

С.П. ЖУКОВ, Н.М. МОРОЗОВА

Донецький ботанічний сад НАН України
просп. Ілліча, 110, Донецьк, 83059, Україна

РІЗНОМАНІТНІСТЬ ДЕЯКИХ ФІТОСИСТЕМ З РІЗНИМ РІВНЕМ ЦІЛІСНОСТІ

Ключові слова: різноманітність, фітосистеми, сукцесія, цілісність, рівні керування.

Останнім часом у світі велика увага приділяється збереженню біорізноманітності на всіх рівнях організації живого. Це пов'язано і з теоретичним розвитком даної проблеми, що визначає розуміння її значущості. І.Г. Смелянов, узагальнивши багато фактів, розробив «принцип альтернативної різноманітності», характерний для структурно-функціональної організації екосистем: «...функциональная устойчивость системы обусловлена компенсаторным альтернативным изменением разнообразия в структуре взаимодействующих подсистем...», з чого випливає, що «...любое изменение разнообразия в структуре управляющей подсистемы будет вызывать противоположно направленное изменение разнообразия в управляемой(ых) подсистеме(ах)» [4, с. 83]. Механізми такої регуляції, на думку автора, охоплюють різні рівні організації живого, що розглядається на багатьох прикладах, переважно на представниках вищих тварин, тобто на прикладі систем із найвищим ступенем цілісності, досягнутої у процесі еволюції.

Проте цікавим є також питання про те, в якій мірі наскільки виконується цей принцип у системах різного ступеня цілісності і на різних рівнях ієрархії керуючих систем. Зокрема, рослини є модульним організмом (тобто складаються з відносно незалежних у своєму розвитку елементів — модулів) [1] з низьким розвитком інтеграційних систем порівняно з тваринами. На ценотичному рівні інтеграції цих систем у процесі сукцесії рослинних угруповань їхня системна цілісність підвищується в основному під впливом матеріально-енергетичних потоків. Інформаційні потоки у зв'язку з прикріпленням засобом існування тут не відіграють такої помітної ролі, як в угрупованнях тварин. Однак у найрозвинутіших ценозах їхня цілісність не досягає ступеня організменості [3].

Мета нашої роботи — виявлення, по-перше, динаміки біорізноманітності під час збільшення цілісності рослинних угруповань у ході сукцесії і, по-друге, зв'язку різноманітності на різних рівнях керуючих систем рослинних організмів.

Матеріал і методи дослідження

Об'єктами дослідження були сукупність фітоценозів, що розвивалися в умовах природного заростання відвалів вугільних шахт Донбасу, а також природні популяції *Abies alba* Mill. в Українських Карпатах.

У процесі вивчення рослинності відвалів шахт розроблено математичну модель сукцесії як ряд описів угруповань, ординованих за ступенем сформованості, а на підставі кількісних критеріїв їх розділено на три стадії сукцесії [5, 6]. Для розрахунку індексів різноманітності використовували групи із 30 описів, віднесених до першої (I) і третьої (III) стадій сукцесії, та групи із 60 описів на початку (IIa), в середині (IIb) і кінці (IIc) другої стадії сукцесії, найбільш представленої в рослинності відвалів, а також узагальнено дані за 180 описами для усєї другої (II) стадії.

Хоча неможливо змінювати різноманітність рослин на різних рівнях керуючих систем, але це можна зробити з популяціями одного виду, що відрізняються різноманітністю керуючих систем, і простежити, наскільки узгоджено змінюється ця різноманітність на різних рівнях від популяції до популяції. Для цього використано дані за чотирма популяціями ялици білої: самбірської, осмолдської, говерлянської, бредулецької, для яких за допомогою ізоферментного аналізу встановлено різноманітність ферментних систем [8], тісно пов'язаних з вищою керуючою системою організму — генетичною [9], і вивчено різноманітність морфологічних параметрів керованих систем: розміру крилаток насіння та їхнього забарвлення [7, 10]. Для дослідження різноманітності ферментних систем визначали частку кожного алельного варіанта в 21 проаналізованому локусі 10 ферментних систем. У розрахунку показників різноманітності за забарвленням крилаток за різновид приймали основні кольори крилаток, визначені за шкалою А.С. Бондарцева [2], а в розрахунках за морфологічними даними застосовували диференціальний підхід, що виключає потребу визначення діапазонів ознак, які можна було б використовувати як фени. Для цього діапазон варіювання ознак розбили на порівняно велику кількість (8—16) невеликих інтервалів, які приймали за різновиди, тобто кожен потенційний фен був розділений на групу діапазонів, які аналізували окремо, що знімало проблему визначення меж. У розрахунках використовували пакети програм «MS Excel 97» і «Statgraphics 2.1». На підставі вищезазначених даних обчислювали рекомендовані різними авторами індекси різноманітності — Шеннона (Шеннона—Уівера) і Сімпсона та їх вирівняність [1, 4, 11]. Статистичні параметри розподілу в рядах показників різноманітності на різних стадіях і підстадях сукцесії, що відображають зміни біорізноманітності зі збільшенням цілісності угруповання, представлені в табл. 1.

