

# Віталітетна диференціація як передумова поліваріантного розвитку в природних популяціях *Homogyne alpina* (Asteraceae) Чорногори (Карпати)

ГЕННАДІЙ ГЕОРГІЙОВИЧ ЖИЛЯЄВ

ZHILYAEV G.G. (2018). **Vitalitative differentiation as a prerequisite for the polyalternativeness of development in natural populations *Homogyne alpina* (Asteraceae) of Chernogora (Carpathians).** *Chornomors'k. bot. z.*, **14** (3): 227–239. doi: 10.14255/2308-9628/18.143/3

The state, demographic dynamics, ontogenesis and the duration of its stages have been studied in the populations of the *Homogyne alpina* of Chernogory (the Carpathians). The article is devoted to new aspects and interpretation of the phenomenon of polyvariance in the development of populations of herbaceous perennials. The results are based on long-term stationary research and monitoring at permanent test sites of the Institute of Ecology of the Carpathians. It is shown that the principles of development of populations of *H. alpina* are formed under the influence of dominants of plant communities. The polyvariance of the ontogenesis of populations is interpreted as a result of adaptive changes in their vital structure. The article summarizes typical variants of ontogenesis of the *H. alpina*. It is concluded that the pattern of population development is the result of ratios and abundance among passive and active individuals. The role of generative reproduction in the sustainability of *H. alpina* populations has been substantiated. Data are presented on the duration of ontogeny in the phytocenoses of the Carpathians depending on the vital structure of the population. It has been established that it is differentiated by vital groups (high, medium and low). As the vital structure deteriorates, the speed of ontogenesis slows down. And this is also accompanied by changes in the overall strategy for the development of populations in general. The author of the article believes that the general auto-correction of populations of herbaceous plants is carried out precisely on such principles. It has been shown that the sustainability of *H. alpina* populations is determined by their ability to change life cycles in accordance with environmental conditions. The belt of spruce forests and shrub biogeocoenoses is defined as the zone of autoecological optimum for the *H. alpina* populations. Separately, the functional role of individuals that are in a state of deep rest is discussed. For this reason, they do not participate in population resumption processes. But they form a population reserve, important for restoring the optimal population structure at critical moments in their lives.

*Key words:* morphogenesis, ontogenesis, ontogenetic structure, vitality structure vitality, vital state, natural population

ЖИЛЯЄВ Г.Г. (2018). **Віталітетна диференціація як передумова поліваріантного розвитку в природних популяціях *Homogyne alpina* (Asteraceae) Чорногори (Карпати).** *Чорноморськ. бот. ж.*, **14** (3): 227–239. doi: 10.14255/2308-9628/18.143/3

У статті узагальнено результати багаторічних стаціонарних досліджень поліваріантності синонтогенезу у трав'яних багаторічних рослин. На прикладі популяції *Homogyne alpina* показано, що на кожному рівні життєвості синонтогенез здійснюється за окремою, специфічною схемою. На цій підставі, природа поліваріантності синонтогенезу інтерпретується як наслідок адаптивних змін віталітетного складу популяцій. Відтак, загальна картина базового (популяційного) синонтогенезу є комбінацією його варіантів за групами життєвості. Наводяться результати спостережень за популяційними змінами вмісту вегетативно пасивних



особин, які знаходяться в стані глибокого спокою і передумови для їх активізації. Виявлено, що зміни чисельності особин, вікового і віталітетного складу популяції *H. alpina* регулюються не смертністю, а внаслідок оперативного перерозподілу між групами репродуктивно пасивних і активних особин. Таким чином, адекватно до дії природних і антропогенних факторів, відбувається автокорекція чисельності і складу репродуктивних особин. Вона проявляється варіаціями онтогенетичного і віталітетного складу, а не безпосередньою перебудовою базової схеми синонтогенезу популяції. Зроблено висновок, що будь-які трансформації віталітетної структури, впливають на формування потоків поколінь та їх заміщення в популяціях. Показано, що масовий перехід в стан глибокого спокою є механізмом консервації відновлювального потенціалу популяцій, який функціонує незалежно від чисельності репродуктивно активних особин. Зроблено висновок, що нарівні з ґрунтовими банками насіння і бруньок відновлення, групи особин, що перебувають в стані глибокого спокою, слід вважати безальтернативним системним елементом популяцій трав'яних багаторічників.

