



АДАПТИВНІ ЗМІНИ БІОМОРФ ТРАВ'ЯНИХ ВЕГЕТАТИВНО РУХЛИВИХ БАГАТОРІЧНИКІВ У ХОДІ АНТРОПОГЕННОЇ СУКЦЕСІЇ

ОЛЕКСАНДР С. КЛИМИШИН

Анотація. Досліджені еколого-морфологічні адаптації трав'яних вегетативно рухливих багаторічників *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud. і *L. luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilm. в угрупованнях антропогенної елементарної сукцесійної ценосистеми *Piceetum luzulosum* (sylvaticae), які виявляються в особливостях проходження ними синонтогенезу, у зміні габітуальних параметрів, фітомаси, біоморфологічної диференціації і дезінтеграції особин.

Ключові слова: *Luzula sylvatica*, *Luzula luzuloides*, антропогенна сукцесія, біоморфа, синонтогенез, адаптація

Державний природознавчий музей НАН України, вул. Театральна, 18, Львів, 79008, Україна; museologia@museum.lviv.net

Вступ

За системного підходу біоморфа (життєва форма) є системою еколого-морфологічних адаптацій організмів рівня організації живого, яка визначає загальну конструкцію тіла організму (Парпан і Кокар 2010). Така система адаптацій у рослин виробилася протягом еволюції під постійним впливом комплексу чинників середовища, у т.ч. змін цих чинників в процесі природних сукцесій рослинних угруповань. Очевидно, що адаптивні властивості, набуті рослинами під час природних сукцесій, повинні виявлятися і в ході антропогенної трансформації сучасного рослинного покриву.

Постійний випас, особливо за минулі 150-200 років, призвів до глибокої сукцесійної трансформації корінного рослинного покриву верхньої межі лісу Українських Карпат. На місці клімаксових лісових угруповань у вторинному високогір'ї стали переважати низькопродуктивні похідні фітоценози з домінуванням *Vaccinium myrtillus* L. та щільнодернинних злаків *Nardus stricta* L. і *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. Останнім часом, внаслідок заповідання частини цієї території, тут значно активізувались демуаційні процеси спрямовані на відновлення лісу. Попередніми дослідженнями було виявлено, що за цих умов змінюються чисельність, демографічна структура, віталітет, репродуктивний потенціал, напруженість фітогенного поля ценопопуляцій (Малиновский 1984; Малиновский *и др.* 1986; Климишин 1987; Жилиев 2001 та ін.), а також спостерігається зміна життєвих форм трав'яних багаторічників корінних лісових фітоценозів, які зберігаються у серійних чагарничкових і лучних угрупованнях.

Метою роботи було дослідити деякі еколого-морфологічні адаптивні реакції трав'яних багаторічників клімаксових угруповань, які дозволяють їм витримувати конкуренцію поза межами їхнього еколого-фітоценотичного оптимуму на різних стадіях антропогенної сукцесії.

Матеріали і методи досліджень

Дослідження проводили на межі лісового і субальпійського поясів Українських Карпат в Чорногорі в угрупованнях вторинної антропогенної циклічної, або оборотної, сукцесійної системи корінної вологої мезотрофної чистої смеречини ожикової (Рис. 1), яка складається з дигресивних ексцизійно-пасквальних (Малиновский 1984) і викликаних заповіданням демуаційних клімаксформуючих сукцесійних рядів (Климишин 2009), або з катастрофічних, за В.М. Сукачовим (1964), і послідовних сукцесій, за П.Д. Ярошенком (Ярошенко и Грабарь 1969). При цьому приймали, що будь-які сукцесійні зміни на певній території в умовах сталих флористичних і екологічних чинників, які починаються і закінчуються на певному етапі таких змін угрупованням, практично однорідним з початковим клімаксовим (корінним), тобто мають оборотний характер і здатність повторюватися в часі, є циклічними.

Предметом дослідження були види групи багаторічних короткочоренимих рослин – *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud. і *L. luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilm. Модельним об'єктом при цьому слугувала *L. sylvatica*. За класифікацією О.В. Смірної (Смирнова 1974), в якій

переходить до вегетативного розмноження, яке відбувається шляхом поділу кореневища внаслідок некротичної чи механічної партикуляції. Особини-клоністи мають розгалужене або нерозгалужене кореневище і достатньо добре розвинуту кореневу систему. В свою чергу, вони можуть продукувати нові особини-клоністи. Дочірні особини можуть знаходитися у тому ж віковому стані, бути старшими або ж зазнавати часткове омолодження аж до молодого вегетативного стану.

