

УДК 581.52+581.55

А.К. Малиновський

КОЛИВАЛЬНІ ПРОЦЕСИ У ФІТОЦЕНОТИЧНИХ СИСТЕМАХ

Малиновский А.К. Колебательные процессы в фитоценоотических системах // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2006. – Вып. 22. – С. 93-104.

Исходя из концепции организующей роли хаотических изменений, предполагается, что согласованность взаимодействий подсистем в фитоценоотических системах реализуется через комплекс случайных и бессистемных импульсов на организменном, популяционном и ценоотическом уровнях. Такие случайные изменения можно рассматривать как флуктуации, которые приводят к формированию новых признаков или параметров и проявляют или не проявляют четкой причинно-следственной связи. Хаотичность поведения каждой подсистемы накладывает принципиальные ограничения определенной прогнозируемости системы как целого.

Malynovsky, A. **Oscillatory processes in phytocoenotic systems** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2006. – 22. – P. 93-104.

Proceeding from the concept of organizing role of chaotic changes, the authors have made the assumptions, that the coordination of interactions in phytocoenotic systems is realized through the complex of casual and unsystematic impulses at the level of an organism, population and community. Such casual changes should be considered as fluctuation - closed and open-ended cycles, which result into the formation of new characteristics and parameters of subsystems. The fluctuations can exhibit or can not exhibit precise relationship of cause and effect. Chaotic character of behaviour of each subsystem imposes basic restrictions on the possibilities of forecasting, thus the possibilities of forecasting of a system progressing as the whole are kept.

Формування теорії зазвичай йде і від емпіричних досліджень в межах кількісного і семантичного напрямів, що дозволяє виявити деякі стійкі структури і закономірності. Розвиток будь-якої теорії потребує впорядкування величезної кількості конкретних рішень, на основі чого виробляються механізми стандартизації підходів для вирішення завдань різного класу. Як теорія, так і практика не може будуватись на результатах, побудованих на середньостатистичних уявленнях про стани або співвідношення систем. Це ж стосується і прогнозів, побудованих на врівноважених, стаціонарних аспектах.

Концепція незворотності та випадковості процесів у організації та функціонуванні природних систем є загальновідомою. Зміни, які безперервно відбуваються у складних біологічних системах мають характер хаотичних, важко-або не прогнозованих, позбавлених вираженого детермінізму. Натомість зворотність і жорсткий детермінізм є характерним лише для систем із спрощеною структурно-функціональною організацією. Детермінованими і зворотними можуть бути штучні системи, тоді як природні завжди утримують в собі щонайменше елементи випадковості і незворотності.

Розуміння динамічних процесів у біологічних системах різного організаційного рівня ускладнюється випадковістю і не прогнозованістю поведінки на підсистемних рівнях. Різноманітні явища, які мають випадковий характер, ігноруються саме тоді, коли вони не вкладаються у логічні причинно-наслідкові рамки і традиційно

розглядаються як хаотичні і непорядковані зміни або процеси, що не впливають на розвиток, становлення і функціонування біологічних систем.

Прикладом залежності напрямів розвитку фітоценотичної системи від сукупності випадкових явищ можуть бути ініціальні етапи первинних сукцесій на техногенних субстратах. Флористичний склад і ценотична структура агрегацій та угруповань у період формування рослинного покриву є надзвичайно мінливими, оскільки темпи і спрямованість сукцесії суттєво залежать від погодних умов конкретного року, напрямів переважаючих вітрів, хаотичності антропогенних навантажень, наявності чи відсутності видів відповідних екологічних груп у прилеглих ценозах. Випадковість освоєння техногенного субстрату тією чи іншою популяцією надалі може суттєво впливати на перебіг сукцесії – її спрямування і темпи розвитку. Інтенсивність надходження діаспор, екологічні параметри екотопу, тип біоморфи піонерних видів визначають характер і розподіл екологічних ніш в угрупованні, його продуктивність, стійкість, стабільність тощо на невизначено тривалий часовий проміжок. За інших обставин сукцесія може розвиватись за цілковито іншим сценарієм.

Метою даної статті є аналіз характеру та місця коливальних процесів на різних організаційних рівнях у становленні, розвитку та функціонуванні фітоценотичних систем, окреслення їхньої ролі у формуванні основних властивостей і параметрів рослинних угруповань.

З розвитком комп'ютерних технологій стало можливим моделювати непорядковані системи з хаотичною організацією – водоспади, турбулентність, аперіодичність піків енцефалограм головного мозку, формування хмар, розряди блискавок, скупчень зірок у Галактиці, демографічні процеси тощо. Поступово поняття “хаос” трансформувалось у самостійний науковий напрям, побудований за канонами математичної методології і, насамперед, – моделювання складних процесів у живих і неживих системах. Сучасна теорія “хаосу” – це система уявлень про різноманітні форми непорядкованості. Хаос як непорядкована, непередбачена поведінка детермінованих нелінійних систем складає більш високу форму порядку, де випадкові і безсистемні імпульси стають організуючими принципами, на відміну від традиційних причинно-наслідкових зв'язків у теоріях Евкліда і Ньютона.