*Ключові слова:* морфогенез, синонтогенез, онтогенетична структура, віталітетна структура, життєвість, життєвий стан, природна популяція

ЖИЛЯЕВ Г.Г. (2018). **Виталитетная дифференциация как предпосылка поливариантного развития в естественных популяциях *Homogyne alpina* (Asteraceae) Черногоры (Карпаты).** *Черноморск. бот. ж.*, **14** (3): 227–239. doi: 10.14255/2308-9628/18.143/3

В статье обобщены результаты многолетних стационарных исследований поливариантности синонтогенеза у травянистых многолетних растений. На примере популяции *Homogyne alpina* показано, что на каждом из уровней жизненности синонтогенез осуществляется по специфической схеме. На этом основании, природа поливариантности синонтогенеза интерпретируется как следствие адаптивных изменений виталитетного состава популяций. Показано, что картина синонтогенеза популяций – это результат сочетаний его вариантов на каждом из уровней жизненности. Приводятся итоги наблюдений за динамикой численности и предпосылками активизации покоящихся особей. Обсуждается тезис, что императивным регулятором возрастного и виталитетного состава в популяции *H. alpina* является не смертность, а оперативное перераспределение численности между группами репродуктивно пассивных и активных особей. На таких принципах, в полном соответствии с действием естественных и антропогенных факторов, осуществляется автокоррекция поведения популяции. Она проявляется вариациями онтогенетического и виталитетного состава, а не непосредственных преобразований базовой схемы синонтогенеза популяций. Сделано заключение, что любые трансформации виталитетной структуры, сказываются на эффективности процессов формирования потоков поколений и их замещения в популяциях травянистых многолетников. Показано, что массовый переход особей в состояние глубокого покоя, является механизмом консервирования восстановительного потенциала популяций, функционирующим независимо от численности репродуктивно активных особей. Сделано заключение, что наравне с почвенными банками семян и почек возобновления, группы жизнеспособных особей в состоянии глубокого покоя, являются безальтернативным системным элементом популяций травянистых многолетников.

*Ключевые слова:* морфогенез, синонтогенез, онтогенетическая структура, виталитетная структура, жизненность, жизненное состояние, естественная популяция

Вірогідно, що масштаби деградації і глобальність наслідків від швидкої втрати видового різноманіття, становить безумовну загрозу подальшому розвитку цивілізації. Вже не йдеться про можливість тотального відновлення природного середовища до вихідного стану. Натомість ще зберігається можливість для заходів, спрямованих на уповільнення темпів і пом'якшення найбільш загрозливих наслідків негативних

процесів, які спостерігаються в природному середовищі. За нашим переконанням, це можливо лише при розуміння базових системних засад популяційно-видової авторегуляції. Адже саме популяції є мінімальними еволюційними одиницями, головними елементами системної організації екосистем, видів, об'єктами охорони і експлуатації [SHMALGAUZEN, 1968; TIMOFEYEV-RESOVSKIY et al., 1973; MALINOVSKIY, 1986; YAVLOKOV, 1987]. Мабуть внаслідок цього, загального, універсального визначення популяції немає і досі. Його роблять в залежності від конкретних дослідницьких задач. Наприкінці двадцятого століття дефініції та інтерпретації цього поняття були темами численних наукових дискусій і публікацій. У контексті цієї статті, ми вважали популяцію системно організованою сукупністю особин одного виду, яка впродовж багатьох поколінь стабільно зберігається на території конкретних екосистем. За такої інтерпретації, базовим критерієм є її життєздатність в функціях повноцінного відновлення, заміщення і розселення поколінь, а відтак збереження еволюційних перспектив [ZHILYAEV, 2001, 2005a]. Інші сукупності особин, які ще не досягли або вже втратили ці функції, вважаються перед- або постпопуляціями (за О.В. Смірноюю [SMIRNOVA, 1998] – популяційними уламками, популяційними залишками, демографічними фрагментами).

Відомості про популяційне життя трав'яних багаторічників свідчать про їх здатність до ефективної перебудови своїх життєвих циклів (поліваріантності синонтогенезу), відповідно до конкретних екологічних умов. Ці алгоритми популяційного розвитку, вважаються іманентною властивістю і базовим механізмом формування популяцій трав'яних багаторічників та їх стійкості в мінливому середовищі [ZHUKOVA, 1995]. Відтак впровадження теоретичних основ популяційної екології в практику господарювання потребує прискіпливих досліджень цих сторін популяційної авторегуляції. Але вони відкривають реальні шляхи для розробки практичних прийомів ефективного збереження, відновлення і раціонального використання природних популяцій трав'яних багаторічних рослин.

У цій статті наводяться результати багаторічних стаціонарних досліджень явища поліваріантності синонтогенезу як механізму життєзабезпечення модельної популяції підбілика альпійського *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) при перебудовах її віталітетної і онтогенетичної структури.

### Матеріали та методи досліджень

Наші стаціонарні дослідження над модельною популяцією підбілика альпійського *Homogyne alpina* тривають вже понад сорок років. У Карпатах модельна група *H. alpina* налічує декілька десятків видів рослин [ZHILYAEV, TSARYK, 2009]. Це дозволяє коректну екстраполяцію результатів наших досліджень і на їх популяції. Вони здійснювалися на постійних пробних площах біологічного стаціонару Інституту екології Карпат НАН України. Трансекти знаходилися в лучному угрупованні (1360 м над р.м.) на північному схилі гори Пожижевська, вище межі смерекового лісу. Після припинення господарського використання в 1974 році на цій території відбулися послідовні зміни рослинних домінантів: *Nardus stricta* L, *Festuca rubra* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Vaccinium myrtillus* L. [ZHILYAEV, 2015]. Нині тут спостерігаються процеси відновлення смерекового лісу, але *V. myrtillus* залишається домінантом і розширює своє популяційне поле.

