

## АНАЛІЗ СУКЦЕСІЙНИХ СИСТЕМ РОСЛИННОСТІ ТЕХНОГЕННИХ ЕКОТОПІВ

*Університет економіки та управління*

Сукцесійні системи формуються рослинними серійними угрупованнями в двох формах: просторово-розгорнутій (розчленованій) і просторово-суміщеній (згорнутій). Їх аналіз можливий на багатофакторній основі при виявленні екоотопічної різноманітності. Відповідно до періодичної типологічної системи техногенних екоотопів кар'єрно-відвальних урочищ, які виникають при відкритій розробці надр, можна визначитися з усім різноманіттям умов розвитку рослинних угруповань та можливостями їхнього популяційного та сукцесійного аналізу.

*Ключові слова:* сукцесійні системи, серійні угруповання, типологічна система, сукцесійний аналіз.

Н. В. Ворошилова

*Університет економіки та управління*

## АНАЛИЗ СУКЦЕССИОННЫХ СИСТЕМ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТЕХНОГЕННЫХ ЕКОТОПОВ

Сукцессионные системы формируются растительными серийными сообществами в двух формах: пространственно-развернутой (расчленованной) и пространственно-совмещенной (свернутой). Их анализ возможен на многофакторной основе при выявлении экотопического разнообразия. В соответствии с периодической типологической системой техногенных экотопов карьерно-отвальных урочищ, которые возникают при открытой разработке недр, можно определить со всем разнообразием условий развития растительных сообществ и особенностями и возможностями их популяционного и сукцессионного анализа.

*Ключевые слова:* сукцессионные системы, серийные сообщества, типологическая система, сукцессионный анализ.

N. V. Voroshylova

*Simferopol economics and management university*

## ANALYSIS OF THE FLUCTUATIONS OF VEGETATION SYSTEMS OF ANTHROPOGENIC ECOTOPES

There are two kinds of fluctuations of the vegetation systems: area-diffused (separated) and area-combined (compact). Multivariate analysis of an ecotope diversity could be used to establish a type of the fluctuation. To investigate the whole variety of the vegetation growth conditions and to provide the population and succession analysis one should use the periodical-typological system of anthropogenic ecotopes in open cast tracts.

*Keywords:* fluctuations of vegetation systems, serial association, typological system, succession analysis.

Суттєві порушення чи знищення рослинності визначають її розвиток у напрямку більш-менш стабільного стану, характерного для конкретної зони, через ряди або серії перемінних станів кожного угруповання. Процеси докорінних перебудов рослинних угруповань є сукцесіями.

Осмилення такого руху рослинних угруповань у часі, його зв'язку із загально-методологічною проблематикою розвитку в органічному світі (Куркин, 1976; Травлев, 1989; Шанда, 1998; Голубець, 2000) пов'язане із широкими екологічними та біогеоценологічними дослідженнями й синтезами уявлень про функціонування та розвиток угруповань організмів (Раменский, 1952; Сукачев, 1964; Александрова, 1964; Бельгард, 1971; Бялович, 1973; Голдовский, 1977; Уиттекер, 1980; Разумовский, 1981; Одум, 1986; Мордкович, 1988; Мыщык, 1988; Бигон, 1989; Ивашов, 1991; Сме-

льянов, 1994; Шеляг-Сосонко, 1997; Дидух, 1998; Белова, 1999; Миркин, 2001; Хлизіна, 2004).

В умовах істотних техногенних змін живої природи (Травлеєв, 1989; Голубець, 2000; Хлизіна, 2004) та знищення ґрунтового та рослинного покриву особливу значущість у проблематиці оптимізації техногенно змінених ландшафтів, прогнозування розвитку рослинності набувають дослідження рослинних серійних угруповань у техногенних екотопах (Хлизіна, 2004). Техногенно знищена рослинність на великих площах зональних ґрунтів або на субстратах відходів різних виробництв і на гірських породах, винесених на земну поверхню при відкритій розробці надр у кар'єрно-відвальних урочищах, здебільшого відтворюється природно (формуючий сингенез).

З'ясування сутності процесів природного заростання, розвитку рослинності в техногенних екотопах (на фоні їх різноманіття) є важливим для теорії фітоценології, біогеоценології та практичних заходів прискореної фіторекультиваци та фітосанациї техногенно порушених ландшафтів.

Багатоваріантність техногенних екотопів на фоні постійних або періодичних впливів людини може бути основою створення періодичної типологічної системи для з'ясування розбіжності умов у природному відтворенні знищеної рослинності або такої, що розвивається на субстратах гірських порід.

### **ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ**

Шляхом теоретизації на основі формалізації, екстраполяції та системного підходу визначитися з багатоваріантністю техногенних екотопів через створення їхньої типологічної періодичної системи та провести суцесійний і популяційний аналіз рослинних серійних угруповань.