Узагальнено поняття хаосу зводиться до відсутності детального плану розвитку і становлення системи: існує тільки набір законів, які можуть приводити в дію різні механізми. Система створює себе сама і окресленою є лише загальна схема розвитку, а не окремі її деталі. Хаос приховується за фасадом порядку, але разом з тим у глибині хаосу ховається “надприродний” порядок [13, 3].

Становлення і розвиток теорії хаосу значною мірою завдячує працям Е. Лоренца, який, застосовуючи математичне моделювання, встановив, що навіть мінімальна зміна на початкових стадіях у будь-якому неперіодичному процесі призводить до непередбачених результатів [7, 3]. Модель Е. Лоренца з'явилась внаслідок пошуку рівнянь, котрі б мали неперіодичні рішення стохастичного типу і полягала у використанні таких рішень для довготривалих прогнозів погоди. Е. Лоренц встановив, що мікроскопічні збурення можуть нагромаджуватись і впливати на макроскопічну поведінку. Тобто, незначні чинники, які не сприймаються або непомітні через свою незначущість, спричиняють значну дію, яку не можна передбачити або спрогнозувати.

Всю складність виявлених причинно-наслідкових процесів ілюструє його оригінальне формулювання цієї моделі – так званого “ефекту метелика”, яка стверджує, що “...рух крила метелика в Перу через серію непередбачених і взаємопов’язаних подій може посилити рух повітря і, в кінцевому підсумку, призвести до урагану в Техасі”. У своїй моделі Е. Лоренц виявив не тільки вмонтовану в ній хаотичність, але й певний порядок, який видавався на початку відсутнім.

Рух цієї системи описувався трьома рівняннями з трьома змінними. Використання будь-якого набору з трьох чисел як координати точки у тривимірному просторі дало можливість отримати складне зображення, траєкторії ліній якого ніколи не перетинаються. Криві набули характерного зображення, яке нагадує два крила метелика, або подвійну спіраль в тривимірному просторі. Виявлена Е. Лоренцом хаотична система відповідає механізму роботи водяного колеса: швидкість подачі води рівномірна, ковші набирають воду і колесо обертається в одному напрямку з постійною швидкістю; зі збільшенням швидкості подачі води робота колеса стає хаотичною – ковші не встигають набрати воду і колесо аперіодично починає повертатись у зворотній бік.

Різноманітність і розвиток дисипативних систем, якими також є біологічні системи, пов’язані з поняттям атрактора, який розглядається як узагальнений стан рівноваги, до якого прямує система. Іншими словами, це кінцевий стан спрямування еволюції системи. Атрактор є відсутнім лише у систем, наближених до поняття “ідеального” маятника – позбавленого сили тертя і тяжіння, тоді як рух реального маятника поступово завершується зупинкою у стані рівноваги. Стан врівноваження такої дисипативної системи називають “точковим атрактором”. Таким чином, початкове призначення системи, її еволюція, може бути описана траєкторією, від точки первинного стану до кінцевої точки – атрактора, який є фінальним станом будь-якої траєкторії, руху або розвитку в просторі і часі [13].

Оскільки природні біологічні системи не є абсолютно гомеостатичними, вони не потребують заданого значення регульованої величини [12]. Тобто атрактор для таких систем може і, звичайно, постійно змінюється, а розвиток системи можна уявити як рух по певній траєкторії “від атрактора до атрактора”, кількість яких невизначена. Контроль на рівні біологічної системи здійснюється не зовнішніми цілеспрямованими силами, як у механічних чи термодинамічних системах, а є внутрішнім і дифузним, з наявністю багатьох петель зворотного зв’язку, що забезпечує безперервну змінність природних систем. Така мінливість дає змогу системі виживати – завжди у новий спосіб і у змінній формі. Врівноваженість будь-якої природної системи є не гомеостазом, а динамічною рівновагою. Відтак, термін “гомеостаз” стосовно природної системи слід розглядати не у розумінні статичного і стабільного стану, а як флуктуації в межах фізичних і хімічних лімітів, необхідних для її усталеного розвитку.

Суть системності полягає у скоординованості та спрямованості динаміки усіх її елементів на підтримку існування та функціонування усієї системи, її відносної замкнутості та цілісності [8]. Складові системи (елементи, компоненти системи або підсистеми) розглядаються не тільки як нижчий рівень структурної ієрархії “ціле–частина” або “частина–ціле”, але й у зв’язку “частина–частина”. При цьому пріоритетним для окремих елементів системи завжди залишаються “власні інтереси”,

а біологічна система вищого організаційного рівня несе у собі потенційну загрозу для підсистем нижчого ієрархічного рівня. Таким чином, біологічна система є певним компромісом між "власними інтересами" підсистем і необхідністю підпорядковуватись "інтересам" корпоративним.

