



В.Г. СКЛЯР

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

ДИНАМІКА ВІТАЛІТЕТНИХ ПАРАМЕТРІВ ПОПУЛЯЦІЙ ЛІСОУТВОРЮВАЛЬНИХ ВИДІВ НОВГОРОД-СІВЕРСЬКОГО ПОЛІССЯ: ТЕОРЕТИЧНІ ЗАСАДИ ТА СПОСОБИ ОЦІНКИ

К л ю ч о в і с л о в а: популяції, віталітетний аналіз, віталітетна структура, природне поновлення лісів, Новгород-Сіверське Полісся

Вступ

Одним із проявів внутрішньопопуляційної різноманітності є диференціація особин за рівнем життєвості. Це одна з базових передумов щодо системної організації популяцій та прояву в них процесів авторегуляції [6–8]. У сучасних дослідженнях оцінку життєвості часто здійснюють з опорою на віталітетний аналіз, теоретичні засади та алгоритм якого розроблені Ю.А. Злобіним [8–10]. Результати вивчення рослин, різних за рівнем організації, життєвими формами, екологічними параметрами, ступенем рідкісності, довели високий рівень інформативності цього аналізу [1, 4, 11–14, 16, 18–22]. Однак нині значна частка наукових розробок має на меті визначення віталітетних характеристик особин та популяцій лише на певний, конкретний, час спостережень. Питання зміни віталітетних параметрів (рівня віталітету особин, співвідношення в популяції рослин класів «а», «b» та «с» віталітету, значення індексу якості популяцій Q , належності популяцій до якісної категорії процвітаючих, урівноважених чи депресивних) у часі залишається малодослідженим. Оцінка ступеня та характеру динаміки зазначених показників, зокрема, є актуальною для з'ясування особливостей і закономірностей природного поновлення деревних порід, а отже, реалізації лісовими екосистемами здатності до сталого існування.

Природне поновлення деревостану в лісових фітоценозах — це довготривалий багаторічний процес, у результаті якого материнський деревостан

заміщується новим поколінням лісоутворювальних видів [17, 23]. Перш ніж досягнути ярусу деревостану, молоді рослини зазнають чимало різноманітних перетворень [3], які полягають не лише в їх онтогенетичному розвитку, зміні розмірних параметрів і місця в складі лісового фітоценозу, а й у певній динаміці віталітету. Відповідно, дослідження природного поновлення дає змогу розкрити низку теоретичних та практичних аспектів, пов'язаних з оцінкою зміни віталітетних характеристик популяцій або певних сукупностей рослин, представлених у їхньому складі.

Мета публікації — проаналізувати динаміку віталітетних параметрів молодого покоління лісоутворювальних видів за етапами природного поновлення та розглянути можливість використання для оцінки ступеня і спрямованості зазначених змін об'єктивних кількісних показників.

Об'єкти та методи досліджень

Факти й узагальнення, представлені в публікації, є результатами десятирічних досліджень стану насінневого природного поновлення провідних лісоутворювальних видів *Pinus sylvestris* L. і *Acer platanoides* L. у лісових фітоценозах Новгород-Сіверського Полісся.

Природне поновлення супроводжується поступовим проходженням особинами молодого покоління низки етапів. Перелік основних з них і їхня стисла характеристика, здійснені з опорою як на літературні дані [3, 17], так і на результати власних спостережень, наведені нижче.

1. Етап формування сходів і 2—3-річних рослин. У зв'язку з коливанням за роками в лісоутворювальних видів рівня насінневої продуктивності та суттєвою чутливістю наймолодших рослин до еколого-ценотичних умов місцезростань ця фаза відповідає етапу вкрай нестійкого та вразливого природного поновлення.

2. Етап дрібного підросту. Рослини цієї категорії молодого покоління здебільшого заввишки 0,1—0,5 м і входять до складу трав'яно-чагарничкового ярусу.

3. Етап середнього підросту. Особини молодого покоління досягають ярусу підліску та характеризуються висотою до 2,5 м.