### **РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ**

Кар'єрно-відвальні урочища як сукупності особливих екотопів та інші техногенні екотопи можна охарактеризувати узагальненою типологічною періодичною системою цих екотопів, де як періоди вибрані трофність субстратів  $K$  (низька –  $k_1$ , середня –  $k_2$ , висока –  $k_3$ ), типи субстратів (літофільні –  $L$ , псамофільні –  $P$ , геофільні –  $G$ , зональні –  $Z$ ), технофільні –  $Te$  – на техноземах,  $Ur$  – на урбоземах, а підперіодами є рельєфні відмінності ( $a$ -,  $b$ -,  $c$ - ...) і забруднення атмосфери ( $m_1$  – незначне,  $m_2$  – помірне,  $m_3$  – значне). Такий підхід дозволяє скласти достатньо чітку картину про різноманіття всіх техногенних екотопів і специфічні умови розвитку рослинних серійних угруповань (таблиця). Отже, формула  $aLk_1m_1$  характеризує екотоп з плоским рельєфом, скельним субстратом, низькою трофністю при незначному забрудненні атмосфери; формула  $iTek_1m_3$  характеризує екотоп на південно-західному схилі з бідним субстратом і сильним забрудненням атмосфери.

Кар'єрно-відвальні урочища, так само як природні, що мають значні розбіжності рельєфних відмінностей і субстратів, при спонтанному відновленні рослинності виявляють у багатьох випадках значні розходження складу та будови рослинних серійних угруповань. Це також підсилюється різними термінами задіяння тих чи інших осередків урочищ у виробничих циклах переміщення, складування, упорядкування у відвалах гірських порід.

Таким чином, у кар'єрно-відвальних урочищах формується розгорнута картина природного заростання від різних піонерних фаз бур'янової стадії (залежно від особливостей тієї чи іншої фації та їхніх субстратів) до фаз кореневищних та нещільно-кущових злаків. Така розгорнута картина територіально близьких рослинних серійних угруповань може розглядатися як особлива суцесійна система на основі їхніх різних взаємодій.

Системне бачення суцесій і рослинних угруповань, які уособлюють їхній розвиток (ряди угруповань або серії), виходить із розуміння системи як відчленованої від інших сукупностей елементів і компонентів.

Періодична типологічна система техногенних лігифільних екотопів

Рельєф		Трофність субстратів									Тип субстрату
		k <sub>1</sub>			k <sub>2</sub>			k <sub>3</sub>			
Плаский	a	ak <sub>1</sub>  m <sub>1</sub>	ak <sub>1</sub>  m <sub>2</sub>	ak <sub>1</sub>  m <sub>3</sub>	ak <sub>2</sub>  m <sub>1</sub>	ak <sub>2</sub>  m <sub>2</sub>	ak <sub>2</sub>  m <sub>3</sub>	ak <sub>3</sub>  m <sub>1</sub>	ak <sub>3</sub>  m <sub>2</sub>	ak <sub>3</sub>  m <sub>3</sub>	L
Горбистий	b	bk <sub>1</sub>  m <sub>1</sub>	bk <sub>1</sub>  m <sub>2</sub>	bk <sub>1</sub>  m <sub>3</sub>	bk <sub>2</sub>  m <sub>1</sub>	bk <sub>2</sub>  m <sub>2</sub>	bk <sub>2</sub>  m <sub>3</sub>	bk <sub>3</sub>  m <sub>1</sub>	bk <sub>3</sub>  m <sub>2</sub>	bk <sub>3</sub>  m <sub>3</sub>	
Лоцвина	c	ck <sub>1</sub>  m <sub>1</sub>	ck <sub>1</sub>  m <sub>2</sub>	ck <sub>1</sub>  m <sub>3</sub>	ck <sub>2</sub>  m <sub>1</sub>	ck <sub>2</sub>  m <sub>2</sub>	ck <sub>2</sub>  m <sub>3</sub>	ck <sub>3</sub>  m <sub>1</sub>	ck <sub>3</sub>  m <sub>2</sub>	ck <sub>3</sub>  m <sub>3</sub>	
Схил південний	d	dk <sub>1</sub>  m <sub>1</sub>	dk <sub>1</sub>  m <sub>2</sub>	dk <sub>1</sub>  m <sub>3</sub>	dk <sub>2</sub>  m <sub>1</sub>	dk <sub>2</sub>  m <sub>2</sub>	dk <sub>2</sub>  m <sub>3</sub>	dk <sub>3</sub>  m <sub>1</sub>	dk <sub>3</sub>  m <sub>2</sub>	dk <sub>3</sub>  m <sub>3</sub>	
Схил південно-східний	e	ek <sub>1</sub>  m <sub>1</sub>	ek <sub>1</sub>  m <sub>2</sub>	ek <sub>1</sub>  m <sub>3</sub>	ek <sub>2</sub>  m <sub>1</sub>	ek <sub>2</sub>  m <sub>2</sub>	ek <sub>2</sub>  m <sub>3</sub>	ek <sub>3</sub>  m <sub>1</sub>	ek <sub>3</sub>  m <sub>2</sub>	ek <sub>3</sub>  m <sub>3</sub>	
Схил південно-західний	f	fk <sub>1</sub>  m <sub>1</sub>	fk <sub>1</sub>  m <sub>2</sub>	fk <sub>1</sub>  m <sub>3</sub>	fk <sub>2</sub>  m <sub>1</sub>	fk <sub>2</sub>  m <sub>2</sub>	fk <sub>2</sub>  m <sub>3</sub>	fk <sub>3</sub>  m <sub>1</sub>	fk <sub>3</sub>  m <sub>2</sub>	fk <sub>3</sub>  m <sub>3</sub>	
Схил північний	g	gk <sub>1</sub>  m <sub>1</sub>	gk <sub>1</sub>  m <sub>2</sub>	gk <sub>1</sub>  m <sub>3</sub>	gk <sub>2</sub>  m <sub>1</sub>	gk <sub>2</sub>  m <sub>2</sub>	gk <sub>2</sub>  m <sub>3</sub>	gk <sub>3</sub>  m <sub>1</sub>	gk <sub>3</sub>  m <sub>2</sub>	gk <sub>3</sub>  m <sub>3</sub>	
Схил північно-східний	h	hk <sub>1</sub>  m <sub>1</sub>	hk <sub>1</sub>  m <sub>2</sub>	hk <sub>1</sub>  m <sub>3</sub>	hk <sub>2</sub>  m <sub>1</sub>	hk <sub>2</sub>  m <sub>2</sub>	hk <sub>2</sub>  m <sub>3</sub>	hk <sub>3</sub>  m <sub>1</sub>	hk <sub>3</sub>  m <sub>2</sub>	hk <sub>3</sub>  m <sub>3</sub>	
Схил північно-західний	i	ik <sub>1</sub>  m <sub>1</sub>	ik <sub>1</sub>  m <sub>2</sub>	ik <sub>1</sub>  m <sub>3</sub>	ik <sub>2</sub>  m <sub>1</sub>	ik <sub>2</sub>  m <sub>2</sub>	ik <sub>2</sub>  m <sub>3</sub>	ik <sub>3</sub>  m <sub>1</sub>	ik <sub>3</sub>  m <sub>2</sub>	ik <sub>3</sub>  m <sub>3</sub>	
		m <sub>1</sub>	m <sub>2</sub>	m <sub>3</sub>	m <sub>1</sub>	m <sub>2</sub>	m <sub>3</sub>	m <sub>1</sub>	m <sub>2</sub>	m <sub>3</sub>	
Забруднення атмосфери											