Взаємостосунки "частин" і "цілого" значною мірою залежать від рівня складності системи. Характер та інтенсивність взаємозалежностей і взаємозв'язків, конкуренція і співпраця визначають особливості та функціональний стан кожної системи. Для фітоценотичних систем (фітоценозів) цілком придатною видається багаторівнева класифікація механізмів управління системи, де координація дій здійснюється на організаційному, популяційному і ценотичному рівнях. Залежно від ефективності та дієвості механізмів саморегуляції система набуває характерних ознак. До найголовніших властивостей фітоценотичних систем належать: різноманітність, складність, відмінність, стійкість, емерджентність і неідентичність [10].

Функціонування системи спрямоване на підтримання стійкості як її частин, так і системи загалом і здійснюється різноманітними механізмами: обмеженням, змінами структури, співвідношень і зв'язків між елементами, регуляцією чисельності, нагромадженням і перерозподілом речовини й енергії тощо. Загалом стійкість системи – є її властивість протидіяти змінам зовнішніх чинників.

Концепція стійкості екосистем (фітоценосистем) передбачає такі положення: різноманітність визначає стійкість; більша складність системи відповідає її більшій стійкості [6, 11]. Проте виразної залежності між складністю системи і її стійкістю немає. Складні системи можуть бути стійкими і нестійкими, так само як стійкими або нестійкими можуть бути і прості системи [2, 19]. Слід відзначити, що стійкість системи – поняття доволі відносне. Складність організації, структури і змін системи, величезна кількість різного рівня взаємозв'язків і взаємозалежностей між її елементами не піддається оцінці в конкретних промірах, має, загалом, описовий характер і знаходиться, швидше в межах інтуїтивного розуміння цих процесів. Проте зрозуміло, що стійкість системи є наслідком тривалого процесу еволюційно-адаптаційного розвитку як системи загалом, так і окремих її елементів. Стійкість фітоценосистем забезпечується певними комбінаціями видових популяцій, у яких вироблені відповідні адаптивні фізіологічні, біохімічні, екологічні й інші реакції, певною організацією структури.

Одним з головних чинників, а по суті механізмом контролю та регулювання стійкості системи, є її структура. Структура системи визначається як сукупність взаємодіючих елементів, які утворюють єдиний об'єкт, і проявляється у зв'язках між елементами системи, зворотних зв'язках, складі і будові системи. Відтак, питання стійкості та стабільності фітоценосистем насамперед слід розглядати на популяційному рівні, беручи до уваги виживання та самовідновлення ценопопуляцій, які є елементарними структурними одиницями угруповання. Різниця між стійкістю і стабільністю системи полягає у тому, що стійкість системи об'єднує клас явищ, що проявляються при дії стабільного, регулярного чинника, а стабільність – клас явищ, які виникають за дії нерегулярного, нестабільного чинника.

Критеріями стабільності можуть виступати різноманітні оцінки стану популяцій – життєвість, популяційна стратегія, вікова структура, щільність популяції у різні проміжки часу. Вивчення стану популяцій тісно пов'язане з ценотичною замкненістю

угруповання – специфічним режимом (структурою) угруповання, який обмежує проникнення нових видів. Таке специфічне замкнене фітосередовище є системною ознакою стабільності та стійкості угруповання.

Стійкість і стабільність угруповання характеризується багаторівневою природою та проявами специфіки на різних рівнях організації. Стійкість угруповання є іманентною властивістю всіх елементів, полягає у здатності зберігати інваріантну структуру в умовах дії несприятливих чинників і є наслідком тривалого коеволюційного процесу. Механізми зберігання властивостей угруповання, які й забезпечують його стійкість, проявляються у своїй ієрархічності, функціонуючи на рівні популяцій і угруповання загалом. Стабільність угруповання, можливість його функціонування у мінливих умовах середовища зумовлені рівнем адаптації популяцій, ступенем адекватності їхньої структури цим умовам. Адекватність популяцій умовам середовища є основою напрацювання механізмів стабілізації угруповання та механізмів змін фітоценоструктури. Механізми стабілізації можуть проявлятися у тимчасовій або перманентній зміні популяційних параметрів – маси, чисельності, віково-структурної та просторової реакції, зміни або коливання екобіоморфологічної структури та ін.