4. Етап великого підросту. Реалізується на рівні верхньої частини ярусу підліску. Рослини заввишки від 2,5 до 8,0 м.

5. Етап формування молодих дерев ярусу деревостану. Відбувається перехід особин молодого покоління лісоутворювальних видів з підліску в ярус деревостану. Здебільшого такі молоді дерева ще не вступають у стадію генеративної зрілості.

6. Етап досягнення деревами нового покоління генеративного стану та, відповідно, здатності формувати новий, наступний, цикл природного поновлення. Ці рослини входять до складу другого та (чи) першого ярусів лісових фітоценозів.

На рівні того чи іншого виду рослини, представлені на всіх етапах природного поновлення, формують єдину популяцію, однак її особини, що відповідають кожному окремому етапу, не є ідентичними й утворюють певні сукупності — когорти. Рослини кожної когорти вирізняються комплексом специфічних кількісних та якісних характеристик і в лісових екосистемах займають особливу екологічну нішу та мають індивідуальний еколого-ценотичний статус. Оцінка віталітетних параметрів кожної з когорт здійснена за вимогами класичного віталітетного аналізу, визначеними Ю.А. Злобіним [8, 9].

Результати досліджень та їх обговорення

Перехід когорт із попереднього до наступного етапу природного поновлення може супроводжуватися:

- поліпшенням їхньої віталітетної структури та збільшенням індексу якості Q ;
- погіршенням віталітетної структури і зменшенням індексу якості Q ;
- відсутністю змін індексу якості Q .

Зміна віталітетних параметрів когорт за етапа-

ми природного поновлення може бути пов'язана з поліпшенням чи погіршенням еколого-ценотичних характеристик місцезростань, а також із відмиранням у їхньому складі певної частки рослин (наприклад, найбільш пригнічених). Стабільним індекс якості когорт може залишатися в тому випадку, коли природне поновлення відбувається на тлі сталих еколого-ценотичних умов. За незмінних значень індексу якості не виключені зміни у віталітетній структурі когорт, а саме зміна співвідношення між рослинами класів «а» та «б» віталітету.

Усі три теоретично можливі варіанти динаміки величин індексу якості чітко проявлятимуться лише за умови, якщо початкові значення цього параметра когорти не відповідають ні мінімальним (0), ні максимальним величинам (0,5). Якщо вихідні величини індексу якості популяції є максимально можливими або мінімальними, то за етапами природного поновлення можливі два варіанти динаміки цього показника. За початкового значення індексу якості 0,5 процес розвитку когорт супроводжуватиметься або незмінністю значень даного параметра, або його зменшенням. За початкового індексу якості на рівні 0 він може залишатися незмінним або зростати. Внаслідок прояву віталітетної динаміки певний рівень життєвості, притаманний когортам на проміжних та (чи) кінцевих етапах природного поновлення, може бути досягнутий за різних попередніх рівнів віталітетних параметрів.

Таким чином, формування й існування в складі лісових фітоценозів когорт молодого покоління лісоутворювальних видів супроводжується реалізацією ними віталітетної пластичності та мінливості. Перша з них проявляється в зміні величин індексу якості Q когорт у часі або за різними місцезростаннями (рис. 1). Пластичність є більш вираженою в тому випадку, коли зміна величини індексу якості

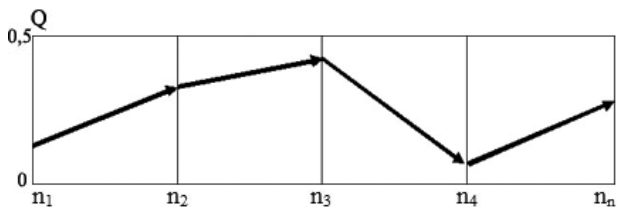


Рис. 1. Ілюстрація одного з теоретично можливих проявів віталітетної пластичності в когорти різних категорій молодого покоління (n_1, n_2, n_3, n_4, n_5 — етапи природного поновлення)
Fig. 1. Illustration of one of the theoretically possible manifestations of vitality plasticity in cohorts of different categories of young generation (n_1, n_2, n_3, n_4, n_5 — stages of natural forest regrowth)

Q супроводжується зміною і якісного типу даної сукупності рослин (наприклад, її переходом із категорії депресивних до категорії врівноважених).