Ю. Одум (1986) відзначив, що сукцесія це не проста послідовність різних систем, а єдина система, котра змінює в часі перехідні види та популяції. Самоорганізуючі дисипативні системи розвиваються в часі так, щоб оптимізувати свою незалежність (складність біомаси та потоків у трофічних сітках). У такому підході ряд або серія рослинних угруповань є підсистемами сукцесійної системи з певними рівнями дисипативності та саморегулювання протягом своїх ініціальної, оптимальної та термінальної фаз, які відображають певну неперервність і послідовність їхнього руху. Сукцесійна система в розумінні Ю. Одума (1986) має місце у відчленованому від інших екотопі, тобто вона є особливим типом специфічної динамічної екологічної системи, кожна складова якої є екологічним часовим варіантом наближення до більш-менш стабільного стану, клімаксу як його завершального етапу.

Як розчленована, так і суміщена сукцесійні системи є дискретними, динамічними утвореннями з різними рівнями сукцесійності, тривалості існування серійних рослинних угруповань. Суміщена сукцесійна система поетапно виражається тим або іншим серійним угрупованням, які з наближенням до більш-менш стабільного стану зменшують свою сукцесійність, збільшують тривалість свого існування, адаптивність. Суміщені сукцесійні системи є послідовністю різнотривалих серійних угруповань. Сукцесійні системи мають різні просторово-часові масштаби. У кожного рослинного серійного угруповання індивідуальний розвиток, місце в серії змінюючих одне одного угруповань. Серійне рослинне угруповання відповідно до своїх специфічних екотопічних особливостей може перебувати на різних стадіях сукцесії, що характеризує його. Послідовність рослинних угруповань від піонерних до стадії відносної стабільності прослідковується не в усіх розгорнутих сукцесійних системах.

Сукцесійний стан угруповання, сукцесійність рослинності, рослинного покриву є об'єктом сукцесійного аналізу. Сукцесійний аналіз є системою міркувань, суджень, визначень, схематичних і модельних побудов, розрахунків, експериментів, яка спрямована на пізнання складу сукцесій, існуючого та прогностичного стану біогеоценозів загалом (у тому числі рослинних угруповань). В основі його – екологія рослинності, рослинного, біогеоценотичного покриву, сукцесій, серійних угруповань, їхніх ценопопуляцій з визначенням їхніх статички та динаміки. Сутність сукцесійного аналізу складає встановлення динамічного сукцесійного стану угруповань організмів, у тому числі рослинних, сукцесійних систем.

Ряд рослинних угруповань, який визначає рух вихідного угруповання з різними перехідними станами до більш або менш стабільного стану в певному екотопі, є специфічним системним об'єктом і вписується в єдину сукцесійну систему.

Таким чином, слід визначати два типи сукцесійних систем: розгорнуті, розчленовані, для яких характерні просторово-часова дискретність і вони є рядами угруповань різної сукцесійності, та згорнуті, суміщені з властивою часовою дискретністю, тобто проявом розгортання рослинних серійних угруповань у часі.

