

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. ВІТАЛІТЕТНА СТРУКТУРА**

Ключові слова: морфометрія, популяції рослин, віталітетна структура

Теоретичні основи й алгоритм віталітетного аналізу були сформульовані Ю.А. Злобіним [4]. Віталітетний аналіз має на меті оцінку життєздатності особин рослин за морфогенетичними ознаками із подальшим встановленням співвідношення в ценопопуляції кількості особин з різною життєвістю. Основою віталітетного аналізу є проста ідея про те, що продукційний процес, ріст і морфологічна структура особини, виражені в кількісних показниках, дають узагальнену оцінку її життєвості. Віталітет, за уявленнями Ю.А. Злобіна [4], являє собою кількісну оцінку життєвості рослин, здійснену за кількісними морфопараметрами особин. Ми приймаємо цей термін. Під віталітетною структурою ценопопуляції розуміють співвідношення в ній особин різного віталітету. Це важлива характеристика ценопопуляції.

Г.Г. Жилієв та І.В. Царик [2] слушно відзначали, що «здатність до модифікації онтогенезу виступає як найважливіший механізм забезпечення стійкості популяцій». За рахунок такої модифікації морфологічної структури особин рослин змінюється їх віталітетний стан, що робить аналіз віталітетної структури ценопопуляцій найціннішим інструментом для індикації їхнього статусу в різних угрупованнях і прогнозу трендів розвитку ценопопуляцій рослин, зокрема трав'яно-чагарничкового ярусу (ТЧЯ) лісових угруповань Деснянсько-Старогутського національного природного парку (ДСНПП) після встановлення режиму заповідності. З цією метою було поставлено завдання з'ясування віталітетної структури ценопопуляцій восьми видів домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в основних лісових рослинних асоціаціях.

Об'єкти і методика досліджень

Ми вивчали морфогенез, продукційний процес і віталітетні спектри восьми видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу: *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop., *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Molinia caerulea* (L.) Moench., *Stellaria holostea* L., *Vaccinium myrtillus* L. і *V. vitis-idaea* L. Загалом

аналізували 1160 особин рослин у 27 лісових асоціаціях, тобто обсяг окремої вибірки становив не менше 35—45 рамет, що є статистично достовірним вихідним матеріалом:

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-caricosum (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*.

Морфометричний аналіз проводили за загальноприйнятою методикою [6—9]. Як облікову одиницю використовували рамети (парціальні кущі). Для вивчення темпів росту і особливостей морфогенезу рослин протягом вегетаційного періоду п'ятикратно, з інтервалом у три тижні, визначали до 20—26 морфометричних параметрів (залежно від життєвої форми рослин). За цими даними обчислювали алометричні і динамічні показники. Вибірki рослин налічували не менше 25—50 парціальних кущів.

При віталітетному аналізі особини за віталітетом поділяють на три категорії якості: високої (А), проміжної (В) і низької (С). Цей поділ здійснюється за ключовими, чи детермінуючими віталітет особини, морфоструктурними ознаками. Звичайно таких ознак виділяють три. Встановлення ключових ознак є самостійним завданням. Для цього оцінюють: а) біологічне значення кожної ознаки для даної біоморфи, б) ступінь мінливості ознаки від особини до особини, вважаючи, що більш варіабельні ознаки є інформативнішими, в) ступінь скорельованості ознак між собою, прагнучи до того, щоб ключові ознаки не мали високої скорельованості і не належали до однієї кореляційної плеяди: г) факторні навантаження ознак, одержувані в ході факторного аналізу, обираючи їх так, щоб ознаки з найвищими факторними навантаженнями входили до складу ключових.

У більшості досліджуваних видів ключовими ознаками віталітету виявилися загальна фітомаса (W), площа листової поверхні (S) і репродуктивне

зусилля (RE1). У *C. vulgaris* замість S обирали висоту рослин, у *V. myrtillus* — кількість листків.

Ценопопуляції оцінюють як процвітаючі, рівноважні чи депресивні залежно від співвідношення в них особин різного віталітету. Інтегральною оцінкою якості популяцій є індекс Q^1 , величина якого змінюється від 0 до 0,5 [5]. Цей останній етап віталітетного аналізу виконували за допомогою спеціальної комп'ютерної програми VITAL з оцінкою рівня статистичної вірогідності оцінок віталітету ценопопуляції.

Результати дослідження та їх обговорення

Віталітетна структура популяцій широко варіювала за видами рослин та еколого-ценогичними умовами: за індексом якості — від 0,000 (що теоретично передбачає відсутність структури) до 0,500, за типом популяцій — від депресивних до процвітаючих (таблиця, рис. 1). Широке варіювання віталітетних спектрів свідчить про чутливість віталітетної структури популяцій до еколого-ценогичних умов і зумовлює високу інформативність віталітетного аналізу.