Мінливість віталітету виражається зміною співвідношення в складі когорти частки особин різних класів віталітету (високого — «а», проміжного — «b», низького — «с»). Динаміка віталітетної структури може проявлятися навіть на тлі сталих величин індексу якості Q. У цьому випадку в когортах змінюється співвідношення між часткою рослин лише класів «а» та «b» віталітету (рис. 2).

Пластичність і мінливість тісно пов'язані між собою. Прояв першої з них неможливий без прояву другої. Однак мінливість віталітетної структури не завжди супроводжується проявом пластичності. В природних умовах нерідко спостерігаємо відсутність прояву як віталітетної пластичності, так і мінливості. Такі випадки, зокрема, характерні для когорт, які тривалий час мають мінімальні значення індексу якості, що дорівнюють 0. Теоретично можливі співвідношення між віталітетною пластичністю та мінливістю узагальнені в табл. 1.

Для реалізації віталітетної пластичності важливе значення мають: а) кількісний аспект зміни величини індексу якості Q; б) якісний аспект зміни цього параметра. Перший із них відображає, власне, те, наскільки змінилася величина даного показника. Другий — характер змін (зменшення або збільшення величин Q) і те, чи супроводжувалися ці зміни виходом з діапазону показників певного якісного типу (наприклад, переходом когорт із категорії врівноважених до категорії депресивних).

Оцінка ступеня та характеру віталітетної пластичності в популяційних дослідженнях є достатньо інформативною. Для її отримання ми розробили та

Таблиця 1. Узагальнені дані щодо прояву віталітетної пластичності та мінливості у процесі просторово-часових змін стану когорт

Прояв віталітетної		Наслідки прояву різних співвідношень віталітетної пластичності та мінливості
пластичності	мінливості	
+	+	Зміна віталітетної структури й індексу якості Q
—	+	Зміна віталітетної структури (співвідношення між часткою особин класу «а» та «b») за незмінної величини індексу якості Q
—	—	Незмінність віталітетної структури й індексу якості

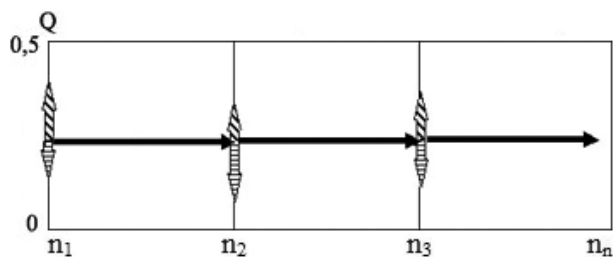


Рис. 2. Ілюстрація теоретично можливого прояву віталітетної мінливості в когорт різних категорій молодого покоління на тлі сталих величин індексу якості Q. n_1, n_2, n_3, n_n — етапи природного поновлення; \rightarrow — значення індексу якості Q на різних етапах природного поновлення; ▨ — варіювання в складі когорти частки особин класу «а» віталітету; ▤ — варіювання частки особин класу «b» віталітету

Fig. 2. Illustration of a theoretically possible manifestation of vitality variability in cohorts of different categories of the younger generation against the backdrop of constant values of magnitude of the quality index Q. n_1, n_2, n_3, n_n — stages of natural forest regrowth; \rightarrow — quality index Q at different stages of natural forest regrowth; ▨ — variation within a cohort of individuals share class «a» vitality; ▤ — variation of individuals share class «b» vitality

апробували спеціальний показник — індекс віталітетної динаміки (IVD — index of vitality dynamics). Він розраховувався за формулою

$$IVD = (Q_n - Q_p) / 0,166,$$

де Q_n — значення індексу якості Q когорти на наступному етапі природного поновлення (розвитку), Q_p — значення цього показника на попередньому етапі природного поновлення (розвитку), 0,166 — величина індексу якості, на рівні якого відбувається перехід когорт з одного якісного типу до наступного (згідно з положеннями класичного віталітетного аналізу за величини індексу якості Q від 0 до 0,166 популяція є депресивною; за Q від 0,167 до 0,333 — врівноваженою; за Q від 0,333 до 0,50 — процвітаючою [9]).