Сукцесійні системи відзначаються в багатьох випадках різними спектрами станів рослинних угруповань, а завершальна, термінальна, стадія відтворення рослинного покриву, стадія більш-менш стабільного стану, не є сукцесійною.

С. М. Разумовський (1981) пов'язує сукцесії безпосередньо з екосистемами як певними гомеостатами, що характеризують спрямованість будь-яких змін у напрямку досягнення стабільного стану. Сукцесійна система (Разумовський, 1981) включає тимчасово первинні й вторинні угруповання та є достатньо невираженою в часі. Ми вважаємо більш доцільним визначати сукцесійні системи як сукупності угруповань за конкретними умовами і простором порушеного рослинного покриву, які по-різному розвиваються до стабільного стану.

Природа відтворення корінної рослинності має зональний характер. В умовах зональних ґрунтів або інших субстратів фазово-стадійний процес складається з таких фаз та стадій: бур'янова, розріжено піонерна, хронічно піонерна розріжена на скельних і токсичних субстратах, бур'янова середньоощільна та суцільноощільна, бур'яново-кореневищних трав, кореневищно-бур'янова, кореневищно-нешільно кущових злаків,

нешільно-кореневищних злаків і кореневищних трав, нещільнокущових злаків і щільнокущових злаків, щільнокущових (клімаксових) і нещільнокущових злаків, щільнокущових злаків.

Сукцесійні системи можуть включати декілька або всі стадії та їхні фази, тобто бути неповночленими або не неповночленими. Теоретично природна динамічність рослинності дозволяє виділяти тривалосукцесійні угруповання, які характеризують екотопи з нестабільністю субстратів або постійними порушеннями, та періодично сукцесійні, де періодично змінюється стан стабільності угруповань. Сукцесійність є тимчасовий, мінливий за своїми виразами стан угруповання, що характеризує його розвиток в часі для переходу в інший. Сукцесійність є проміжним станом рослинного угруповання в його наближенні до стабільності, у якому угруповання може перебувати невизначено тривалий час (тривалостабільне).

Сукцесійний стан рослинності в тому чи іншому виділі ландшафту, рослинного покриву можна визначати сукцесійними спектрами рослинних угруповань відповідно до стадій їхнього зонального відтворення.

Сукцесійна ємність рослинності визначається числом угруповань, які знаходяться на тій чи іншій фазі чи стадії наближення до стабільного стану. Сукцесійний зональний індекс обчислюється шляхом ділення кількості всіх сукцесійних угруповань до загального їх числа на даній ділянці рослинного покриву. Для деталізації картини стану рослинності можна використати диференційовані індекси сукцесійності з визначенням фаз і стадій на основі того самого принципу. Індекс піонерності визначається числом угруповань у піонерній стадії, що ділене на загальне число угруповань, індекс кореневищної стадії дорівнює кількості угруповань, які перебувають у кореневищній стадії, до загального числа угруповань того чи іншого виділу рослинного покриву.

Сукцесійність як особливість існування та розвитку рослинних угруповань може бути віднесена до ценопопуляцій, тобто популяцій рослин, які складають ці угруповання. Сукцесійність ценопопуляцій характеризує здатність їх до руху в серії угруповань. Сукцесійно стійкими, або еврисукцесійними, є ценопопуляції, що здатні утримувати свої позиції в ряді серійних угруповань, стenosукцесійними є форми, що займають екологічні позиції в межах певної фази або стадії відтворення природного рослинного покриву. У процесі розвитку угруповань у часі має місце випадання ценопопуляцій внаслідок взаємовідношень з ценопопуляціями інших видів, які виявляються більш екологічно спроможними в даному екотопі та зникають внаслідок самоусунення. Самоусунення ценопопуляцій може викликатися різними причинами, у тому числі високою щільністю, зниженням репродуктивної здатності при накопиченні в субстратах біологічно активних речовин. Аллопатичні чинники сингенезу особливо проявляються на скельних та інших субстратах, збіднених колоїдами (Шанда, 1998). Разом з тим висока самотолерантність ценопопуляцій може забезпечувати їм високу сукцесійну здатність (сукцесійність).

Для динаміки ценопопуляцій рослинних серійних угруповань, крім переформування складу та співвідношень екоелементів у процесі розвитку угруповання до наступної фази та стадії відтворення рослинності, характерними є як постійне поповнення новими ценоелементами, членами подібної, ближньої ценопопуляції, зовні, так і ценопопуляційна експансія популяціохорія як прояв ценохорії угруповання, тобто просторове поширення в ближні екотопи або просторове звуження на фоні впливу екотопічних умов і сусідніх ценопопуляцій та угруповань. Ценопопуляція може підсилюватися одноіменно з іншого угруповання шляхом занесення плодів і насіння. Ценопопуляції одного і того ж виду з різних угруповань можуть зміщуватися на основі обміну діаспорами, оновлюючи свій екоелементний склад, змінюючи їхні співвідношення і відповідно стан і розвиток ценопопуляції. У цьому плані слід розглядати внутрішньоценопопуляційні явища та процеси як автогенез, алогенез ценопопуляцій.