Результати досліджень та їх обговорення

Як можна було припустити, у ході сукцесії угруповань відвалів шахт різноманітність постійно збільшується, оскільки виявлена заключна стадія сукцесії ще не наблизилась до клімаксу. Це спостерігали щодо всіх вивчених показників — як від стадії до стадії, так і від її початку до закінчення, крім вирівняності за Сімпсоном. При цьому ряди показників різноманітності характеризувалися зменшенням діапазонів варіювання, а часто і зниженням стандартного відхилення та помилки. Це також можна пов'язати зі зростанням цілісності угруповань і відповідним зменшенням впливу випадкових

Таблиця 1. Параметри розподілу показників різноманітності фітоценозів різної щільності

Показник	Індекс Сімпсона															Видове багатство, S					
	Різноманітність, D					Вирівняність, E					Видове багатство, S					Видове багатство, S					
	I	IIa	IIb	IIc	II	III	I	IIa	IIb	IIc	II	III	I	IIa	IIb	IIc	II	III			
Стадія сукцесії	1,95	2,22	3,03	3,46	2,90	3,87	0,39	0,30	0,25	0,23	0,26	0,20	5,17	8,40	12,60	15,58	12,19	21,03			
Середнє, M	1,18	1,26	1,61	1,83	1,65	2,14	0,18	0,21	0,13	0,12	0,16	0,13	1,68	3,48	3,48	4,24	4,75	5,80			
Станд. відх., σ	1,00	1,01	1,05	1,29	1,01	1,29	0,15	0,09	0,06	0,08	0,06	0,07	2,00	2,00	5,00	5,00	2,00	10,00			
Мінімум	6,37	6,20	8,02	9,01	9,01	10,66	1,00	1,00	0,70	0,63	1,00	0,63	9,00	16,0	23,0	26,0	26,00	36,00			
Максимум	0,22	0,16	0,21	0,24	0,21	0,39	0,03	0,03	0,02	0,02	0,02	0,02	0,22	0,45	0,45	0,55	0,90	1,06			
Станд. помилка, m	0,49**	0,26*	0,34**	0,31*	0,42**	0,09	-0,19	-0,5**	-0,18	-0,3*	-0,4**	-0,36									
Rs																					
	Індекс Шеннона																				
	Різноманітність, H					Вирівняність, J					Видове багатство, S										
Стадія сукцесії	I	IIa	IIb	IIc	II	III	I	IIa	IIb	IIc	II	III	I	IIa	IIb	IIc	II	III			
Середнє, M	0,65	0,85	1,23	1,40	1,16	1,57	0,40	0,42	0,49	0,52	0,47	0,52	5,17	8,40	12,60	15,58	12,19	21,03			
Станд. відх., σ	0,47	0,54	0,50	0,46	0,54	0,46	0,25	0,26	0,18	0,16	0,21	0,15	1,68	3,48	3,48	4,24	4,75	5,80			
Мінімум	0,01	0,05	0,17	0,51	0,05	0,51	0,01	0,02	0,06	0,19	0,02	0,18	2,00	2,00	5,00	5,00	2,00	10,00			
Максимум	1,82	1,97	2,27	2,31	2,30	2,42	1,00	1,00	0,86	0,85	1,00	0,85	9,00	16,0	23,0	26,0	26,00	36,00			
Станд. помилка, m	0,09	0,07	0,06	0,06	0,08	0,08	0,05	0,03	0,02	0,02	0,04	0,03	0,22	0,45	0,45	0,55	0,90	1,06			
Rs	0,48**	0,43**	0,44**	0,39**	0,55**	0,34	0,21	0,04	0,18	0,04	0,17	0,01									

Примітки: R_s – коефіцієнт кореляції індексів різноманітності з видовим багатством; *R_{0,05}, **R_{0,01}.

факторів на їх структуру, наприклад випадкового складу піонерних видів внаслідок острівного розташування відвалів шахт.