Загалом значення IVD перебувають у діапазоні від $-3,012$ до $+3,012$.

Якщо IVD дорівнює 0, то в когорт зміни величини індексу якості Q за етапами природного поновлення відсутні.

Якщо IVD (за модулем) менший за 1, зміни є незначними.

Коли IVD (за модулем) у межах від 1 до 2, зміни стають суттєвими.

Якщо IVD (за модулем) більший за 2, зміни є значними.

За від'ємних значень IVD стан когорти погіршується, за додатних — поліпшується.

Найсприятливіші для успішного природного поновлення ті випадки, коли на початкових його етапах молоде покоління вирізняється доволі високим значенням індексу якості Q (бажано не менше «врівноважених» показників) і далі, з кожним новим етапом, поліпшується віталітетна структура когорт і зростає індекс якості. На заключному етапі поновлення когорти можуть переходити до категорії процвітаючих, а у верхніх ярусах лісу відбуватиметься успішне доповнення або заміщення материнського деревостану деревами нового покоління високого рівня віталітету. Відповідно, в ході здійснення цієї моделі значення IVD завжди будуть додатними.

Однак того чи іншого рівня віталітетних параметрів на кінцевих етапах процесу самопідтримання лісів можна досягати і в разі прояву за етапами природного поновлення динаміки величин індексу якості Q різного характеру: стабільності, збільшення, зменшення. Для успішного перебігу даного процесу вельми важливо, щоб «комбінація» змін різної спрямованості в остаточному підсумку сприяла суттєвому збільшенню індексу якості Q когорт на завершальних етапах порівняно з початковим.

Теоретичні узагальнення, викладені вище, проілюструємо на прикладі *P. sylvestris* та *A. platanoides*. В умовах Новгород-Сіверського Полісся природне поновлення *P. sylvestris*, яке супроводжується реалізацією всіх основних етапів (від формування сходів до досягнення молодими рослинами генеративної зрілості), зафіксовано в угрупованнях асоціації *Pinetum (sylvestris) hylocomiosum*, а в *A. platanoides* — в угрупованнях асоціації *Acereto (platanoiditis) — Quercetum (roboris) stellariosum (holostaeae)*. У табл. 2 та на рис. 3 відображена динаміка величин індексу Q, яка найчастіше проявляється в зазначених фітоценозах. Вважаємо, що зареєстрована на перших етапах природного поновлення (у *P. sylvestris* — від сходів до середнього підросту, в *A. platanoides* — від сходів до дрібного підросту) тенденція до погіршення віталітетної структури та зниження значень індексу якості Q є наслідком їх зростання в умовах жорсткої кореневої конкуренції з дорослішими особинами (за воду, елементи мінерального живлення) і меншого забезпечення сонячним світлом. Тому здебільшого виживають і виходять у вищі яруси лісу і особини, які вирізняються більшим віталітетом. Це супро-

воджується підвищенням значень індексу якості Q в *A. platanoides* при переході «дрібний підріст → середній підріст», а в *P. sylvestris* — «середній підріст → великий підріст». У подальшому, завдяки тому, що особини, які репрезентують наступні етапи природного поновлення, зростають за кращого освітлення, ця позитивна тенденція набуває сталого характеру. Причиною того, що у *A. platanoides*, порівняно з *P. sylvestris*, вона проявляється на більш ранніх етапах поновлення, є притаманні *A. platanoides* досить швидкий ріст і здатність добре адаптуватися до затінення [2, 3, 5, 15].