Ценопопуляції рослинних серійних угруповань можуть бути інвазійно (ецеzisно) залежні, екотопічно, термо-, фото-, хеміо-, оро-, субстратозалежними, ценотично

залежними від взаємодії з іншими ценопопуляціями, це обумовлює їхній стан й екологічний та біотичний відбір екоелементів (внутрішньоценопопуляційних форм) з їх індивідуальною та груповою мінливістю.

У теорії популяційної екології рослинних серійних угруповань можна визначити декілька концепцій: 1) субстратну, стосовно дискретності, поліморфізму складу та будови ценопопуляцій; 2) функціональну, що визначає систему взаємодій внутрішньо- та міжценопопуляційних, прояви ценотичної ролі екоелементів ценопопуляцій, їхнього саморегулювання, адаптованості; 3) динамічну, у межах якої досліджуються та осмислюються зміни в ценопопуляціях, переформування екоелементів; 4) еволюційну, що визначається рухом ценопопуляцій за фазами та стадіями розвитку угруповання та їхньою суцесійністю.

У вільні простори заносяться діаспори з ближніх і різних ценопопуляцій, тому в піонерному рослинному угрупованні ценопопуляції формуються як збірні комплекси елементів різного походження. При цьому, починаючи від піонерної фази, усі наступні серійні угруповання відзначаються запасами діаспор як попередніх, так і наступних у серії угруповань. Ецезис є постійним процесом, який покриває всі рослинні серійні угруповання від піонерних до заключних, більш або менш стабільних, проте його ефективність, тобто реалізація занесених діаспор, є різною.

Збірність за походженням екоелементів будь-якої ценопопуляції може бути різною, ценохорія не вичерпує всієї значущості ецезису. Ефективність ецезису, тобто відношення занесеного насіння до того, що проросло, має бути виражена в реальних показниках.

У теорії ценопопуляційного аналізу слід відмітити, що екоелементи мають різне походження та малу схожість при перехресному запиленні. Має бути прояв явищ гетерозису в усіх його варіантах. Це збільшує загалом пластичність, генеративну здатність, життєвість популяції.

У суцесійних системах рух угруповань до стабільності сповільнюється в часі, що обумовлює в них переформування складу, будови та зв'язків. Ценопопуляції, що належать до одного і того ж виду, у територіально близьких різних угрупованнях складають єдину ценопопуляційну систему на основі обміну пилом і діаспорами, що забезпечує постійну рухомість генетичної гетерогенності та екологічного поліморфізму. Ценопопуляції рослин складають екоелементи різної суцесійності та самотолерантності. У ценопопуляціях пізніших етапів розвитку угруповання переважають екоелементи більш стійкі до міжпопуляційних впливів.

Ценопопуляції рослинних серійних угруповань відзначаються певною складністю своєї організованості на основі різноякісності їхніх екоелементів і компонентів екологічних груп, які мають певні поєднання екоелементів, залежних від різних факторів. Ці елементи та компоненти відображають різні рівні індивідуальної чи групової адаптованості щодо того чи іншого фактора. Групи екоелементів можуть бути переформатовані на основі різного характеру адаптованості складаючих їх форм.

Класифікація екоелементів не є універсальною. Екоелементи не є усталено визначеними формами. Один і той самий екоелемент може бути віднесений до різних форм адаптованості і ценотичної активності в рослинних серійних угрупованнях, які змінюють одне одного. Екоелементи ценопопуляцій є лабільними в своїх ознаках і властивостях. Стан ценопопуляцій різних серійних рослинних угруповань оцінюється співвідношеннями різних екоелементів (ізореагентів) за основними морфо-екологічними показниками і співвідношеннями їхніх груп.

Поглибленню знань у складанні та розвитку серійних угруповань має слугувати їхній ценопопуляційний аналіз. Він є системою міркувань, суджень, спостережень, визначень, експериментів, які спрямовані на деталізацію та уточнення складу ценопопуляцій, функціональної значущості екоелементів, їхньої ролі в динаміці ценопопуляцій і серійних рослинних угруповань. Як у суцесійному, так і в популяційному аналізі сутнісними є експериментальні суцесії, спрямовані на з'ясування особливостей угруповань і ценопопуляцій при змінах їх екоелементного складу, щільності,

розподілу рослин у просторі, зв'язків, впливу абіотичних природних і штучних факторів, регульованих людиною, біологічно активних і біокосних або біогенних речовин, вилучення певних екоелементів, введення (підсів) певних видів або екоелементів, зрошення, внесення добрив, полив екстрактами, землювання, створення шаруватих техноземів, зміни літоземів тощо.

Неоднорідність, нерівночленність, поліморфізм і адаптації збереженої толерантної форми в ценопопуляціях рослинних серійних угруповань, які їх характеризують у сукцесіях, слід відносити до всієї їхньої структури – до складу будови та зв'язків. Разом з тим на ценопопуляційному рівні сукцесії супроводжуються мікроеволюційними явищами – мутаціями, дрейфом генів, зміною частот генотипів і відповідно перебудовою генетичної та екологічної структури популяцій.