Для популяцій *A. podagraria* Q становить 0,093—0,409 з відповідним збільшенням чисельності особин високої життєздатності класу А. Популяція *A. europaeum* з асоціації *Quercetum coryloso-asarosum* виявилася процвітаючою з коефіцієнтом Q , рівним 0,346, тоді як дві інші — рівноважними (Q , відповідно, 0,207 і 0,292). Популяція нижчого віталітету з асоціації *Querceto-Pinetum asarosum* є найстарішою за онтогенетичним складом і характеризується найвищим індексом генеративності — 68 %. Очевидно, віталітетна структура популяцій копитняку має тенденцію знижуватися в міру старіння популяцій.

Дві популяції *C. pilosa* є рівноважними (Q , відповідно, 0,250 і 0,239), з практично однаковим віталітетом. На відміну від цього популяція осоки з асоціації *Querceto-Pinetum caricosum* була депресивною (Q 0,163). Як і в копитняку, ця остання популяція за онтогенетичним складом є найстарішою. Популяції *C. vulgaris* в асоціаціях *Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum* і *Pinetum callunoso-hylocomiosum* належать до категорії депресивних з індексами якості Q 0,167 і 0,088. У них домінують парціальні кущі нижчого класу віталітету. Популяція вереску в асоціації *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum* віднесена до категорії процвітаючих з найвищим індексом якості (0,500). Порівняння з онтогенетичним спектром засвідчує, що ця популяція була найбільшої віковості.

Дві популяції *M. caerulea* з асоціацій *Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum* і *Betuleto-Pinetum moliniosum* за віталітетним складом є рівноважними (Q , відповідно, 0,181 і 0,250). Популяція з *Pinetum moliniosum* виявилася депресивною і, отже, найбільш далекою від еколого-фітоценогичного оптимуму.

З трьох популяцій *S. holostea* дві є рівноважними (Q 0,236 і 0,226), а одна — депресивною (0,156). Депресивна популяція зірочника з асоціації *Quercetum*

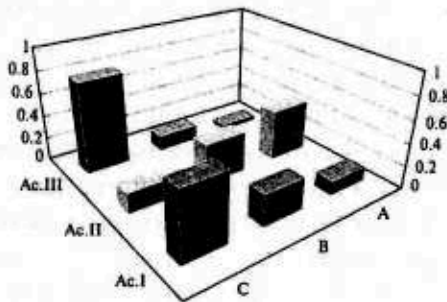
¹ $Q = 0,5 (a+b)$, де «а», «b» — класи віталітету.

coryloso-caricoso-stellariosum за віковим складом є найстарішою з найвищим значенням коефіцієнта віковості, тобто і в цьому разі підвищена віковість популяції сполучається з її депресивною віталітетною структурою.

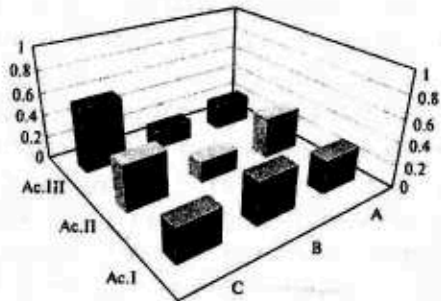
З п'яти вивчених популяцій *V. myrtillus* дві (з I і V асоціацій) є процвітаючими, дві (з III та IV) — депресивними, одна — з асоціації *Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum* — рівноважною. Процвітаючі популяції чорниці пов'язані з лісовими асоціаціями, у трав'яно-чагарничковому ярусі яких бере участь *Molinia caerulea*, що займають ділянки з більш родючими ґрунтами. Очевидно, екологічний оптимум чорниці лежить у молінієвих фітоценозах. На про-

