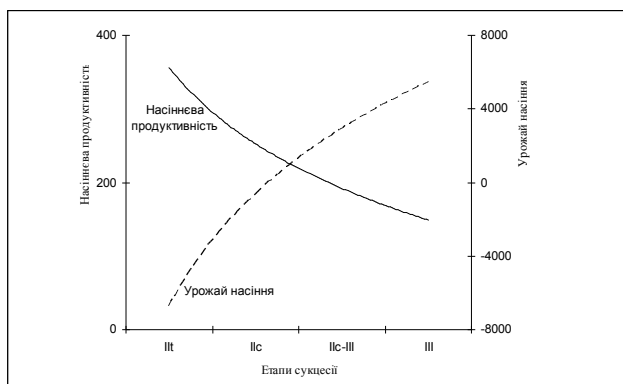


Рис. 9. Динаміка насінневої продуктивності та врожаю насіння *Poa pratensis* L. протягом сукцесії на третинних мергелистих глинах (log).

Спеціалізоване вегетативне розмноження є визначальним як для захоплення первинних субстратів, так і для утримання доволі високого ценотичного становища популяції *Poa pratensis* протягом сукцесії. Сумарна довжина

спеціалізованих підземних пагонів і кількість бруньок поновлення на них збільшуються протягом сукцесії, проте інтенсивність збільшення невпинно сповільнюється відповідно до стабілізації ценотичної структури угруповання (рис. 10).

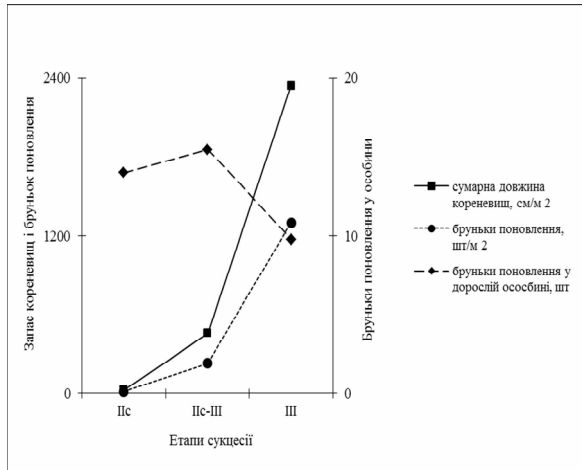


Рис. 10. Динаміка параметрів сфери спеціалізованого вегетативного розмноження *Poa pratensis* L.

Динаміка співвідношення чисельності дорослих особин у популяції і кількості точок вегетативного розмноження має дещо іншу спрямованість. Поряд із цим, аналіз вікової структури, чисельності ценопопуляції та особливостей онтогенезу свідчать про поступове вирівнювання траєкторії демографічних показників і параметрів спеціалізованої сфери вегетативного розмноження.

Прикметною ознакою переходу сукцесії від кореневищного етапу до дерновинного є збільшення в рослинному покриві частки *Festuca pratensis*. Згідно з класифікацією І. Г. Серебрякова (1962), вид належить до нещільнокущових моноцентричних трав'яних багаторічників. Дезінтеграція материнської особини є неспеціалізованою й відбувається головним чином у постгенеративний період унаслідок відмирання центральної частини дернини. Самопідтримання *F. pratensis* здійснюється виключно насіннєвим розмноженням. Порівняно висока щільність ценопопуляції підтримується за рахунок життєвості віргінільних і генеративних особин, які формують демографічне ядро популяції. На відміну від вегетативно рухливих видів протягом дослідженого часового відтинку сукцесії надземна фітомаса цих вікових груп, а також кількість генеративних пагонів на репродуктивних особинах, збільшувалася в 2-3,5 рази (рис. 11).

На відміну від вегетативно рухливих видів, насіннєва продуктивність і врожай насіння *F. pratensis* збільшуються, незважаючи на збільшення загальної щільності угруповання. При цьому, реальний урожай насіння збільшився у 2,9 рази, головню завдяки збільшенню у віковому спектрі частки генеративних особин і кількості генеративних пагонів.

Адекватна еколого-ценотичним умовам демографічна структура й фітомаса популяцій модельних видів забезпечувалася перерозподілом ресурсів на

індивідуальному та груповому рівнях до досягнення певного балансу між щільністю та розміром особин. Популяції різних типів біоморф і стратегій виявили відмінні механізми забезпечення своїх ценотичних позицій протягом сукцесії (рис. 12). Для типових експлерентів характерним є поступове зменшення надземної фітомаси особин на тлі збільшення щільності популяції. У видів з помірною вегетативною рухливістю й, особливо, у моноцентричних видів співвідношення фітомаси ценопопуляції до її щільності залишалось сталим (*Agrostis tenuis*, *Poa pratensis*) або істотно збільшувалося (*Festuca pratensis*).

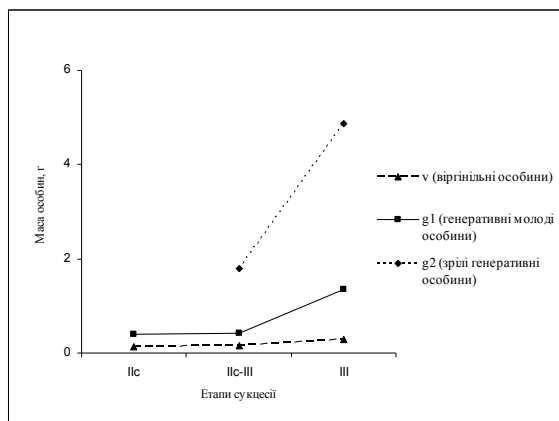


Рис. 11. Динаміка фітомаси особин ключових вікових груп *Festuca pratensis* Huds. у ході сукцесії.

