

І.М. КОВАЛЕНКО

Сумський національний аграрний університет  
вул. Кірова, 160, Суми, 40021, Україна

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ДОМІНАНТІВ ТРАВ'ЯНО-ЧАГАРНИЧКОВОГО ЯРУСУ В ЛІСОВИХ ФІТОЦЕНОЗАХ ДЕСНЯНСЬКО- СТАРОГУТСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ.

### І. ОНТОГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА

*Ключові слова: періодизація онтогенезу, популяції  
рослин, вікова структура*

Протягом останнього десятиріччя активно розширюється й удосконалюється мережа охоронних природних територій України. Створюються нові національні парки, заповідники і заказники. Деякі з них — на територіях, які тривалий час знаходились в активному господарському користуванні. Зокрема, у 1999 р. засновано Деснянсько-Старогутський національний природний парк (ДСНПП) загальною площею в 16215,1 га, з яких 52,9 % припадають на лісові фітоценози.

Природоохоронна цінність нових об'єктів такого роду визначається успішністю відновлювальних сукцесій, що вимагає налагодженої системи фітомоніторингу і управління відбудовними процесами. Ще у другій половині ХХ ст. було показано, що сукцесії рослинного покриву мають у своїй основі зміну популяцій [7]. Тому оцінка вихідного стану фітопопуляцій і прогноз їхньої динаміки є актуальною науковою і практичною проблемою. Для лісових угруповань популяційний моніторинг передусім має здійснюватися щодо домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу, бо саме з ним пов'язані перші фази лісовідновлення [4]. У зв'язку з цим у 1999—2003 рр. ми проводили комплексну оцінку стану популяцій восьми найважливіших видів рослин, які домінують у живому надґрунтовому покриві трав'яно-чагарничкового ярусу лісових фітоценозів ДСНПП. Відносно динаміки популяцій найінформативнішими є відомості про їх онтогенетичну і віталітетну структуру. В даному повідомленні ми наводимо результати аналізу онтогенетичної структури популяцій, яка розкриває особливості перебігу великого і малого життєвих циклів рослин, певною мірою вказує на форми розмноження в тих або інших умовах, а також відображає історію даного виду рослин в угрупованні.

#### Об'єкти і методика досліджень

Ми вивчали онтогенез і вікові спектри восьми видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу: *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa*

© І.М. КОВАЛЕНКО, 2005

Scop., *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Molinia caerulea* (L.) Moench., *Stellaria holostea* L., *Vaccinium myrtillus* L. і *Vaccinium vitis-idaea* L. Обліковими одиницями обрано рамети. Періодизацію онтогенезу і побудову вікових спектрів здійснювали за загальноприйнятими підходами [1, 6]. Оцінювали віковий стан 21622 особин (парціальних кущів) у 27 лісових асоціаціях:

1. *Aegopodium podagraria*: I — *Quercetum coryloso-aegopodiosum*, II — *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*, III — *Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*.

2. *Asarum europaeum*: I — *Quercetum coryloso-asarosum*, II — *Pinetum coryloso-asarosum*, III — *Querceto-Pinetum asarosum*.

3. *Carex pilosa*: I — *Querceto-Pinetum caricosum (pilosae)*, II — *Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*, III — *Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*.

4. *Calluna vulgaris*: I — *Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum*, II — *Pinetum callunoso-hylocomiosum*, III — *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum*.

5. *Molinia caerulea*: I — *Pinetum molinosum*, II — *Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum*, III — *Betuleto-Pinetum molinosum*.

6. *Stellaria holostea*: I — *Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum*, II — *Quercetum coryloso-caricoso (pilosae)-stellariosum*, III — *Querceto-Pinetum stellariosum*.

7. *Vaccinium myrtillus*: I — *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum*, II — *Pinetum molinosum-myrtillosum*, III — *Querceto-Pinetum myrtillosum*, IV — *Betuletum molinoso-myrtillosum*, V — *Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum*.