У старих генеративних особин різко знижується генеративна функція, послаблюється корене- і пагоноутворення. Збільшується число парціальних пагонів і кущів із пониженою віталітетністю та відмерлих. Зменшується кількість придаткових коренів, унаслідок чого нові ділянки кореневища не повністю втягуються в ґрунт, кореневище підсихає, окремі пазушні бруньки відмирають. Цей процес призводить до посиленого старіння особин. Внаслідок вегетативного розмноження утворюються дочірні неомолоджені особини.

Старі вегетативні (субсенільні) особини *L. sylvatica* повністю втрачають генеративну функцію. Їхні розміри значно зменшуються. Посилюються процеси старіння. Особини складаються лише із парціальних пагонів і кущів з пониженою життєвістю. Частішає чергування моно- і симподіального наростання. Малий життєвий цикл зменшується до 1-3, рідше – до 4 років. Сенільні особини *L. sylvatica* представлені переважно окремими парціальними кущами з листками, за розмірами подібними до рослин ювенільного вікового стану. Процеси відмирання переважають над процесами новоутворення. Жива частина кореневища складається всього лише з 1-2-річних ділянок.

Особини-клоністи переважають в усіх ценопопуляціях *L. sylvatica*. Однак у корінному (клімаксовому) угрупованні *Piceetum luzulosum (sylvaticae)* внаслідок високої щільності ценопопуляції, значної інспермації і віддаленості особин між собою клони *L. sylvatica*, рівно як і інших домінуючих лісових вегетативно рухливих рослин, позбавлені просторового виявлення. У вторинних ценозах, через низький ступінь вегетативної рухливості і незначного генеративного поновлення особини присутні у вигляді чітко відмежованих у просторі клонів (Климишин 1981).

У первинному і похідних ценозах виявляються відмінності у проходженні

великого життєвого циклу особинами *L. sylvatica*. У *Piceetum luzulosum (sylvaticae)* вони послідовно проходять усі вікові стани, завершуючи цикл, як правило, у вигляді вторинних моноцентричних особин. У *Vaccinietum (myrtilli) hylocomiosum* і *Nardetum festucosum (rubrae)* пришвиджується час проходження початкових і прикінцевих етапів онтогенезу. У частини особин онтогенез проходить за скороченою програмою, завершуючись у старому генеративному або субсенільному стані. В цих умовах відбувається модифікація великого життєвого циклу, за якої особини не проходять послідовно всіх вікових етапів онтогенезу, а пропускають частину з них, що прискорює темпи онтогенезу і визначає облігатну неповночленність вікового складу їх ценопопуляцій.

Морфометрія габітуальних параметрів і фітомаси особин *L. sylvatica* показала їх зменшення у вторинних ценозах. У всіх ценопопуляціях найбільшу фітомасу мають середньовікові генеративні особини. У *Vaccinietum (myrtilli) hylocomiosum*, у порівнянні з корінною смеречиною, фітомаса дорослих особин зменшується, проте знову зростає в *Nardetum festucosum (rubrae)* – прикінцевому етапі дигресивної сукцесії.

В угрупованнях сукцесійної системи спостерігається біоморфологічна диференціація дорослих особин *L. sylvatica* і *L. luzuloides*, що виявляється у присутності тут двох типів життєвих форм за ступенем морфологічної дезінтеграції: явно- і неявнополіцентричної. У *Piceetum luzulosum (sylvaticae)* присутні особини явнополіцентричного типу, які характеризуються повною пізньою неспеціалізованою дезінтеграцією. Окремі парціальні пагони і кущі таких особин мають підвищену концентрацію фітомаси, розташовані далеко один від іншого і є елементарними джерелами впливу на середовище, або фітогенного поля (Смирнова 1974, Климишин 1987).