Особливістю всіх біологічних систем є періодична зміна різних характеристик. Періодичність таких коливань може бути пов'язана із зовнішніми циклічними змінами середовища – вологи, рН, концентрації солей, освітлення, температури, які не є постійними і формують "флуктуюче середовище", так і внутрішніми. Регулярні періодичні зміни величин складають один з типів стаціонарних (незмінних в часі) режимів поведінки системи. Режими які встановлюються з часом і в подальшому залишаються незмінними називаються атракторами. Якщо коливання в системі мають постійний період і амплітуду, підтримуються завдяки властивостям самої системи, система є автоколивальною. Незатухаючі коливання в таких системах стійкі, відхилення від стаціонарного коливального режиму затухають. До класу автоколивальних систем належать метаболічні системи, періодичні процеси фотосинтезу, коливання кальцію в клітині, коливання чисельності в популяціях і угрупованнях тощо.

У постійно змінних умовах середовища структура і зв'язки між компонентами будь-якої біосистеми (популяція, фітоценоз, біогеоценоз, екосистема) перебувають у стані перманентних перебудов, що є проявом своєрідного процесу адаптації до цих змін. Пластичність структурно-функціональної організації є визначальною властивістю усіх живих систем. При цьому взаємозалежність рівня організації й складності системи та особливостями перебігу циклічних зв'язків у ній є важливим еволюційним аспектом.

Важливою формою адекватних змін, спрямованих на підтримання вектору розвитку та стабільності біологічних систем є флуктуації, які властиві різним рівням організації біоти. Відомі циклічні коливання в живих організмах в інтервалах від мілісекунди до декількох років. Клітинні і органні ритми значною мірою залежать від циклічних факторів довкілля, які синхронізують і сприяють інтеграції ритмів в організмі, наприклад, добові ритми утворення нуклеїнових кислот, синтезу деяких ферментів крові, міотичної активності клітин тощо.

За зміни зовнішніх чинників комплекси структурних і енергетичних циклів у біологічних системах перебувають у стані перехідних процесів. Вони відображають

адаптивну реакцію живої системи на зміну зовнішніх чинників, є фундаментальною особливістю живих систем, специфічною тимчасовою і змінною властивостями їхньої організації. Еволюційний аспект тимчасової організації біосистем зводиться до залежності між рівнем організації, складності і особливостями проходження циклічних процесів.

Основні типи поведінки системи пов'язані з певною стійкістю і можливостями пристосування системи та її підсистем. Головними тут є координація взаємодії, ієрархічність системи, здатність системи збільшувати або зменшувати структурну цілісність під впливом навіть незначних збурень. Оцінка стійкості системи можлива через параметри часової і просторової організації коливальних процесів.

Періодичні коливальні режими в гетерогенних (з декількох фаз) фізико-хімічних системах відкриті наприкінці 19 ст. Р. Лізегангом, який встановив періодичність випадання осаду нерозчинної солі при дифузії одного з реагентів у двовірному просторі, заповненому іншим реагентом (кільця Лізеганга). Коливальні процеси відіграють істотну роль у життєдіяльності та розвитку на різних рівнях організації біоти. Теоретична можливість автоколивальних процесів у біологічних гомогенних процесах доведена А. Лоткою у 1910 р., який описав взаємодію двох видів (молекул, організмів) з затуханням коливань швидкості взаємодії та концентрації реагентів. Сьогодні відомі численні автоколивальні системи різного рівня організації. Еволюційне значення автоколивальних процесів має різні функціональні аспекти:

- коливання дозволяють розділити процеси в часі;
- характеристики коливань, їхня амплітуда, фази утримують певну інформацію і можуть відігравати регуляторну роль в каскадах процесів, що відбуваються на різних організаційних рівнях;
- коливальні системи є локальними елементами розподілу активних середовищ, здатних до просторово-часової самоорганізації.

У багатьох типах живих клітин спостерігається коливання внутрішньоклітинної концентрації кальцію, період яких може змінюватись від 30 секунд до 10 хвилин. Створена Dupont and Goldbetter [16] модель процесів включає прихід і вихід кальцію з клітини через плазматичну мембрану, гормонально активоване вивільнення кальцію з пулу, активний транспорт цитозольного кальцію в пул, вивільнення кальцію з пулу, яке активується цитозольним кальцієм, вільний відтік кальцію з пулу в цитозоль.

Класичним прикладом коливальних біохімічних реакцій є гліколіз [15], коли відбувається розпад глюкози та інших цукрів, при цьому сполуки, що утримують шість молекул вуглецю, перетворюються в трикарбоніві кислоти, які включають три молекули вуглецю. За рахунок надлишку вільної енергії в процесі гліколізу на одну молекулу шестивуглицевого цукру утворюється дві молекули АТФ. Основну роль в генерації коливань концентрацій компонентів реакції: фруктозо-6-фосфата, фруктозо-1,6-дифосфата та відновленого НАД (нікотинамінаденіндинуклеотид) відіграє ключовий фермент – фосфофруктокіназа (ФФК).

Складність виявлення прихованих коливальних і циклічних процесів полягає у їхній аперіодичності – зміні фаз, амплітуди і періодів коливань у системі або підсистемах, тобто тимчасовій організації функцій. Тимчасовість організації функцій – належить до фундаментальних властивостей системи, основу якої складають комплекси стійких циклів, які відображають один з головних принципів організації живих систем, так званий принцип стійкої нерівноваги [1].