8. *Vaccinium vitis-idaea*: I — *Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, II — *Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, III — *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, IV — *Pinetum vaccinoso-hylocomiosum*.

Загалом ми отримали досить представницький обсяг матеріалу для статистично достовірної оцінки вікових спектрів, що дозволило встановити особливості онтогенетичної структури популяцій до моменту переведення лісів господарського користування регіону в статус охоронних.

В усіх випадках, зважаючи на життєву форму рослин, виділялося дев'ять їх онтогенетичних станів: *p* — проростки, *j* — ювенільні, *im* — іматурні, *v* — віргінільні, *g<sub>1</sub>* — молоді генеративні, *g<sub>2</sub>* — середні генеративні, *g<sub>3</sub>* — старі генеративні, *ss* — субсенільні та *s* — сенільні рослини. Враховували повночленні і неповночленні популяції з визначенням їхньої категорії (інвазійні, нормальні, регресивні).

Для інтегральної оцінки вікового стану популяцій досліджуваних видів використовували два індекси: відновлення

$$I_{\text{відновлення}} = \frac{\sum_{i=1}^{p-v} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100$$

та старіння популяцій

$$I_{\text{старіння}} = \frac{\sum_{i=1}^{g_1-s} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100,$$

де  $p \dots s$  — вікові стани парціальних кущів у стандартних позначеннях.

Окрім того, ми розробили і застосували індекс загальної віковості популяції у вигляді відношення індексу старіння до індексу відновлення певної популяції:

$$I_{\text{вік}} = I_{\text{стар.}} / I_{\text{віднов.}}$$

Очевидно, що при рівноважності процесів старіння парціальних кущів і формування нових  $I_{\text{вік}}$  буде дорівнювати 1,0, що відповідає популяціям в середньому стані їх віковості. При значенні  $I_{\text{вік}}$  більшому за 1,0 в популяціях переважають процеси старіння, і в перспективі вони елімінуються з угруповання. Навпаки, при  $I_{\text{вік}}$  меншому 1,0 популяція молода. Таким чином,  $I_{\text{вік}}$  виявився зручним інструментом для порівняння популяцій досліджуваних видів між собою і узагальненої оцінки віковості.

Зімкнутість деревостану визначали за загальноприйнятим методом, а його вік — за лісотаксаційними описами.

Для порівняльної оцінки рівня генеративності особин у популяціях застосовано індекс генеративності популяції, який характеризує частку в популяції рослин генеративного стану:

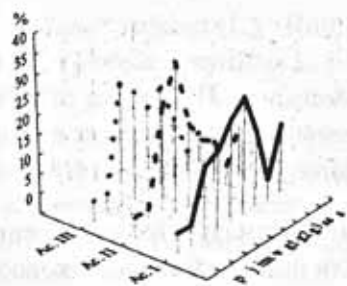
$$I_{\text{генеративності}} = \frac{\sum_{i=1}^{g_1-g_3} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100.$$

### Результати дослідження та їх обговорення

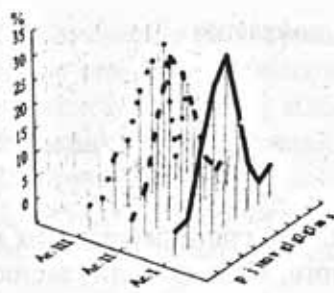
Вікові спектри популяцій досліджуваних рослин приведені на рис. 1, а їх узагальнені характеристики — в табл. 1.

Усі розглянуті популяції за узагальненою класифікацією Т.А. Работнова [5] належать до категорії нормальних (відсутність проростків, іноді — ювенільних особин генеративного походження у рослин з вираженим вегетативним розмноженням не є ознакою регресивності популяції). Однак, у зв'язку з відсутністю в популяціях особин цих вікових станів, а в ряді випадків — також сенільних особин, майже всі популяції, тобто 26 з 27, можна класифікувати як неповночленні. В них переважали генеративні рослини різної віковості від  $g_1$  до  $g_3$ .