Отже, за етапами природного поновлення у *P. sylvestris* та *A. platanoides* у досліджуваних угрупованнях проявляється зміна і віталітетної структури когорт, і їхнього індексу якості Q, тобто реалізується як віталітетна мінливість, так і віталітетна пластичність. При цьому зміни величин індексу Q, в основному, є незначними (модуль IVD менший за 1). Незважаючи на це, динаміка віталітетних параметрів за окремими етапами поновлення супроводжується зміною якісного статусу когорт.

Висновки

У лісах Новгород-Сіверського Полісся процес природного поновлення провідних лісоутворювальних видів супроводжується широким проявом віталітетної мінливості та пластичності. Мінливість проявляється в зміні співвідношення в складі когорт молодого покоління частки особин різних класів віталітету, а пластичність — у зміні величин індексу якості Q когорт у часі або за різними місцезростаннями. Динаміку величин індексу якості за етапами поновлення можна охарактеризувати за допомогою спеціального показника — індексу віталітетної динаміки (IVD), що і підтверджено на прикладі *Pinus sylvestris* та *Acer platanoides*. Він дає змогу оцінити ступінь змін індексу Q та визначити належність їх до певної категорії (незначні, суттєві, значні), а також характер цих змін (стан когорти погіршується або поліпшується). Застосовуючи цей індекс, доцільно враховувати наявність чи відсутність за етапами природного поновлення зміни якісного статусу когорт, що проявляється в їхній належності до категорій депресивних, урівноважених або процвітаючих.

Показник IVD можна використовувати і в дослідженні зміни рівня життєвості когорт за етапами онтогенетичного розвитку. Це передбачає реалі-

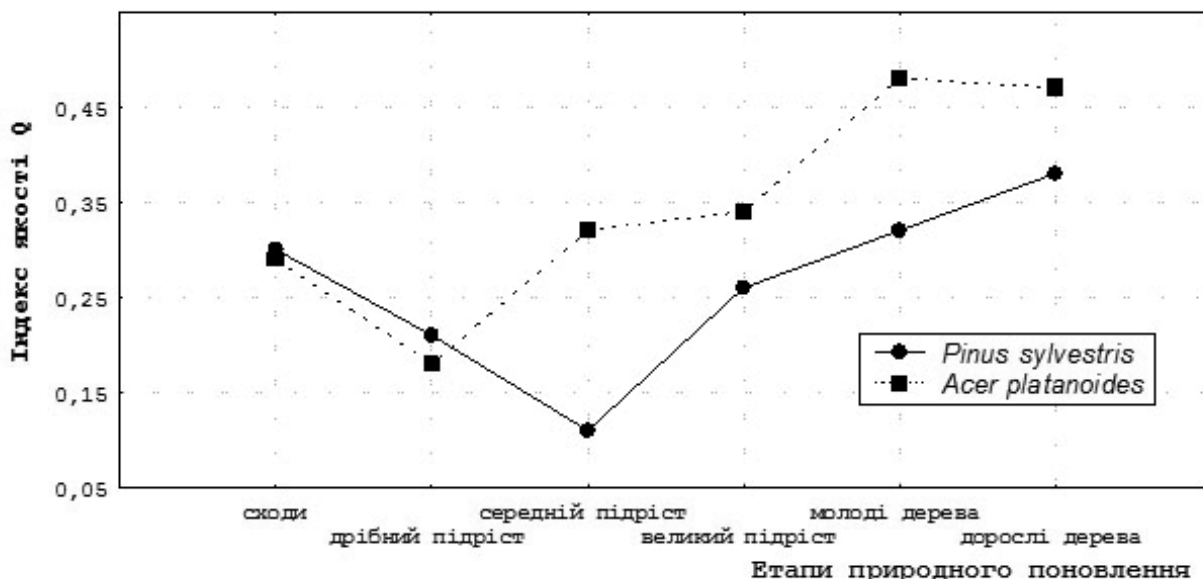


Рис. 3. Зміна індексу якості Q когорт *Pinus sylvestris* і *Acer platanoides* за етапами природного поновлення
 Fig. 3. Changes of the quality index Q for cohorts of *Pinus sylvestris* and *Acer platanoides* by the stages natural forest regrowth