Стабільність фітоценотичних систем на певних відтинках часу, очевидно, забезпечується тимчасовою організацією функцій, що проявляється у постійних, різного спрямування і амплітуди модифікаціях, які є обов'язковим атрибутом навіть для клімаксових угруповань. Сталість основних параметрів будь-якої саморегульованої системи не виключає можливості змін, які стосуються її компонентів. Власне такі зміни зворотного характеру працюють на збереження цілісності системи взагалі або усталеного вектору й алгоритму її розвитку. Тобто в одних випадках флуктуації "працюють" на збереження умовно стабільного стану, в інших – на дотримання напряду та темпів змін.

Залежно від ефективності та дієвості механізмів саморегуляції фітоценосистема набуває своїх характерних ознак. Питання полягає у тому, як співвідносяться у процесі саморегуляції фітоценотичної системи передбачувані та випадкові регулятори.

Виходячи з концепції організуючої ролі хаотичних змін можна припустити, що узгодженість взаємодій у фітоценотичних системах реалізується через комплекс випадкових і безсистемних імпульсів на організмовому, популяційному та ценотичному рівнях. Такі випадкові зміни можна розглядати як флуктуації, тобто особливі форми модифікації, що полягають у зміні ознак або параметрів певної підсистеми з незначним відхиленням від середнього їхнього значення і виявляють (або не виявляють) чіткого причинно-наслідкового зв'язку.

Флуктуації у фітоценотичних системах є хаотичними і у конкретний часовий проміжок можуть відрізнятися за спрямованістю, амплітудою та інтенсивністю. При цьому природа чинників – внутрішніх чи зовнішніх, які спричиняють ці зміни, не завжди дає змогу адекватно зрозуміти такі флуктуації. Очевидно, що характер таких змін визначається насамперед особливостями самої системи – її компонентів і зв'язків між ними.

Отже, флуктуації фітоценозів слід розглядати як не спрямовані, по-різному зорієнтовані або циклічні зміни рослинних угруповань протягом року або років, що завершуються поверненням до близького до первинного стану [14] і є характерними як для серійних, так і для клімаксових систем. Важливим у цьому визначенні є поняття незворотності змін системи, що полягає у її поверненні до наближеного, але вже відмінного від попереднього стану.

Флуктуації – постійний нормальний стан різноманітних внутрішніх процесів системи. Причини виникнення флуктуацій у системі детерміновані змінами з року в рік або за періоди років метеорологічних умов, гідрологічного режиму, антропогенного впливу тощо. Ці чинники, кожен сам по собі або за сукупністю, прямо або опосередковано, через зміни фітоценозу впливають на ґрунтові організми, які забезпечують мінералізацію відмерлих органів рослин, спричиняють значні коливання чисельності фітофагів, паразитуючих грибів та інших компонентів консортивного блоку, що, своєю чергою, може призвести до зворотного впливу – спричинення різноманітних флуктуацій у фітоценозі.

Найчастіше флуктуації є наслідком короткотривалих зворотних або циклічних змін параметрів середовища, які спричинені дією зовнішніх чинників як природного, так і антропогенного походження. При цьому можливі різні сценарії перебігу флуктуації угруповання: склад і структура угруповання можуть залишатись незмінними, проникнення нових видів відсутнє або період їхньої присутності в

угрупованні нетривалий. В іншому випадку відбуваються незначні зміни складу та структури угруповання, тобто флуктуаційні коливання не проходять безслідно. Істотні структурні перебудови можливі внаслідок масштабних екологічних змін або антропогенного впливу.

Т.А. Работнов [14] відповідно до причин виникнення розрізняє 5 типів флуктуацій: екологічні, антропогенні, зоогенні, фітоциклічні і фітопаразитні. Кожен з типів різною мірою впливає на структуру угруповання, як з можливими наслідками у її перебудові, так і без них. Зокрема, екологічні і спричинені ними зоогенні, фітоциклічні, фітопаразитні флуктуації в угрупованнях є короточасовим відхиленням їхніх параметрів і (або) структурних елементів від певного, доволі умовного стану рівноваги. Виведення систем з такого зрівноваженого стану може сприяти тимчасовій появі або збільшенню участі екологічних популяцій, котрі можуть проникати як із зовні, так і активуватись із пригніченого стану або з банку насіння.