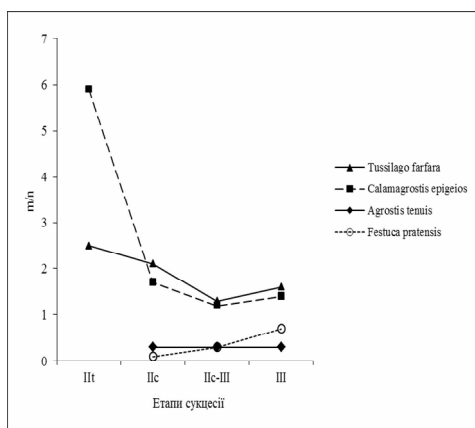


Рис. 12. Динаміка співвідношення маси (m) і щільності (n) популяцій домінантних видів рослин протягом сукцесії.

Висновки

Протягом первинної сукцесії популяції видів різних типів біоморф і життєвих стратегій для досягнення рівноваги реагують на трансформацію ценотичних умов зміною демографічних параметрів – головно щільністю та віковою

структурою. Саморегуляція здійснюється за рахунок перерозподілу енергетичних ресурсів у межах окремих особин і клональних утворень. Види експлерентного типу стратегій (як правило вегетативно рухливі поліцентричні за типом біоморфи) високу щільність популяції компенсують зменшенням маси окремих особин базових вікових груп – віргінільних і генеративних. При цьому, вегетативне розмноження є визначальним. Насіннева продуктивність стабільно зменшується, а відносно високий урожай насіння певний час забезпечується високою щільністю популяції. Надалі, втрата домінантних позицій у ценозі знаменується зменшенням урожаю насіння. К- і S-стратегі (у нашому випадку моноцентричні багаторічні полікарпічні види) або види перехідних типів життєвих стратегій за зменшення щільності популяції в ході сукцесії зберігають або збільшують надземну фітомасу базових вікових груп. Ценотичні позиції популяції утримуються завдяки високій життєвості базових вікових груп. На відміну від типових експлерентних видів, співвідношення маси ценопопуляції до її щільності в ході сукцесії є сталою або дещо збільшується.

- БЛОНОГА В. М. Динаміка індивідуальних параметрів та структури популяції *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (*Poaceae*) у первинній сукцесії на техногенних субстратах сірчаних родовищ Передкарпаття // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2012. – Т. 3(10). – № 1. – С. 31-40.
- ВОРОНЦОВА Л. И., ЖУКОВА Л. А. Биоморфологические особенности и возрастная структура ценопопуляций плотнодерновинных злаков // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 107-129.
- МАКАРЕВИЧ В. Н. О методике изучения продуктивности надземной массы мелкозлаково-разнотравного луга // Проблемы ботаники. – 1969. – Вып. II. – С. 183-189.
- МАЛИНОВСЬКИЙ А. К., БЛОНОГА В. М. Кореляції морфометричних параметрів рослин на популяційному рівні // Наук. записки державного природознавчого музею. – Львів, 2003. – Т. 18. – С. 157-168.
- 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.
- СЕРЕБРЯКОВ И. Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
- 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.
- ЦАРИК Й. В., КИЯК В. Г., ДМИТРАХ Р. І., БЛОНОГА В. М. Генеративне розмноження популяцій рослин високогір'я Карпат як ознака їхньої життєздатності // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2004. – Вип. 36. – С. 50-56.
- 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.
- 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.

- 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.
- 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.

САМОРЕГУЛЯЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ РАСТЕНЬ В ХОДЕ ПЕРВИЧНОЇ СУКЦЕСІЇ

В. М. БИЛОНОГА

Трансформація структурно-функціональної організації фітоценозу взаємопов'язані з динамічними процесами, що відбуваються на популяційному рівні ценозообразуючих видів рослин. Змінюється щільність, запаси фітомаси, просторова і вікова структури, характер саморегуляції. Амплітуда і напрямленість таких процесів залежать від типу біоморфи і життєвої стратегії конкретного виду. На рівні індивіда відбуваються зміни характеру вертикального, а у поліцентричних видів – також і горизонтального перерозподілу ресурсів, що і визначає еколого-ценотичну пластичність виду. Горизонтальна аллокація ресурсів у клональних рослин є ключовим фактором у саморегуляції популяції в гетерогенних умовах середовища.

Ключевые слова: сукцессия, популяция, онтогенез, саморегуляция

AUTOREGULATION OF PLANT POPULATIONS ON PRIMARY SUCCESSION

V. M. BILONOHA

Transformation of structural and functional organization of phytocoenosis on primary successions is interrelated with dynamic processes on population level. Density, phytomass stores, spatial and age structure, and character of self-regulation are changed. The amplitude and direction of these processes depends on the biomorphs and life strategy of particular species. At the individual level, there is a change of the vertical and horizontal (for polycentric plants) reallocation of resources, which defines the ecological and coenotic plasticity of species. Horizontal allocation of resources in clonal plants is a key factor in the self-regulation of populations in heterogeneous environment.

Key words: succession, population, ontogeny, autoregulation

Надійшла 12.03.2013

Прийнята до друку 09.05.2013

БИЛОНОГА 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