Таблиця 2. Значення індексу віталітетної динаміки (IVD) та зміна якісного типу когорт *Pinus sylvestris* і *Acer platanoides* за етапами природного поновлення¹

Угруповання	Перехід за етапами природного поновлення				
	сходи → дрібний підріст	дрібний підріст → середній підріст	середній підріст → великий підріст	великий підріст → молоді дерева	молоді дерева → дорослі дерева
	<i>Pinus sylvestris</i>				
<i>Pinetum (sylvestris) hylocomiosum</i>	-0,5422	-0,6024	0,9036	0,3614	0,3614
	В-В	В→Д	Д→В	В-В	В→П
	<i>Acer platanoides</i>				
<i>Acereto (platanoidifis) — Quercetum (roboris) stellariosum (holosteaе)</i>	-0,6627	0,8434	0,1205	0,8434	-0,0602
	В-В	В-В	В→П	П-П	П-П

Примітка: для кожного виду в першому рядку наводяться значення IVD, у другому — дані про зміну якісного типу когорти. Д — депресивна когорта, В — рівноважна, П — процвітаюча.

зацію процедури віталітетного аналізу на рівні сукупностей рослин кожного онтогенетичного стану, наявного в складі популяції. Застосування такого підходу може виявитись інформативним для організації моніторингових досліджень за популяціями.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Бондарева Л.М., Злобін Ю.А. Популяції *Hypericum perforatum* L. (*Hypericaceae* Juss.) на північному сході України // Укр. ботан. журн. — 2001. — 58, № 1. — С. 21–26.
2. Букитинов А.Д. Клен. — М.: Лесная пром-сть, 1982. — 85 с.
3. Восточноевропейские широколиственные леса / Р.В. Попадюк, А.А. Чистякова, С.И. Чумаченко и др. — М.: Наука, 1994. — 363 с.
4. Гаврилова М.Н. Віталітетна структура ценопопуляцій некоторых кустарників в різних районах республіки

5. Марий Эл // Вестн. Казанского гос. аграр. ун-та. — 2008. — 7, № 1. — С. 106–111.
6. Дідух Я.П. Якими будуть наші ліси? // Укр. ботан. журн. — 2010. — 67, № 3. — С. 321–343.
7. Жилиєв Г.Г. Життєздатність популяцій // Внутрішньо-популяційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. — Львів: Поллі, 2004. — С. 47–50.
8. Жилиєв Г.Г., Царик Й.В. Концепція життєздатності популяцій // Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. — Львів: Меркатор, 2009. — С. 7–17.
9. Злобін Ю.А. Теорія і практика оцінки віталітетного складу ценопопуляцій рослин // Ботан. журн. — 1989. — 74, № 6. — С. 769–781.
10. Злобін Ю.А. Принципи і методи вивчення ценофітних популяцій рослин. — Казань: КЗУ, 1989. — 146 с.
11. Злобін Ю.А. Популяційна екологія рослин: сучасне становище, точки росту. — Суми: Універ. книга, 2009. — 264 с.