У різних серійних угрупованнях екоелементи виявляють різну ценотичну активність залежно від свого онтогенетичного стану та адаптивних властивостей. Вони загалом визначають ценотичну активність популяцій у цих угрупованнях. Широке розуміння ценопопуляцій може бути виражене екстраполяційно, з позицій теорії екоморф О. Л. Бельгарда (1971) щодо екоелементів. Множинність екоморфічності екоелементів достатньо широко екологічно (занально) і ценотично обумовлена. Вона вкладається у спектри різної адаптованості екоелементів, їхньої життєвої (ценотичної) активності, з рівнями морфологічної розвиненості, трофічної генеративної здатності, термо- та гігрофільної толерантності тощо. У рослинних серійних угрупованнях виявляються сукцесійно активні і неактивні ценопопуляції відповідно до тієї чи іншої фази або стадії формуючого чи перебудовчого сингенезу (Хлизіна, 2004). Екоелементи як складові ценопопуляцій можуть бути проаналізовані з позицій екоморфічного аналізу на основі їх ознак і властивостей, динаміки та статистики вікових періодів.

У межах різних серійних угруповань локальні, властиві їм ценопопуляції відзначаються різницею поліморфності на основі спільності видових характеристик і належності до однієї ценопопуляційної системи. Склад ценопопуляцій змінюється в процесі відбору адаптивних форм (екоелементів). На перших етапах сингенезу (особливо) і в наступні періоди розвитку угруповання ецезис забезпечує натиск (втиснення, приживання, просування, закріплення) екоелементів у ту чи іншу ценопопуляцію. Співвідношення екоелементів визначає специфічні екоелементні спектри ценопопуляцій за основними екоморфічними характеристиками: цено-, трофо-, гігро-, термо-, геліо-, стереоморфні екоелементи тощо. За виносом хімічних елементів екоелементи ценопопуляцій можна диференціювати більш дробно (широко, деталізовано), відповідно до їхньої трофічної здатності, поглинальної специфічної спроможності.

Широкий екоелементний спектр різних ценопопуляцій забезпечується ецезисом, який є неперервним, безупинним, але ефективність якого щодо поповнення діаспорами тієї чи іншої стадії або їхньої фази знижується по мірі наближення до стабільного стану, у якому втиснення нових видів або їхніх екоелементів сповільнене та блоковане біотичним опором.

Біотичний опір збільшується в процесі заселення нового простору та руху угруповання до стабілізації. В екотопах кар'єрно-відвальних урочищ і в інших техногенних екотопах абіотичний опір обумовлюється щільністю субстратів, їхньою мозаїчністю, повною або локальною їхньою токсичністю в конгломератах, низькою трофічністю та зволоженістю, орієнтацією схилів, складною поверхнею. Зменшення екотопічного опору відзначається нещільністю субстратів, малою токсичністю, достатньою трофічністю, наявністю водоупорних лінз у відвалах, нежорстким термічним режимом тощо. Мозаїчність субстратів обумовлює мозаїчність заселення та розвитку рослинності. Біотичний опір визначається високою щільністю, різнорівневою ритмікою росту та розвитку рослин, накопиченням специфічних речовин.

Абіотичний і біотичний бар'єри є специфічними властивостями рослинних серійних угруповань. Абіотичний (проекотопічний) опір піонерним видам (популяціям) доповнюється біотичним у наступний період розвитку ініціальної піонерної фази бур'янової стадії формуючого сингенезу. У перебудовчому сингенезі (Хлизіна, 2004)

бур'янова фаза може мати локальний характер, особливо коли порушується кореневищна стадія.

Екоелементи однієї і тієї ценопопуляції в одному серійному угрупованні можуть виконувати різні ценотичні функції залежно від своєї ценотичної поліморфності. Можна ценотично та екоморфічно, як згадано вище, диференціювати екоелементи ценопопуляцій. Їхня ценотипична роль може бути сутнісною, помірною і слабкою. Еврісукцесійні екоелементи можуть по-різному проявляти себе в серії угруповань. Зміни співвідношень екоелементів (спектрів) призводять до змін ценопопуляцій. Екоелементи, як елементарні складові ценопопуляції, відзначаються значною екологічною різноманітністю – поліморфністю, яка формується на фоні різноякісних умов. Ецезис, який постачає в угруповання діаспори різного походження, особливо анемохорний, є широко значущим. Анемохорне постачання діаспор одного і того ж виду з різних популяцій цілком логічно буде обумовлювати широкий поліморфізм виду в рослинному угрупованні. У теорії ценопопуляцій рослин серійних угруповань недостатньо опрацьованим є співвідношення їхніх активних, реалізованих і латентних станів, тобто їхнього перебування в біозі, гіпобіозі, метабіозі, анабіозі, за О. М. Голдовським (1977). Геліокриптофіти, криптофіти, терофіти по-різному виявляють себе як компоненти рослинних угруповань. Поліваріантність життєздатності та вікових станів, ценотичних проявів по-різному характеризує кожну ценопопуляцію. Диференційованість ценопопуляцій на екоелементи поглиблено може розглядатися як внутрішньо популяційно екоморфічна. Кожен елемент ценопопуляції може бути по-різному оцінений у своїй екоморфічності щодо індивідуально-групової адаптованості чи преадаптованості до певного фактора або до комплексу факторів. Термоморфи серед екоелементів можуть бути визначені як холодо- та жаростійкі з відповідними пристосуваннями. Гігроморфічність екоелементів може визначатися залежно від преадаптованості.