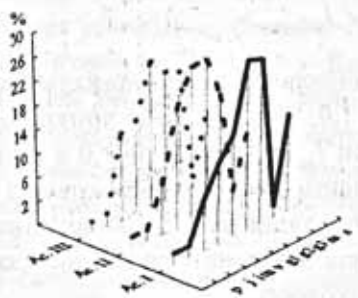
При однотипності популяцій за віковими категоріями, суттєво відрізнялися вікові спектри видів рослин і типів рослинних асоціацій, з якими були пов'язані дані популяції.



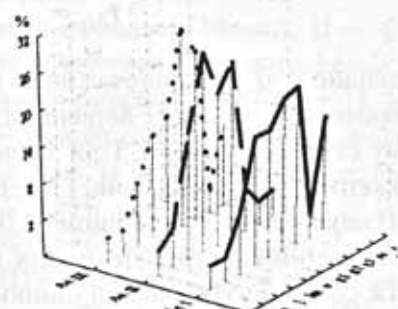
*Aegopodium podagraria*



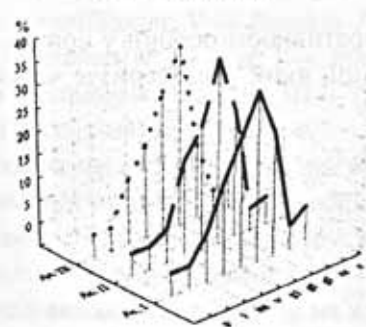
*Asarum europaeum*



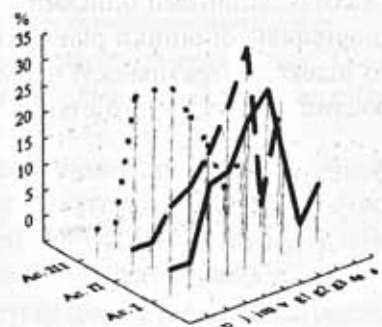
*Carex pilosa*



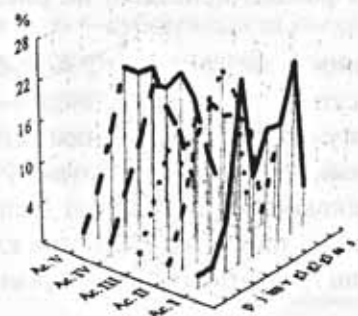
*Calluna vulgaris*



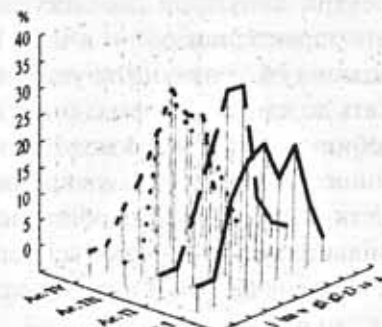
*Molinia caerulea*



*Stellaria holostea*



*Vaccinium myrtillus*



*Vaccinium vitis-idaea*

Рис. 1. Вікові спектри популяцій трав'яно-чагарничкового ярусу  
 Fig. 1. Age-old spectrums of populations of plants of ground layer

Виявилося, що онтогенетична структура популяцій досить широко варіює по видах рослин. Для *V. myrtillus* здебільшого характерні бімодальні спектри з двома піками — на молодих передгенеративних та субсенільних рослинах, тоді як вікові спектри інших видів є моноmodalними. Лівосторонні вікові спектри з домінуванням у популяціях рослин передгенеративного стану переважали у вивчених популяціях, тимчасом як правосторонні популяції з переважанням субсенільних і сенільних рослин в обстежених лісах були винятково рідкісними, їх виявлено тільки в окремих фітоценозах *C. pilosa* і *S. holostea*. Це важлива особливість усіх досліджуваних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу. Спостерігалися розбіжності в онтогенетичній струк-