Флуктуаційні зміни відбуваються на рівні окремих особин, популяційних локусів, ценопопуляцій і популяцій. Важливим чинником, який впливає на динаміку і мінливість кожного з рівнів є життєдіяльність організмів інших трофічних рівнів – фітопатогенних, ендоситних, сапротрофних і мікоризотвірних грибів, хребетних і безхребетних фітофагів, комах-запилювачів та інших консортів. Можливі чотири випадки стійкості стаціонарного стану (ценопопуляції, фітоценозу) від флуктуацій:

- стаціонарний стан стійкий відносно від'ємних флуктуацій і нестійкий відносно позитивних флуктуацій;
- стаціонарний стан стійкий як відносно позитивних, так і негативних флуктуацій;
- стаціонарний стан стійкий тільки відносно позитивних флуктуацій;
- стаціонарний стан нестійкий як відносно позитивних, так і відносно негативних флуктуацій.

Флуктуації на рівні особин. Популяції (ценопопуляції) складаються з підсистем – однорідних за певними параметрами або наборами параметрів груп особин (блоків). До основних підсистем ценопопуляцій Ю.А. Злобін [5] відносить такі: а) статеві у дводомних рослин, включаючи особини однієї статі; б) вікові – особини одного вікового стану; в) віталітетні – особини однакового життєвого стану.

Флуктуації на рівні особин (груп особин) проявляються у тривалості та темпах онтогенезу, циклічності періодів спокою, квазісенільності, генерування, а також розвитку окремих структур. Типовими також є відхилення від середніх значень маси надземних і підземних органів, площі листової поверхні, їхнього співвідношення. Зокрема, для видів полікарпічних з поліциклічним типом розвитку пагонів характерним є високий ступінь мінливості щодо кількості циклів їхнього розвитку. При цьому поряд із існуванням чіткого причинно-наслідкового зв'язку з впливом факторів зовнішнього середовища, у багатьох випадках кількість циклів у різних особин чи клонах у межах популяції в подібних умовах місцезростання часто має не прогнозований характер. Отже, флуктуації на рівні особини проявляються у змінності:

1. Темпів і тривалості онтогенезу та циклів відтворення. Проявляється у діапазоні змін вікових станів особини від насіння до повного відмирання, повного або скороченого циклу відтворення, типів поліваріантності онтогенезу, розмноження

тощо: а) розмірна (габітуальна) поліваріантність, що проявляється у зміні габітусу та життєвого стану особин однієї вікової групи; б) морфологічна поліваріантність – різноманітності морфологічних структур у особини на певному етапі онтогенезу; в) поліваріантність розмноження і відновлення, механізмів самопідтримки шляхом активації додаткових факультативних способів розмноження і поновлення – кореневими відприсками, столонами та епігенними кореневищами, відокремленням кореневищ і столонів, виникнення клонів тощо; г) ритмологічна поліваріантність – зміщення фенофаз, асинхронність цвітіння і плодоношення; д) динамічна поліваріантність – різна швидкість індивідуального розвитку: прискорення розвитку, сповільнення онтогенезу, вторинний спокій, омолодження з реверсіями до більш ранніх етапів онтогенезу. Метричні параметри оцінки динаміки розвитку – абсолютна і відносна швидкості росту та формування листової поверхні, тривалість існування листя, надземної і підземної фітомаси тощо.

2. Темпів генеративного і вегетативного розмноження, генеративна (нормальна) і сенільна партикуляція та розростання, що проявляється у особливостях формування моно- і поліцентричної структури клонів – компактної, дочірньої, дифузної тощо.

3. Тривалості утримання території, яка охоплює період від утворення особини до відмирання.

4. Репродуктивної здатності – потенційна і фактична насіннева продуктивність, репродуктивна активність – співвідношення біомаси вегетативних і генеративних органів, співвідношеннями між репродуктивною і генеративною сферами.

5. Темпів нарощування біомаси, співвідношення та динаміка її перерозподілу у різних частин – алокація речовини й енергії, приростів. Можливості розвитку та поновлення у несприятливих умовах середовища залежать від потенцій нарощування біомаси та функціонального її розподілу – алокації речовини і енергії, що проявляється у витратах на процеси росту, розвитку та поновлення [17, 9]. Встановлено, що розподіл енергії і речовини у життєвому процесі залежить від життєвої форми і умов середовища – для видів з коротким життєвим циклом найбільша частка біомаси витрачається на генеративну репродукцію, у багаторічних – зосереджується у вегетативній сфері.

Спроможність до перерозподілу або алокації енергії та речовини окремими особинами, а також обсяги алокації відповідно до змін середовища значною мірою визначають життєздатність популяцій загалом, їхній адаптивний потенціал та еволюційні перспективи. Перерозподіл енергії та речовини звичайно проявляється у змінах біомаси окремих органів – розмірів та маса генеративних пагонів, кореневищ, асимілюючих листків, кількість суцвіть та квітів, бруньок поновлення тощо, котрі є структурно-функціональними елементами генеративної або вегетативної сфер.