Один і той самий екоелемент може бути одночасно геліоморфом тіньовитривалості, термоморфом жаростійкості, ксероморфом. В умовах мозаїчності субстратів зберігаються ті екоелементи, які є витривалими до того чи іншого комплексу субстратів чи умов нано- та мікроклімату.

Адаптованість ценопопуляцій на різних стадіях формуючого та перебудовчого сингенезу є відносною, вона визначає тривалість їхнього існування на фоні їхньої сукцесійності та сукцесійності серійних рослинних угруповань. У цій адаптованості інтегруються особливості їхніх екоелементів, кожен з яких як індивід або група має той чи інший рівень толерантності до певного з факторів. Провідні екологічні фактори – трофність, зволоженість, температурна ритміка, рослинна придатність в цілому визначають стан ценопопуляцій і є сутнісними в їхньому існуванні, формують поліморфізм екоелементів.

У рослинних (у тому числі) серійних угрупованнях ценопопуляції диференціюються за рівнями їхньої насиченості угруповання та ценотичних функцій. На ценотичному рівні таксономічну ємність рослинних, у тому числі серійних угруповань (Шанда, 1998), слід уточнено характеризувати як ценопопуляційну, маючи на увазі, що вид може бути представлений інколи двома ценопопуляціями в угрупованні. Ценопопуляційна ємність за своєю сутністю є спряженою з поняттям «ценофонд», яке характеризує число ценотипів, тобто рослин екоелементів різних ценопопуляцій, для яких характерні певні ценотичні функції. Ценопопуляція не завжди може бути представлена одним ценотипом за Л. Г. Раменським (1952), вона може мати широкі екологічні можливості на основі її внутрішнього поліморфізму та генетичної гетерогенності.

Чисельність, щільність, ценотична значущість ценопопуляцій змінюються в межах фаз і стадій розвитку рослинного угруповання.

У процесі формуючого сингенезу на його ранніх етапах має місце екологічний відбір екоелементів ценопопуляцій, який згодом підсилюється біотичним і набуває характеру ценотичного. Конкурентні відносини між ценопопуляціями підсилюються



хвилями ецезису, для них характерними є постійність, нерегульованість, зональна обмеженість видового (екоелементного) складу діаспор, які привносяться в угруповання на основі алохорії.

Ценопопуляції змінюються в своєму складі протягом проходження тієї чи іншої стадії сингенезу. Ці зміни характеризують їхнє розмноження, просування в просторі, ріст, розвиток, життєдіяльність.

У межах однієї стадії має місце постійне поповнення новими екоелементами, тобто ініціальна фаза може захоплювати весь період стадії та органічно переходити в ініціальну фазу наступної стадії, видозмінюючи та доповнюючи попередні стадії.

Хронічно піонерні угруповання скельних, дрібноуламкових схилів зі сланцевими субстратами підпорядковані закономірностям аутоотолерантності: нові рослини поселяються в нових місцях. Постійний натиск нових видів і екоелементів, які уживаються в сукцесійних системах, як ефективний ецезис, нівелює розбіжності фаз перших стадій сингенезу з невисокою щільністю та розбіжністю субстратів.

Ценопопуляції як локальні варіанти будь-якого біологічного виду забезпечуються своїм існуванням екоотопічним і ценотичним розчленуванням у просторі. Зміна ценотичних функцій екоелементів угруповань може призводити до деформування ценопопуляцій і їхнього випадання з рослинних серійних угруповань. Рушіями змін угруповань є зміни в ценопопуляціях, спричинені різними зрушеннями в станах екоелементів. Стани екоелементів змінюються на фоні абіотичних і біотичних факторів, включаючи позитивні та негативні ефекти впливу субстратів, інших і своєї ценопопуляції. Екоелементи можна диференціювати за їхньою життєвістю, конкурентною здатністю, яка є різнотипним виразом адаптованості рослин до середовища.

Сукцесійну активність екоелементів ми розглядаємо як здатність утримувати позиції в різних рослинних серійних угрупованнях однієї сукцесійної системи.

Відбір у ценопопуляціях бур'янової стадії визначає збереження екоелементів аутоотолерантних до загущення (щільності травостану) та концентрації виділюваних ними речовин у процесі життя та посмертного розкладання.

Екоелементам ценопопуляцій рослинних серійних угруповань, як мінливим формам, властивий високий рівень преадаптованості, що забезпечує їхню життєздатність і ценотичну роль, укладається в природну поліморфність того чи іншого виду.

Для ценопопуляцій рослинних серійних угруповань, які природно розвиваються на відвалах гірських порід, характерними є свої як загальні, так і специфічні (щодо морфології органів рослин) фонди морфозів або фенокопій. Важливим моментом є створення ресстрів таких змін на фоні специфічних особливостей екоотопів загалом та будь-яких інших субстратів. Прояви нанізму, гігантизму, неотенії, фасціацій, взагалі тератологічних змін на макроскопічному рівні супроводжуються мікроморфологічними та анатомічними екоотопічно обумовленими виявами. Зосередження зусиль на мезоскопічному рівні (при збільшенні від 3 до 20 разів) дозволило одержати також цілком показові результати, які специфічно характеризують ценопопуляції.