Також були обчислені індекси різноманітності Сімпсона для стадій сукцесії відвалів за траплянням видів в угрупованнях, тобто відразу для серії описів, а не для окремих фітоценозів у межах стадій, як у табл. 1. Внаслідок цього вирівняність відбиває і β -різноманітність. Від першої до третьої стадії різноманітність збільшувалася від 4,6 до 7,0 і 11,7, а вирівняність на другій стадії знижувалась: 0,92; 0,54; 0,56. За даними табл. 1 вирівняність індексу Сімпсона монотонно зменшувалась і від стадії до стадії, і упродовж другої стадії. Для характеристики β -різноманітності використано індекс частотної насиченості, який становить 25,4; 14,6 і 27,7 на першій — третій стадіях сукцесії. Загальна кількість видів на третій стадії (77) дещо менша, ніж на другій (85) [5, 6].

Порівнявши усі ці факти можна дійти висновку, що на першій стадії мало-видові угруповання формує невелика кількість видів, які з рівною ймовірністю випадково потрапляють у фітоценози відвалів. На другій стадії кількість видів збільшується, але внаслідок початку домінування кількох видів в усіх і окремих угрупованнях вирівняність знижується. На третій стадії збільшуються кількість видів у фітоценозах і ступінь їх домінування, але самі домінуючі види та угруповання є різноманітнішими. За індексом Шеннона, на відміну від індексу Сімпсона, до закінчення другої стадії визначається зростання вирівняності з наступною стабілізацією.

Хоча звичайно вирівняність за цими індексами змінюється подібно [1], у нашому разі спостерігалася інша картина. Можливо, різні індекси потребують різних вихідних даних, наприклад не щодо чисельності видів, а їхнього проективного покриття. Це аналогічно тому, як під час визначення частки площі, зайнятої видом у ценозі, за його розташуванням уздовж трансекти, краще використовувати середньоквадратичні, а не середньоарифметичні значення. Чи для оцінки різноманітності краще застосовувати трапляння, що відбиває також розподіл видів у просторі, який в іншому випадку залишається неврахованим.

Цікавим є питання про те, яким є зв'язок між індексами різноманітності і видовим багатством S , тобто наскільки впливає на них додаткова інформація стосовно S . Для цього в табл. 1 показано кореляції індексів різноманітності з видовим багатством на відповідних стадіях сукцесії. Різноманітність за Шенноном має вищі значення кореляції і незначну позитивну кореляцію за вирівняністю. Вирівняність за Сімпсоном корелює з видовим багатством негативно, що можна пояснити вищою ймовірністю знаходження видів із різним ступенем рясності у серійних угрупованнях при більшому числі видів, оскільки навіть остання, третя, стадія сукцесії рослинності відвалів приблизно відповідає лише кореневищно-пирійній стадії у природних ценозах.

Оцінити різноманітність абіотичних факторів у досліджених системах можна, виходячи з того, що розвиток фітоценозу спрямований на зниження впливу на нього зовнішніх факторів [4, 12], тобто на простеженому інтервалі

Таблиця 2. Різноманітність на різних рівнях керуючих систем *Abies alba*

Показник різноманітності	Різноманітність у природних									
	Фермент				Довжина крилаток				Ширина	
	О	Б	С	Г	О	Б	С	Г	О	Б
<i>S</i>	39	49	42	47	11	12	10	13	6	7
<i>D</i>	23,56	24,64	24,41	24,82	7,23	8,07	7,84	8,22	3,58	4,01
<i>E</i>	0,60	0,50	0,58	0,53	0,6	0,81	0,59	0,75	0,60	0,57
<i>H</i>	5,11	6,71	6,14	6,84	2,14	2,27	2,17	2,27	1,50	1,62
<i>J</i>	1,40	1,72	1,64	1,78	0,89	0,91	0,94	0,89	0,84	0,83

Примітка: О — осмолодська, Б — бредулецька, С — самбірська, Г — говерлянська популяції;

підвищення цілісності суцесійних угруповань виконується правило альтернативної різноманітності.

Дані, що відбивають різноманітність на різних рівнях керуючих систем, представлені в табл. 2. Ферментні системи займали вищий рівень у цій ієрархії, а інші знаходилися під їх керуючим впливом, можливо, на різних чи однакових рівнях, однак відносно незалежно. Причому навіть на рівні ферментних систем оцінка різноманітності за кількістю аельних варіантів (що відповідає видовому багатству) значною мірою змінювалася у разі переходу до індексів, які враховують також і вирівняність у розподілі ознак. Перше місце за різноманітністю звичайно займає говерлянська популяція, а відстає — осмолодська, що відповідає історичним обставинам їхнього розвитку [8]. Якщо аналізувати за зростанням значення індексів різноманітності для вивчених популяцій, то на кожному рівні керування послідовність популяцій зберігалася. Вирівняність індексів також подібно змінювалася.