За несприятливих умов, зокрема, зміні гідрорежиму, освітлення, посилення конкуренції тощо понад 50 % біомаси зосереджується у підземній частині. З появою вільних ніш та їхньою колонізацією значна частина енергії спрямована на репродукцію, а з стабілізацією умов витрачається, переважно, на вегетативні структури у надземній і підземній частинах. Збільшення підземної маси стосовно загальної маси особин зумовлене необхідністю нагромадження та збереження енергії і зростає з погіршенням умов. Залежно від життєвої форми пошуки і досягнення рівноваги популяцій чи окремих особин з середовищем, забезпечення

самопідтримання та відновлення, можуть реалізовуватись за рахунок зміни активності функціонування генеративної або вегетативної сфер [9].

Темпи нарощування біомаси та її перерозподіл оцінюється за допомогою морфометричних параметрів, які можуть бути метричними та алометричними. До метричних параметрів належать загальна фітомаса, наземна і підземна фітомаса, площа і товщина листя, маса і площа кореневої системи, маса репродуктивних органів, кількість квіток і суцвіть, кількість і вага плодів та насіння. Алометричні параметри виражаються у співвідношеннях на одиницю фітомаси площі листя, ваги коріння, листя і стебла на одиницю фітомаси, площі і ваги листя до висоти стебла, відносний приріст у висоту, щільність суцвіття тощо. Відтак, зміни флуктуаційного характеру можуть стосуватись:

- площі листової поверхні, ККД листової поверхні як відношення середньорічного приросту біомаси до площі листової поверхні;
- інтенсивності фізіологічних процесів (асиміляція, транспірація, поглинання кореневою масою тощо);
- тривалості й інтенсивності росту та новоутворень у підземній і надземній частинах;
- мінливості і пластичності особин (та лабільність життєвих форм).

Мінливість – це варіювання значень параметра навколо його середнього, що стосується функціонально важливих ознак: маси, площі, висоти, репродукції тощо, який вираховується індексом дивергенції та коефіцієнтом варіації. Пластичність – зміна середніх значень, проявляється у зворотності зміни структур і функцій організму, і визначається регресивним аналізом. Пластичність слід розуміти як властивість існувати тривалий час за несприятливих умов не відмираючи, а тільки змінюючи життєвий стан, що може проявлятися у зниженні насінневої продуктивності, припинення утворення генеративних органів та ін., з поверненням до нормального стану за сприятливих умов середовища.

Флуктуації на рівні популяцій. Популяції (ценопопуляції) володіють системними властивостями і розглядаються як підсистема фітоценозу. До системних властивостей належать склад елементів (особин) і характер зв'язків між ними: різноманітністю, що зумовлюється якісною неоднорідністю особин, цілісністю, що забезпечує внутрішню організацію (структурну і функціональну цілісність); стійкістю, що забезпечує збереження ценопопуляції за несприятливих умов [5]. Реакція популяцій на різні умови та зміни умов на одному місці проявляється у змінах вікової структури, чисельності, щільності, морфометричних параметрів тощо, спрямована на пристосування до цих змін і є адаптаційною реакцією. Флуктуації на рівні ценопопуляцій (популяцій) проявляються у мінливості таких параметрів:

- структури і розвитку клонів – від компактної до дифузної, що зумовлено зміною умов і пов'язане з типами біоморф;
- банку діаспор у ґрунті – величини якісно і кількісно змінної як протягом року, так за роками, яка залежить від втрати схожості, потенцій життєвості насіння різних таксонів, внутрішньовидової гетерогенності насіння (генетичного поліморфізму насіння одного виду), поповнення із зовні та гетерогенності умов поверхні ґрунту. Популяція в угрупованні може бути присутньою постійно або періодично у вигляді банку насіння. Банк складає насіння, що належить до однієї з трьох груп – автохтонної, реліктової та інвазійної. Залежності і співвідношення між

кількісним і якісним складом банку насіння та кількісним і якісним складом проростків сьогодні не встановлені навіть приблизно;

- типів самопідтримання, які корелюють зі змінами умов і життєвими формами, появляються у співвідношенні вегетативного і генеративного розмноження: виключно насінневого, переважно насінневого та вегетативного на певних етапах онтогенезу, насінневого та вегетативного, переважно вегетативного, виключно вегетативного;

- вікової структури. Один з найвиразніших, спричинений змінами умов середовища, параметрів, що проявляється у формуванні повночленних і неповночленних вікових спектрів, та за співвідношеннями між віковими групами – інвазійні, нормальні і регресивні. Кожній віковій групі властива своя екологічна ніша;

- просторової структури. Формування просторової структури компактної, компактно-дифузної і дифузної. Мінімуми і максимуми маси окремих особин розподілені в просторі і часі;

- щільності та чисельності. Щільність популяції визначається чисельністю особин або запасом біомаси на одиницю площі, складає число елементів на певній площі або як число елементів або біомаси в агрегації – екологічна щільність. Щільність популяції лімітується потенціями популяції, можливостями потрапляння діаспор, їхнім проростанням, закріпленням та виживанням. Загалом, у збільшенні розміру популяції проявляється експоненціальні, а у розширенні – лінійні залежності;