**Віталітетна структура популяцій домінантів
трав'яно-чагарничкового ярусу лісових фітоценозів ДСНПП**

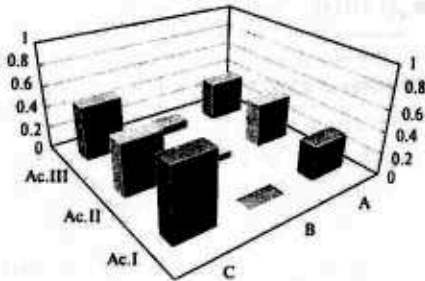
Види, асоціація	Індекс якості (статистична достовірність) %	Тип популяції
<i>Aegopodium podagraria</i>		
<i>Quercetum coryloso-aegopodiosum</i>	0,200 / 70	рівноважна
<i>Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum</i>	0,409 / 80	процвітаюча
<i>Betuleto-Pinetum coryloso-aegopodiosum</i>	0,093 / 90	депресивна
<i>Asarum europaeum</i>		
<i>Quercetum coryloso-asarosum</i>	0,346 / 50	процвітаюча
<i>Pinetum coryloso-asarosum</i>	0,292 / 99,5	рівноважна
<i>Querceto-Pinetum asarosum</i>	0,207 / 70	*
<i>Carex pilosa</i>		
<i>Querceto-Pinetum caricosum</i>	0,163 / 50	депресивна
<i>Quercetum coryloso-caricosum</i>	0,250 / 92,5	рівноважна
<i>Betuleto-Quercetum coryloso-caricosum</i>	0,239 / 80	*
<i>Calluna vulgaris</i>		
<i>Betuleto-Pinetum callunoso-myrtillosum</i>	0,167 / 50	депресивна
<i>Pinetum callunoso-hylocomiosum</i>	0,088 / 90	*
<i>Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum</i>	0,500 / 97	процвітаюча
<i>Molinia caerulea</i>		
<i>Pinetum moliniosum</i>	0,145 / 60	депресивна
<i>Querceto-Pinetum franguloso-molinioso-hylocomiosum</i>	0,181 / 50	рівноважна
<i>Betuleto-Pinetum moliniosum</i>	0,250 / 80	*
<i>Stellaria holostea</i>		
<i>Querceto-Pinetum coryloso-stellariosum</i>	0,236 / 80	рівноважна
<i>Quercetum coryloso-caricoso-stellariosum</i>	0,156 / 50	депресивна
<i>Querceto-Pinetum stellariosum</i>	0,226 / 80	рівноважна
<i>Vaccinium myrtillus</i>		
<i>Pinetum myrtilloso-hylocomiosum</i>	0,000 / 99,5	депресивна
<i>Pinetum molinioso-myrtillosum</i>	0,500 / 98,5	процвітаюча
<i>Querceto-Pinetum myrtillosum</i>	0,000 / 99,5	депресивна
<i>Betuletum molinioso-myrtillosum</i>	0,390 / 70	процвітаюча
<i>Betuleto-Pinetum franguloso-myrtillosum</i>	0,171 / 50	рівноважна
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		
<i>Pinetum vaccinoso-myrtillosum</i>	0,294 / 98,5	рівноважна
<i>Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum</i>	0,088 / 90	депресивна
<i>Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum</i>	0,214 / 70	рівноважна
<i>Pinetum vaccinoso-hylocomiosum</i>	0,167 / 50	депресивна