Для точнішої оцінки зв'язку різноманітності на різних рівнях керуючих систем обчислено коефіцієнти кореляції між ними (табл. 3). У середньому найбільш стабільні і високі значення кореляції з генетичною керуючою системою мало забарвлення крилаток. Це можна пов'язати з меншим впливом вибірковості дослідження у цьому випадку, ніж для ферментних систем, що охоплюють 39—49 білків із сотень чи тисяч можливих, або з відсутністю штучності при визначенні різновидів як у методичному підході до встановлення різноманітності для керуючих систем, що детермінують розміри частин рослин. Оскільки є дані стосовно лише чотирьох популяцій, то довірчий інтервал визначення кореляцій невисокий навіть для коефіцієнтів, близьких до одиниці. Тому, мабуть, не варто надавати великого значення окремим високим значенням кореляції, наприклад, між довжиною крилаток і впливом ферментних систем. У середньому низький зв'язок з іншими рівнями має товщина насіння, бо вона скоріше визначається надходженням поживних речовин. У цьому разі картину, яку легше інтерпретувати, дав індекс Сімпсона, тому що важко пояснити низьку кореляцію між різноманітністю за довжиною і за шириною крилаток, навіть нижчу, ніж у цих же показників з товщиною насіння.

популяція									
крилаток		Товщина насіння				Забарвлення крилаток			
С	Г	О	Б	С	Г	О	Б	С	Г
7	7	8	9	8	8	8	10	9	13
5,26	4,60	6,01	5,55	5,94	6,31	3,78	5,30	6,57	8,77
0,75	0,66	0,75	0,62	0,74	0,79	0,47	0,53	0,73	0,67
1,76	1,70	1,90	1,89	1,90	1,93	1,59	1,87	2,01	2,34
0,90	0,87	0,91	0,86	0,91	0,93	0,76	0,81	0,92	0,91

S, D, E, H, J – див. у табл. 1.

У 2003 р. був зібраний матеріал ще в чотирьох карпатських популяціях *A. alba*, і за вже отриманими результатами можна припустити існування впливу зовнішніх факторів на співвідношення різноманітності на різних рівнях керування. Також додатково були проаналізовані нові ферментні системи, що могло дещо змістити акценти у визначенні різноманітності на цьому рівні. Кореляція індексів різноманітності на рівні ферментів і забарвлення крилаток за вісьмома популяціями становила $-0,03$ (за Сімпсоном), $-0,2$ (за Шенноном), $0,39$ (за кількістю різновидів). Проте окремо за новими популяціями кореляція дорівнювала, відповідно, $-0,31$, $-0,54$ і $0,31$. А для тогорічних популяцій кореляції залишилися позитивними ($0,51$; $0,46$; $0,45$, відповідно). Хоча важко оцінити ступінь різноманітності впливу клімату, але, з урахуванням підходу до оцінки антропогенного впливу як фактора, що знижує різноманітність абіотичних умов [4], можна також розглядати екстремальні погодні умови цього року як фактор, що знизив різноманітність абіотичних умов за рахунок зростання впливу окремих з них до рівня лімітуючих. Чи, можливо, тут проявляється взаємодія різних керуючих систем: генетичної (через посередництво білків, ферментів, взаємодій усередині клітини) і комплексу абіотичних факторів (через

Таблиця 3. Кореляції на різних рівнях керування *Abies alba* за індексами різноманітності Сімсона (праворуч угорі) і Шеннона (ліворуч унизу)

Рівні керування	Ферменти	Довжина крилаток	Ширина крилаток	Товщина насіння	Забарвлення крилаток
Ферменти	1,0	0,997*	0,558	0,014	0,817
Довжина крилаток	0,920	1,0	0,506	0,019	0,811
Ширина крилаток	0,672	0,333	1,0	0,245	0,679
Товщина насіння	0,440	0,406	0,402	1,0	0,575
Забарвлення крилаток	0,806	0,642	0,793	0,833	1,0

Примітка: * $P_{0,05}$.