11. Злобин Ю.А., Кирильчук К.С. Популяционная структура пойменных луговых фитоценозов // Изв. Гомельского гос. ун-та им. Ф. Скорины. — 2005. — № 6 (33). — С. 65—70.
12. Кирильчук К.С. Вікова та віталітетна структура популяцій бобових на заплавних луках р. Псел (лісостепова зона) в умовах господарського користування // Укр. ботан. журн. — 2007. — 64, № 3. — С. 418—425.
13. Клименко Г.О. Структура популяції рідкісного виду *Ryola chlorantha* Sw. в умовах Новгород-Сіверського Полісся: Мат-ли XIII з'їзду Укр. ботан. т-ва. — Львів, 2011. — С. 131—132.
14. Коваленко І.М. Структура популяцій домінантів трав'яночагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Віталітетна структура // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 3. — С. 376—386.
15. Кохно Н.А. Клены Украины. — Киев: Наук. думка, 1982. — 183 с.
16. Кривец С.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А. Віталітетна структура древостоев кедр сибирского *Pinus sibirica* Du Roi на юго-востоке Западной Сибири // Вестн. Томского ун-та. — 2008. — № 3. — С. 225—231.
17. Писаренко А.И. Лесовосстановление. — М.: Лесная пром-сть, 1977. — 256 с.
18. Скляр Ю.Л. Популяційна структура *Nuphar lutea* L. (*Nymphaeaceae*) басейну р. Десни // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 2. — С. 175—181.
19. Скляр Ю.Л. Популяційна структура *Nymphaea candida* J. et S. Presl басейну Десни в межах Північного Сходу України // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 4. — С. 495—501.
20. Суєтина Ю.Г., Ямбердова Е.И. Онтогенез и возрастно-віталітетна структура популяцій лишайника *Evernia prunastri* (L.) Ach. // Вестн. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о Земле. — 2010. — Вып. 3. — С. 44—49.
21. Тихонова О.М. Віталітетна структура популяцій деяких видів бур'янів у посівах зернових культур // Вісн. Дніпропетров. ун-ту. Біологія. Екологія. — 2011. — 1, вип. 19. — С. 123—129.
22. Тхазаплизева Л.Х., Чадаева В.А. Віталітетна структура ценопопуляцій видів роду *Allium* L. в умовах Кабардино-Балкарії // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. — 2010. — №6 (112). — С. 42—46.
23. Horn H.S. Forest succession // Sci. Amer. — 1975. — 232(5). — P. 90—98.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 15.01.2013 р.

В.Г. Скляр

Сумської національний аграрний університет, Україна

ДИНАМИКА ВИТАЛИТЕТНЫХ ПАРАМЕТРОВ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ НОВГОРОД-СЕВЕРСКОГО ПОЛЕСЬЯ: ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ И СПОСОБЫ ОЦЕНКИ

Рассмотрены теоретические аспекты изменения виталитетных параметров во времени. На примере естественного возобновления лесов Новгород-Северского Полесья показано, что виталитетные характеристики (виталитет особей, соотношение в составе когорты растений разных классов виталитета, величина индекса качества Q) очень динамичны. Наиболее часто по этапам данного процесса происходит изменение как виталитетной структуры когорт растений, представленных в составе популяций лесообразующих видов, так и значений индекса качества Q. Для оценки степени и характера изменения величин индекса качества во времени, а также по этапам эколого-ценотических процессов предложено использовать специальный показатель — индекс виталитетной динамики (IVD).

К л ю ч е в ы е с л о в а: популяции, виталитетный анализ, виталитетная структура, естественное возобновление лесов, Новгород-Северское Полесье.

V.G. Skliar

Sumy National Agrarian University, Ukraine

DYNAMICS OF VITALITY PARAMETERS FOR POPULATIONS OF THE FOREST-FORMING SPECIES IN NOVGOROD-SIVERSKY POLISSYA: THEORETICAL BASIS AND MEANS OF EVALUATION

Theoretical aspects of the change of vital parameters in time are considered. On the example of natural forest regrowth in Novgorod-Siversky Polissya it is shown that vitality characteristics (vitality of individuals, the ratio in the plant cohort of different vitality classes, the quality index) are very dynamic. The most frequent in the stages of this process is the change in vitality structure of plant cohorts represented in the populations of forest-forming species and values of the quality index. It is proposed to use a special index, the index of vitality dynamics (IVD), to evaluate the extent and nature of changes in the index values of quality during a period of time and in the stages of ecological and coenotic processes.

K e y w o r d s: population, analysis of vitality, vitality structure, natural forest regrowth, Novgorod-Siversky Polissya.