У серійних перехідних угрупованнях у досліджених видів відбувається зміна їхньої життєвої форми. У *Vaccinietum (myrtilli) hylocomiosum* у обидвох видів, а у *Nardetum festucosum (rubrae)* у *L. sylvatica*, присутні неявнополіцентричні особини. Для них характерною є часткова і пізня неспеціалізована дезінтеграція. Внаслідок незначних середньорічних приростів кореневищ і низького ступеня захоплення території окремі парціальні кущі і пагони, а також особини знаходяться близько один від

другого, утворюючи в синонтогенезі *L. sylvatica* і *L. luzuloides* компактні клони. У *L. sylvatica* середньорічні прирости у *Piceetum luzulosum* (*sylvaticae*) значно переважають прирости у *Vaccinietum (myrtilli) hylacomiosum* – відповідно 2,68 і 1,02 см. Найменші середньорічні прирости (0,79 см) спостерігаються у *Nardetum festucosum (rubrae)*, де вегетативна рухливість особин ускладнена внаслідок значного ущільнення і задерніння ґрунту. В цих же угрупованнях трапляються і кореневищно-кущові особини неявнополіцентричного типу біоморф, які відзначаються частковою пізньою неспеціалізованою дезінтеграцією.

Висновки

Таким чином, проведені дослідження виявили у трав'яних вегетативно рухливих багаторічників клімаксових лісових угруповань низку адаптивних еколого-морфологічних реакцій на дію алогенних чинників на різних стадіях антропогенної сукцесії, які дозволяють їм витримувати конкуренцію з боку чагарничкових і лучних видів поза межами їхнього еколого-фітоценологічного оптимуму.

Використані джерела

Жиляєв Г.Г. 2001. Виталитетный анализ популяций травянистых растений Карпат. *Проблемы фитоценологии и систематики высших растений (Матер. 6-й Международ. конф. посв. 100-летию проф. А.А. Уранова)*: 63–64.

- Климишин О.С. 1981. Онтогенез і вікові особливості короткокореневищного багаторічника *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin. *Укр. ботан. журн.* 38 (5): 13–17.
- Климишин О.С. 1987. Структура і динаміка фітогенного поля *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin. *Укр. ботан. журн.* 44 (1): 32–35.
- Климишин О.С. 2009. Сукцесійна трансформація корінних деревно-чагарникових фітоценосистем високогір'я Українських Карпат. *Вісник Прикарпатськ. ун-ту. Серія біол.* XIII: 5–12.
- Малиновский К.А. (ред.). 1984. Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре. *Наук. думка, Киев.*
- Малиновский А.К. 1991. Монтанный элемент флоры Украинских Карпат. *Наук. думка, Киев.*
- Малиновский К.А., Царик И.В., Климишин А.С. 1986. Изменения структуры ценопопуляций растений в процессе дигрессивной смены елового леса. *Ботан. журн.* 71 (7): 871–880.
- Нухимовский Е.Л. 1973. О соотношении понятий „партикуляция” и „вегетативное размножение”. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 78 (5): 107–120.
- Парпан В.І. і Кокар Н.В. 2010. Морфологія рослин. Вид-во Прикарпатськ. нац. ун-ту, Івано-Франківськ.
- Смирнова О.В. 1974. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций. *Возрастной состав цветковых растений в связи с их онтогенезом*: 168–195. *Наука, Москва.*
- Сукачев В.Н. 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии. В: Сукачев В.Н. и Дылис Н.В. (ред.). *Основы лесной биогеоценологии*: 5–50. *Наука, Москва.*
- Ярошенко П.Д. і Грабарь В.А. 1969. Смены растительного покрова Закарпаття. *Наука, Ленинград.*
- ZARAŁOWICZ H. 1889. Roślinna szata gór Pokucko-Marmaroskich. *Spraw. Kom. Fiziogr. Akad. Umiej. w Krakowie* 24: 389.

ADAPTIVE CHANGES IN BIOMORPHS OF GRASS CREEPING PERENNIALS IN ANTHROPOGENIC SUCCESSION

ALEXANDER S. KLYMYSHYN

Abstract. Ecological and morphological adaptations of grass creeping perennials *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud. and *L. luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilm. were studied in communities of anthropogenic successional elementary coenosystem of *Piceetum luzulosum* (*sylvaticae*), which are manifested in the passage of sinontogenesis' features, as soon as changes of habit parameters and phytomass, also in biomorphological differentiation and disintegration of the specimens.

Key words: *Luzula sylvatica*, *Luzula luzuloides*, anthropogenic succession, biomorph, sinontogenesis, adaptation

State Natural History Museum, NAS of Ukraine, Teatralna Str., 18, Lviv, 79008, Ukraine; museologia@museum.lviv.net