- життєвості популяцій. Рівні життєвості – низький, середній і високий, які відповідають депресивним, рівноважним і процвітаючим популяціям;

- статевої структури. Типологія статевої диференціації популяцій проявляється за ознаками: гермафродити, однодомні (в тому числі андромоноєцичні, гіномоноєцичні та полігамні), дводомні (у т.ч. андродієцичні, гінодієцичні, полігамнодієцичні), та за ступенем взаємодії: автогенія, гейтогенія, ксеногенія, ідіогенія тощо. У дводомних рослин чоловічі особини більш мінливі, швидше реагують на зміни умов, дають більше рамет і мають меншу смертність [5];

- генетичної структури. Генетична неоднорідність популяції (генетичний поліморфізм) підтримується постійною інвазією ззовні. Формування внутрішньопопуляційних комплексів (груп) зумовлене відсутністю загальнопопуляційної панміксії. Генетична мінливість особин у межах ценопопуляції виникає як унаслідок схрещування, так і мутацій.

Оскільки флуктуації на ценопопуляційному рівні супроводжуються змінами у розподілі ресурсів в екосистемі, то адекватні зміни обов'язково відбуваються й у екологічних нішах популяцій. При цьому сума трансформацій за умови досягнення певної „критичної” маси може кардинально змінити вектор розвитку фітоценотичної системи загалом.

Постійна змінність умов середовища в процесі розвитку фітоценосистем є причиною мінливостей параметрів популяцій, котрі, поряд з мутаціями і рекомбінаціями, можуть призводити до змін як у фенотипі, так і у генотипі. Реакції на зміни умов надзвичайно широкі, що утруднює виявлення залежностей і закономірностей появи ознак і зумовлюючих їх чинників, тому дуже важко встановити характер змін – на рівні генотипу чи фенотипу. Крім того, в межах одного виду реакції особин на однакові умови можуть бути різними [17]. Співвідношення

між стратегією життя виду і стратегіями його популяцій слід розглядати як співвідношення між системою і її елементами.

Таким чином, періодичні відхилення від “норми”, досягаючи певного критичного значення, можуть провокувати певні не передбачувані зміни на різних організаційних рівнях – груп особин, ценопопуляційному, популяційному, ценотичному чи екосистемному. Ігнорування таких відхилень або нівелювання їх через усереднені значення унеможливають об’єктивну оцінку процесів, які відбуваються у біологічній системі, або, принаймні, встановлення ймовірного сценарію розвитку ситуації у перспективі. Хаотичні, на перший погляд, зміни в онтогенезі, анатомії, архітектурі окремих структур, функціонуванні генеративної сфери тощо навіть у незначній частині особин без сумніву провокують певні зміни у просторовій структурі, щільності, способах розмноження, темпах освоєння й утримування території популяцією загалом.

1. Бауэр Э. Теоретическая биология. – М.;Л.: ВИЭМ, 1935. – 206 с.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – 477 с.
3. Глейк Дж. Хаос. Создание новой науки. – СПб.: Амфора, 2001. – 400 с.
4. Злобин Ю.А. Исследование механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценотическую структуру растительного Покрова // Ботан. журн. – 1976. – 61, № 4. – С. 466-479.
5. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
6. Коммонер Б. Замыкающийся круг// Природа, человек, технология. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – С. 16-31.
7. Кратчфилд Д., Фармер Д., Паккард Н., Шоу Р. Хаос // В мире науки. – 1987. – № 2. – С. 16-29. (Scientific American, December 1986, Vol. 255, № 6)
8. Куркин К.А., Матвеев А.Р. Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1981. – №4. – С. 54-74.
9. Малиновський А.К., Білонога В.М. Кореляції морфометричних параметрів рослин // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2003. – Т.18. – С. 157-168.
10. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
11. Наумов А.П. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. – М.: Высш. школа, 1977. – С. 336-398.
12. Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т.1. – 328 с.
13. Пригожин И., Стенгерс И. Время, хаос, квант. – М.: “Прогресс”, 1994. – 342 с.
14. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
15. Рубин А.Б. Биофизика. – М., 1999. – Т.1; 2002. – Т. 2.
16. Goldbetter A., Dupont G., Berridge M. Minimal Model for Signal-Induced Ca^{2+} Oscillations and for Their Frequency Encoding Through Protein Phosphorylation // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 1990. – Vol.87. – P. 1461-1465.
17. Falinska K. Przewodnik do badan biologii populacji roslin. – Warszawa: Wydaw. Nauk. PWN, 2002. – 587 s.
18. Stearns S. The evolution of life histories. – Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. – 237 s.
19. Subrahmanyam C.B. Principles of ecology. – Florida A&M University: McGraw-Hill, 1998. – 379 p.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів,
e-mail:akm@museum.lviv.net