Таблиця 1. Порівняльна характеристика ознак вікових спектрів популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу

Ознака популяції	<i>A. podagraria</i>	<i>A. europaeum</i>	<i>C. pilosa</i>	<i>C. vulgaris</i>	<i>M. caerulea</i>	<i>S. holostea</i>	<i>V. myrtillus</i>	<i>V. vitis-idaea</i>
Інвазійна	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++++	++++
Нормальна								
Регресивна								
Повночленна	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++++	++++
Неповночленна								
Унімодальна	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++ +	++++
Бімодальна							+ +	
Лівостороння	+ +	+		+		+	++	+++
Центрована	+	+ +	+++	+ +	+++	++	+++	+
Правостороння								
Молода	+ +	++		+	+	+ +	++ +	+++
Середньовікова	+		++					
Старіюча		+	+	+ +	++	+	++	+

Примітка: кількість позначок («+») відповідає кількості вивчених ценопопуляцій.

Таблиця 2. Індекси відновлення, старіння, генеративності і віковості популяцій (у середньому для групи лісових асоціацій)

Вид	Індекс			
	відновлення, %	старіння, %	генеративності, %	віковості, %
<i>Aegopodium podagraria</i>	44,1	19,4	47,6	0,52
<i>Asarum europaeum</i>	37,6	18,4	55,8	0,90
<i>Carex pilosa</i>	23,3	32,4	65,3	1,47
<i>Calluna vulgaris</i>	30,8	25,6	60,4	1,14
<i>Molinia caerulea</i>	21,3	21,0	76,6	1,03
<i>Stellaria holostea</i>	29,7	28,7	59,9	1,56
<i>Vaccinium myrtillus</i>	36,4	29,2	49,9	0,80
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	32,6	21,8	60,0	0,94

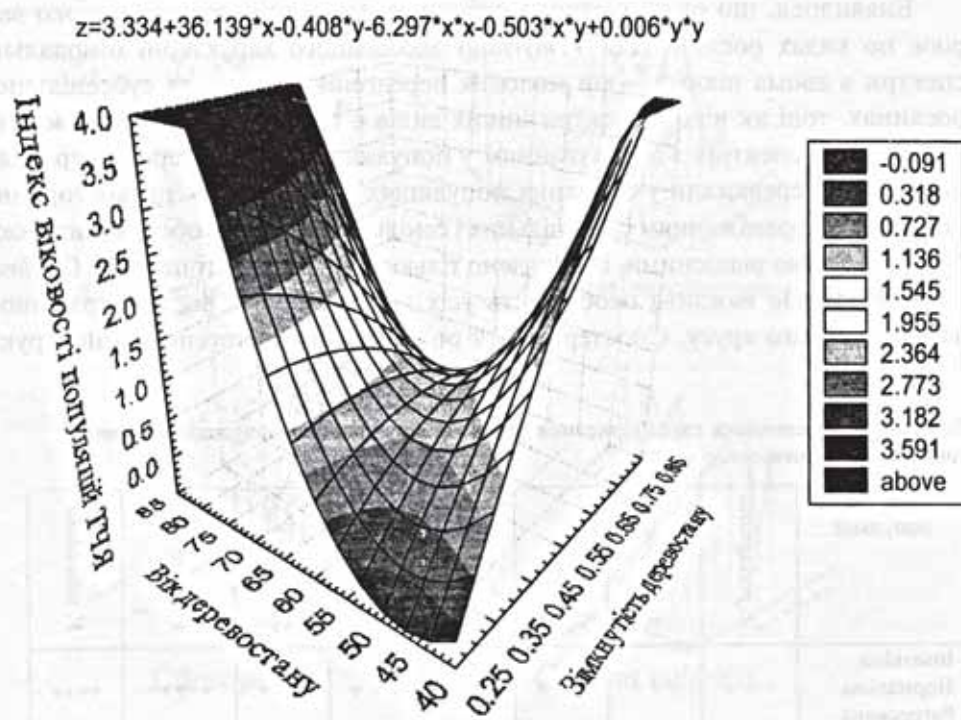


Рис. 2. Залежність індексу віковості популяцій клонотвірних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу від віку та зімкнутості деревостану  
 Fig. 2. Dependence of index of age populations of clone-forming plants of ground layer on age and serried of woody trees