посередництво гормональної системи та інших міжклітинних взаємовідносин), що до того ж належать до різних типів — з централізованим і статистичним типом керування. І як виконується принцип альтернативної різноманітності при тому чи іншому типах керування? Взагалі у цій частині представленого у статті матеріалу поки що поставлено більше питань, ніж дано відповідей.

Таким чином, у процесі зростання цілісності фітоценотичних систем як підсистем біогеоценозу збільшується різноманітність їхніх елементів, що супроводжується зниженням різноманітності в підсистемах абіотичних факторів. На різних рівнях керування у системах організменого ступеня цілісності, у цьому разі для ялиці білої, спостерігається до певної міри скорельована зміна різноманітності елементів. Якщо отримані дані буде підтверджено на більшому матеріалі, то це може слугувати однією з ознак відмінності систем такого ступеня інтегрованості чи основою для розробки кількісного показника, що оцінює ступінь цілісності систем. Однак для цього потрібно з'ясувати також вплив типу керування і взаємодії ендогенних і зовнішніх для організму керуючих систем.

1. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. — М.: Мир, 1989. — Т. 2. — 477 с.
2. *Бондарцев А. С.* Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). — М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — 27 с.
3. *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. — Л.: Наука, 1983. — 248 с.
4. *Емельянов И. Г.* Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. — Киев, 1999. — 168 с.
5. *Жуков С. П.* Каскадный эффект первинної сукцесії на відвалах вугільних шахт Донбасу // Укр. ботан. журн. — 1999. — 56, № 1. — С. 5—10.
6. *Жуков С. П.* Про напрям антропогенної сукцесії рослинності відвалів вугільних шахт Донбасу // Укр. ботан. журн. — 1999. — 56, № 3. — С. 254—249.
7. *Коршиков И. И., Морозова Н. Н., Пирко Я. В.* Изменчивость морфометрических показателей семян с крылышками у *Abies alba* в популяциях Украинских Карпат // Тр. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 14—18 окт. 2002 г.). — СПб, 2002. — С. 56—57
8. *Коршиков И. И., Морозова Н. Н., Пирко Я. В.* Генетический контроль изоферментов пихты белой (*Abies alba* Mill.) Украинских Карпат // Цитология и генетика. — 2003. — 37, № 3. — С. 36—40.
9. *Ляпунов А. А.* Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. — М.: Наука, 1980. — 336 с.
10. *Морозова Н. Н.* Изменчивость окраски семенных крылышек *Abies alba* Mill. в природных популяциях Украинских Карпат // Мат-ли I Міжнар. наук. конф. «Відновлення порушених природних екосистем» (Донецьк, 24—27 вер. 2002 р.). — Донецьк: ТОВ «Либідь», 2002. — С. 279—281.
11. *Песенко Ю. А., Боголюбов А. Г.* Оценка выравненности видов по обилию и сравнительный анализ основных индексов разнообразия // Журн. общ. биологии. — 1979. — 40, № 1. — С. 104—117.
12. *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. — 447 с.

Рекомендує до друку
Я. П. Дідух

Надійшла 20.02.2004

С.П. Жуков, Н.Н. Морозова

Донецкий ботанический сад НАН Украины

РАЗНООБРАЗИЕ НЕКОТОРЫХ ФИТОСИСТЕМ С РАЗНЫМ УРОВНЕМ ЦЕЛОСТНОСТИ

В динамике разнообразия по мере возрастания целостности сукцессионных фитосистем наблюдается постепенное возрастание значения показателей разнообразия, несмотря на снижение общего количества видов в конце сукцессии. С учетом специфики окружения сообществ наблюдается выполнение принципа альтернативного разнообразия, в то время как в пределах модульной биосистемы организменного уровня целостности разнообразие на разных уровнях управления обычно положительно скоррелировано. Соблюдение этого принципа может быть одним из признаков для выделения систем организменной степени целостности или стать основой для разработки количественного показателя целостности систем.

S.P. Zhukov, N.M. Morozova

Donetsk Botanical Gardens, National Academy of Sciences of Ukraine

DIVERSITY OF SOME PHYTOSYSTEMS WITH DIFFERENT LEVEL OF INTEGRITY

Gradual increase of value of diversity indications is observed in diversity dynamics according to successional phytosystems integrity, in spite of general species amount decrease at the end of succession. In regard to specificity of community surroundings the implementation of alternative diversity principle is observed while within modular biosystem of organismic integrity level the diversity at different management levels is generally positively correlated. It is possible that this principle observance can be one of the features for distinguishing systems of organismic degree of integrity or may become the basis for elaboration of quantitative indication of system integrity.