Ценопопуляції одного і того ж виду специфічно варіюють за своїми ознаками та властивостями в кожній серії рослинних угруповань конкретного екоотопу. У процесі проходження всієї серії ценопопуляція накопичує морфози, в кожному угрупованні має свої різноякісні та різнокількісні фонди морфозів і об'єм тератологічного вантажу. Фонди морфозів, якими відзначаються ценопопуляції в різних серійних угрупованнях, мають специфічні та неспецифічні вирази. При цьому спектри (ряди) екоморфозів можуть бути як гомологічними, так і негомологічними. Для поглибленого мікроморфологічного аналізу ценопопуляцій серійних рослинних угруповань доцільним є введення понять «ценопопуляційна ємність екоморфозів» для характеристики порівняльного їхнього поширення та «частота екоморфозів». Частота екоморфозу, як одна з популяційних ознак, є сутнісною для поглиблення уявлень про формотвірний ецезис середовища.

Стеносукцесійні ценопопуляції піонерної фази бур'янової стадії деградують, змінюючи свою чисельність і щільність по мірі поступового переходу до наступної стадії сингенезу.

Дискретність піонерної стадії характеризується формуванням піонерних ценопопуляцій, які певний період утримують свою чисельність і щільність, а потім поступаються іншим.

Для рослинних серійних угруповань характерними є незбалансованість складу, постійний приплив нових видів і випадання існуючих, невпорядкованість складу, будови, зв'язків, постійна їхня рухомість і хаотизм, екоотпичний і біотичний відбір у ценопопуляціях.

Кількісні співвідношення ценопопуляцій є ценопопуляційними спектрами, які є об'ємнішими таксономічних. Ценопопуляційні спектри вегетуючих рослин і потенціальних, латентних банків діаспор можуть сутнісно відрізнятися.

## ВИСНОВКИ

На фоні великої розбіжності техногенних екоотпів, у тому числі у кар'єрно-відвальних урочищах, яка вкладається в типологічну періодичну систему, можна достатньо широко аналізувати рослинні серійні угруповання, що формуються при повному знищенні або порушенні рослинного покриву. Такі угруповання вкладаються у дві сукцесійні системи: розгорнуту щодо територіально близьких угруповань, і суміщену, що характеризує рух угруповання до більш-менш стабільного стану в одному екоотпі. Сукцесійний аналіз спрямований на визначення сукцесійності, її індексів, сукцесійних спектрів, сукцесійної ємності того чи іншого виділу рослинного покриву сукцесійних систем, а також сукцесійності ценопопуляцій, серед яких можна виділити стено- та еврисукцесійні. Ценопопуляційний аналіз має на меті встановлення ценопопуляційних систем, диференційованості екоелементів, екоелементної ємності, спектрів екоелементів, їхньої сукцесійності, значущості ецезисного натиску для ценопопуляцій.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Александрова В. Д.** Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 300-447.
- Белова Н. А.** Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлев. – Д.: ДГУ, 1999. – 344 с.
- Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 336 с.
- Бигон М.** Экология / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таузенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
- Бяллович Ю. П.** Биоекологические основания теории систем лесов // Проблемы биоекологии. – М.: Наука, 1973. – С. 47-53.
- Голубець М. А.** Екологія. – Львів: Поллі, 2000. – 316 с.
- Голдовский А. М.** Основы учения о состояниях организмов. – Л.: Наука, 1977. – 116 с.
- Дідух Я. П.** Популяційна екологія. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
- Емельянов И. Г.** Разнообразие и устойчивость биосистем // Успехи современной биологии. – 1994. – Т. 114, вып. 3. – С. 304-318.
- Ивашов А. В.** Биоекологические системы и их атрибуты // Общая биология. – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115-129.
- Куркин К. А.** Системные исследования динамики лугов. – М.: Наука, 1976. – 284 с.
- Миркин Б. М.** Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
- Мордкович В. Г.** Очерк сукцессионных проблем // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол. наук. – 1988. – № 6, вып. 1. – С. 13-24.
- Мыщак Л. П.** Закон экологической реактивности // Экология та ноосферология. – 1998. – Т. 4, № 1-2. – С. 58-66.
- Одум Ю.** Основы экологии. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
- Разумовский С. М.** Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
- Раменский Л. Г.** О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. – 1952. – Т. 37, № 2. – С. 181-201.
- Сукачев В. Н.** Основы лесной биоекологии. – М.: Наука, 1964. – 564 с.

- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
- Хлизіна Н. В.** Сингенез і літофільні угруповання та сукцесії в теоретичному висвітленні // Ґрунтознавство. – 2004. – Т. 5, № 3-4. – С. 63-69.
- Травлев А. П.** Научные основы техногенной биогеоценологии // Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной Украины. – Д.: ДГУ, 1989. – С. 4-9.
- Шанда В. І.** Теоретичні аспекти складу рослинних угруповань // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д.: ДДУ, 1998. – С. 56-59.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р.** Методологія геоботаніки / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. С. Крисаченко, Я. І. Мовчан. – К.: Наук. думка, 1997.

*Надійшла до редколегії 03.06.09*