турі популяцій різних видів рослин за співвідношенням в них сенільних особин. У *V. vitis-idaea* вони взагалі були відсутні, у *M. caerulea* їхня частка не перевищувала 3 %, тоді як в інших видів досягала 10–15 %.

При порівнянні онтогенетичної структури популяцій різних лісових асоціацій виявлено, що згадані вище загальні особливості популяцій змінюються і за типами лісу. В *A. europaeum*, залежно від типу рослинної асоціації, популяції можуть бути як неповночленними, так і повночленними, у *V. myrtillus* вони варіюють від моноmodalних до біmodalних. В усіх вивчених видів у широких межах змінюється тип симетричності вікових спектрів. Залежно від рослинної асоціації помітно змінювалася симетрія вікових спектрів. Вони могли бути або центрованими, або ліво- чи правосторонніми. Переважна більшість популяцій досліджуваних рослин у лісах ДСНПП виявилась центрованою з піком чисельності на генеративних особинах, але співвідношення  $g_1$ ,  $g_2$  і  $g_3$  рослин істотно змінювалося в різних рослинних асоціаціях. Так, у *A. podagraria* частка особин  $g_2$  в ас. *Quercetum coryloso-aegopodiosum* становила 24,6 %, а в ас. *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum* — тільки 10,2 %; в *A. europaeum* частка особин  $g_3$  в ас. *Pinetum coryloso-asarosum* дорівнювала 4,1 %, а в ас. *Querceto-Pinetum asarosum* досягала майже 25,9 %.

Важливі особливості популяцій виявлено при кількісній оцінці їх відновлюваності, старіння, генеративності і віковості (табл. 2). Між цими індексами існує ряд статистично достовірних залежностей. Коефіцієнт кореляції між індексами відновлюваності і генеративності популяцій виявився негативним і становив  $-0,93$ . Індекс віковості мав прямо пропорційний зв'язок із старінням ( $r = +0,68$ ) і генеративністю ( $r = +0,53$ ) популяцій і зворотно пропорційний — з відновлювальними процесами в них ( $r = -0,73$ ). Зворотно пропорційним був зв'язок відновлюваності і старіння популяцій ( $r = -0,44$ ).

Із загального числа популяцій 52 % були молодими (індекс віковості менший за одиницю), 11 % — середньовіковими, 37 % — старіючими (індекс віковості істотно перевищував одиницю). Таким чином, вивчені популяції переважно знаходяться на перших сукцесійних фазах формування лісового рослинного покриву, що, можливо, пов'язане з господарським використанням досліджуваних лісів до введення в них режиму охорони.

Наявність достатньо репрезентативного матеріалу (8 видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу в 27 лісових асоціаціях при загальному обсязі вибірки в 21622 парціальні куші) дозволило встановити залежність віковості популяцій (яку ми визначали за величиною індексу віковості) від зімкнутості деревостану і календарного віку лісотвірної деревної породи. Виявилось (рис. 2), що віковість популяцій клонотвірних рослин трав'яно-чагарничкового ярусу статистично достовірно залежить від поєднання цих двох факторів. Старіючі популяції (з індексом віковості істотно більшими за одиницю) були чітко пов'язані з двома типами структури деревостану: по-перше, зі старими деревостанами низької зімкнутості (через процеси самозрідження, що відбувалися раніше); по-друге, з молодими деревостанами, що мали високу (0,65 і більше) зімкнутість. Таким чином, думка про незалежність ярусів у лісовому угрупованні, яка простежується в геоботанічній літературі, не підтверджується щодо віковості популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу — їх розвиток явно залежить від структурних особливостей деревного ярусу.