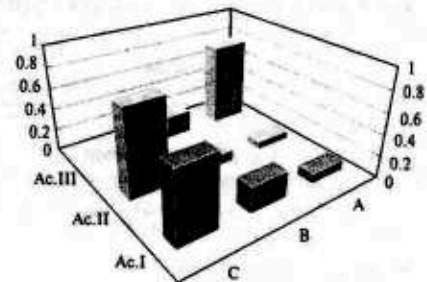
Aegopodium podagraria



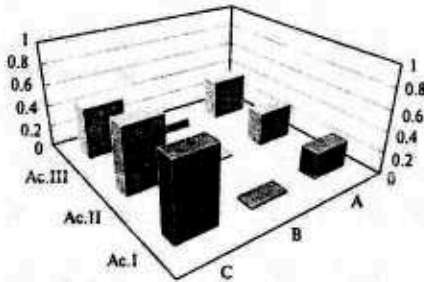
Asarum europaeum



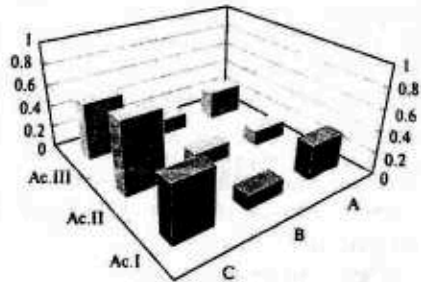
Carex pilosa



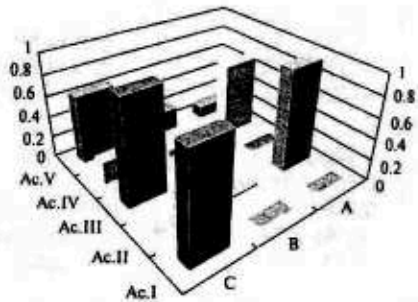
Calluna vulgaris



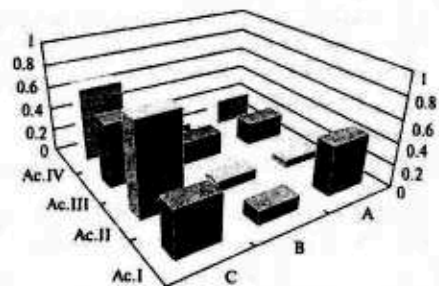
Molinia caerulea



Stellaria holostea



Vaccinium myrtillus



Vaccinium vitis-idaea

Рис. 1. Віталітетні спектри популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу
Fig.1. Vitality spectrums of population of plants, which dominant in ground layer

$$z=1.919-3.175*x-0.032*y-0.248*x*x+0.062*x*y-6.557e-6*y*y$$

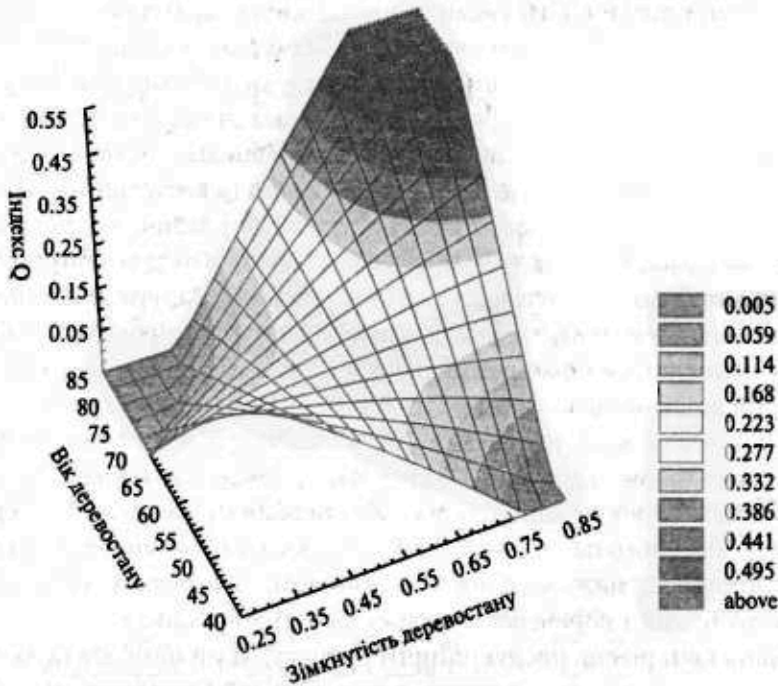


Рис. 2. Залежність індексу якості Q популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу від зімкнутості та віку деревостану

Fig. 1. Dependence of index of quality Q population of plants of herb-undershrub layer on serried and age of forest trees

тивагу цьому депресивні популяції чорниці виявлені у лісах зеленомохових або чистих чорничниках на бідніших ґрунтах з низькими значеннями рН. Зауважимо, що дві депресивні за віталітетною структурою популяції чорниці були найбільш старими за віковими спектрами. Це вже відзначалося для більшості клонотвірних рослин Деснянсько-Старогутського національного природного парку.

У розглянутих чотирьох лісових асоціаціях дві популяції *V. vitis-idaea* виявилися рівноважними (асоціації *Pinetum vaccinoso-myrtillosum* і *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*) і дві — депресивними (*Betuleto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum* і *Pinetum vaccinoso-hylocomiosum*). У вивченому ряду лісових асоціацій значення Q популяцій брусниці становлять 0,088—0,294, тобто змінюються майже втричі, що свідчить про виражений вплив на них еколого-ценотичних умов.

У цілому з 27 розглянутих популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу 5 виявилися процвітаючими, 12 — рівноважними і 10 — депресивними. У геоботанічній літературі є багато інших даних про обумовленість морфологічного статусу рослин і віталітетної структури їхніх популяцій умовами зростання [1, 3].

Ми провели регресійний і дисперсійний порівняльний аналіз індексу віковості популяцій рослин ТЧЯ (який є інтегральною характеристикою їхнього вікового складу) з характерним для них індексом якості Q, що дає узагальнену оцінку співвідношення у популяції особин різного рівня віталітету. З'ясувалося, що коефіцієнт кореляції між цими двома індексами дорівнює лише 0,195 і є статистично недостовірним. Критерій Фішера становить 0,9926 при рівні значущості $p = 0,329$, що також статистично недостовірний. Це засвідчує, що результати віталітетного аналізу популяцій рослин мають цілком самостійне значення, вони не дублюють аналіз вікового складу популяцій, хоча в окремих випадках старіючі популяції набувають характеру депресивних.

Рівень віталітету популяцій виявився статистично вірогідно пов'язаним з такими ценотичними факторами, як вік і зімкнутість деревостану. Рис. 2, на якому ця залежність представлена у вигляді тривимірного графіка із згладжуванням поверхні квадратичним методом, засвідчує, що віталітет популяцій збільшується з віком і зімкнутістю деревостану, досягаючи максимуму в лісових асоціаціях, де вік лісотвірної деревної породи становить 75—85 років, а зімкнутість деревного намету — 0,75—0,85. Таким чином, вивчені клонотвірні трави і чагарнички нижнього ярусу є типовими для лісу видами, адаптованими до затінення і кореневої конкуренції з деревостаном.

Порівнюючи рівень продукційного процесу, який оцінювали за надземною фітомасою, характер сезонного росту, віковий і віталітетний склад популяцій, можна дійти висновку, що еколого-ценотичний оптимум досліджуваних восьми видів рослин пов'язаний з такими фітоценозами:

A. podagraria — *Querceto-Pinetum coryloso-aegopodiosum*, Q 0,409,

A. europaeum — *Quercetum coryloso-asarosum*, Q 0,346,

C. pilosa — *Quercetum coryloso-caricosum (pilosae)*, Q 0,250,

C. vulgaris — *Querceto-Pinetum callunoso-hylocomiosum*, Q 0,500

M. coerulea — *Betuleto-Pinetum moliniosum*, Q 0,250,

S. holostea — *Querceto-Pinetum coryloso-stellarium*, Q 0,236,

V. myrtillus — *Pinetum molinioso-myrtillosum*, Q 0,500,

V. vitis-idaea — *Querceto-Pinetum vaccinoso-myrtillosum*, Q 0,214.

Загалом за результатами комплексного популяційного аналізу можна стверджувати, що доміанти трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку добре адаптовані до умов зростання і в ході сукцесій лісових угруповань зі збільшенням віковості деревостану та його зімкнутості їхній статус трансформуватиметься.

1. Деева Н.М. Устойчивость ценопопуляций черники у северной границы ареала вида // Пробл. уст. биол. систем. — Харьков, 1990. — С. 272—274.
2. Жилаев Г.Г., Царик И.В. Структура популяций травянистых растений в растительных сообществах Карпат // Ботан. журн. — 1989. — 74, № 1. — С. 88—95.
3. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С., Ханина П.Г. Мониторинг фитопопуляций // Успехи совр. биол. — 1993. — 113, вып. 4. — С. 402—413.

4. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. — 1989. — 74, № 6. — С. 769—781.
5. Злобин Ю.А. Структура фитопопуляций // Успехи совр. биол. — 1996. — Вып. 2. — С. 133—146.
6. Карманова И.В. О некоторых количественных методах определения продуктивности растений // Ботан. журн. — 1970. — 55, № 12. — С. 1812—1819.
7. Evans G.C. The quantitative analysis of plant growth. — Oxford, 1972. — 734 p.
8. Hunt R. Plant growth analysis. — L.: E. Arnold, 1978. — 67 p.
9. Květ J., Ondok J.P., Nečas J., Jarvis P.G. Methods of growth analysis // Plant photosynthetic production. — The Hague, 1971. — P. 343—391.

Рекомендує до друку
Ю.Р. Шеляг-Сосонко

Надійшла 03.03.2005

И.Н. Коваленко

Сумский национальный аграрный университет

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

Изучены продукционный процесс, морфогенез и жизнеспособность восьми видов растений в травяно-кустарничковом ярусе 27 лесных фитоценозов. Вычислены параметры виталитетных спектров популяций. Установлено, что процветающими являются 5 популяций, равновесными — 12 и депрессивными — 10. Результаты виталитетного анализа популяций растений имеют самостоятельное значение и не дублируют анализ возрастного состава популяций. Установлен ценотический оптимум изученных видов.

Ключевые слова: морфометрия, популяция растений, виталитетная структура

I.M. Kovalenko

Sumy National Agrarian University

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

The productive process, morphogenesis and viability of eight species of plants in a ground layer of 27 woody phytocoenoses are investigated. The parameters of vitality spectrum of populations are calculated. It appeared that from 27 considered populations of plants there were 5 prospering populations, equilibrium — 12 and depressive — 10. The results of vitality analysis of plant populations have independent meaning and do not duplicate the analysis of age structure of populations. An coenotic optimum of the investigated species of plants is established.

Key words: morfometry, population plants, vitality structure