У цілому, за особливостями вікових спектрів і враховуючи, що популяції регресивного типу не були зареєстровані жодного разу, можна вважати, що всі вісім вивчених видів рослин при різному сукцесійному статусі можуть досить стійко існувати у лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Виявлена стабільність вікових спектрів за їхніми головними показниками на думку деяких авторів [3] є надійним показником адаптованості популяції до даних умов зростання. Але, зважаючи на істотну обумовленість онтогенезу рослин генетично закріпленими програмами [2], оцінити тренди перспективного розвитку популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу можна лише з урахуванням віталітету їхніх популяцій.

1. Жукова Л.А. Некоторые аспекты изучения онтогенеза семенных растений // Вопросы онтогенеза растений. — Йошкар-Ола: Маргосуниверситет, 1988. — С. 3—14.

2. Заугольнова Л.Б. Соотношение эндогенных и экзогенных факторов в динамике ценопопуляций семенных растений // Динамика популяций травянистых растений. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 19—25.
3. Климишин О.С., Слободян Г.М. Щільність і віковий склад фітоценопопуляцій карпатських чорничників // Укр. ботан. журн. — 1983. — 40, № 1. — С. 39—42.
4. Скляр В.Г. Особенности естественного возобновления широколиственных пород в Старогутском лесном массиве // Мат-ли наук.-практ. сем. «Акт. пробл. створення Десн.-Старогут. нац. парку та шляхи їх вирішення». — Середина-Буда, 1997. — С. 73—77.
5. Работнов Т.А. К методике наблюдения над травянистыми растениями на постоянных площадках // Ботан. журн. — 1951. — 36, № 6. — С. 450—457.
6. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — М.: Наука, 1967. — С. 3—8.
7. Peet R.K., Christensen N.L. Succession: a population process // Vegetatio. — 1980. — 43, № 1—2. — P. 131—140.

Рекомендує до друку  
Я.П. Дідух

Надійшла 13.12.2004

*И.Н. Коваленко*

Сумской национальный аграрный университет

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ДОМИНАНТОВ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА В ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ ДЕСНЯНСКО-СТАРОГУТСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКА. I. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Проанализирована возрастная структура популяций восьми видов растений, доминирующих в травяно-кустарничковом ярусе 27-ми лесных растительных ассоциаций. По обобщенной классификации Т.А. Работнова все популяции относились к категории нормальных, неполночленных, с преобладанием генеративных растений. Наиболее значительным было количество популяций с левосторонним и центрированным возрастными спектрами. Все параметры возрастных спектров менялись в зависимости от растительной ассоциации. Стареющие популяции с индексом возрастности, превышающим единицу, были связаны с двумя типами древостоя: старыми древостоями низкой сомкнутости и молодыми — с высокой (0,65 и более) сомкнутостью.

*I.N. Kovalenko*

Sumy National Agrarian University

THE STRUCTURE OF POPULATIONS, WHICH DOMINANT IN GROUND LAYER OF WOODY PHYTOCOENOSIS AT NATIONAL NATURAL PARK DESNYANSKO-STAROGUTSKY. I. AGE STRUCTURE

The analysis of age structure of populations of eight species of plants, which dominant in ground layer of 27 of woody plant associations is carried out. All populations on the generalized classification of T.A. Rabotov concerned to a category normal, incomplete, with prevalence of generative plants. The populations with left-hand and center age spectra prevailed. All parameters of age spectra vary depending on plant associations. The aging populations with age index more 1,0 were connected with two types forest stands: the old stands with low density of canopy and with the young stands with high (0,65 and more) density of canopy.