Як довгокореневищна вегетативнорухлива багаторічна рослина *H. alpina* є типовим представником явнополіцентричних біоморф [CENOPULATION OF PLANTS, 1976]. Дорослі особини мають довге гіпогеогенне кореневище, на якому шляхом вегетативного розмноження формуються парціальні кущі. Просторово вони є досить розрідженими, а їх мінімальні фітогенні поля не перекриваються [URANOV, 1965;

SMIRNOVA, 1976]. В подальшому, коли кореневище відмирає, парціальні кущі продовжують свій розвиток самостійно, як окремі елементи. Хоча в Карпатах *H. alpina* не є едіфікатором рослинних угруповань, за всіх демуаційних змін вона залишалася серед доповнюючих або стабілізуючих популяцій [ZHILYAYEV, TSARYK, 1993].

Методичною базою наших досліджень були класичні прийоми популяційного аналізу, які не потребують окремих пояснень [RABOTNOV, 1950a,b, 1960; MALYNOVSKYY, RABOTNOV, 1974; SENOPULATION OF PLANTS, 1976, 1977; ZHUKOVA, 1995; FALIŃSKA, 1996].

На 200 облікових квадратах (0,5 x 0,5 м) стрічкового трансекту, загальною площею 50 м<sup>2</sup>, були закартовані всі особини *H. alpina*. Їх диференціювали за ознаками життєвості (висока – **Ж-1**; середня – **Ж-2**; низька – **Ж-3**), онтогенетичного стану, походження (вегетативне або насінневе), сезонної активності (вегетують, знаходяться в стані глибокого спокою, квазісенільні, тимчасово неkwітучі тощо). Обліки повторювали щорічно і відмічали зміни цих ознак. Це дозволило виявляти характерні закономірності їх трансформацій, варіантність синонтогенезу і обґрунтувати пріоритети тих чи інших елементів в заміщенні поколінь.

Віталітетну структуру визначали за співвідношеннями в популяціях особин різних рівнів життєвості. У розвиток ідей віталітетного аналізу [URANOV, 1960; VORONTSOVA et al., 1976; ZLOBYN, 1989] ми диференціювали поняття "життєвість" особин, як дискретну і незворотну ознаку потенцій для їх постембріонального розвитку і поняття "життєвий стан" як континуального змінного показника і міри реалізації цих потенцій в поточних умовах. Кодекс ознак життєвості і життєвого стану, як і прийоми їх ідентифікації у трав'яних багаторічників неодноразово висвітлювався в наукових публікаціях [ZHILYAYEV 2005a,b; ZHILYAYEV, TSARYK, 2009]. Принагідно зауважимо, що деякі дослідники оперують ідентичним поняттям – "віталітет". У контексті цієї статті життєвість і віталітет інтерпретуються як синоніми.

Як більшість трав'яних багаторічників, які мають здатність до вегетативного розмноження, життєвий цикл *H. alpina* не обмежується розвитком окремого організму (простим онтогенезом, за Г.Г. Левіним [LEVIN, 1961, 1963]). Їм притаманний складний синонтогенез [NUKHYMOVSKYY, 1973, 1997], коли, завдяки вегетативному розмноженню, виникає декілька фізично розділених (сінкондівід) або нерозділених (складний індивід) партикул. В англомовній літературі особини насінневого походження називають генетами (**genet**) – організм або сукупність організмів, що виникли з однієї зиготи. Натомість особини вегетативного походження називають раметама (**ramet**). Вони являють собою частину складного індивіду (генети) або самостійний індивід вегетативного походження. Відтак, рамети завжди є генетично ідентичними частинами материнських генет [HARPER, 1977]. Вегетативні нащадки першої хвилі вегетативного покоління від генет *H. alpina* (рамети першого порядку), як і подальше вегетативне потомство (рамети другого, третього і т. д. порядків) продовжують своє життя як надіндивідууми – клони, сінкондивіди або множинні особини. На відміну від генет, онтогенез рамет (приватний онтогенез) не включає всієї послідовності онтогенетичних (вікових) станів.

Онтогенетичний стан особин позначали традиційно: насіння (**se**); сходи (**p**); ювенільні (**j**); иматурні (**im**); віргінільні (**v**); молоді генеративні (**g<sub>1</sub>**); зрілі генеративні (**g<sub>2</sub>**); старі генеративні (**g<sub>3</sub>**); субсенільні (**ss**); сенільні (**s**) [RABOTNOV, 1950b; URANOV, 1960, 1973]. Тимчасово неkwітучі і особини в стані спокою позначали: віргінільні (**v<sub>0</sub>**); молоді генеративні (**g<sub>1</sub>v**); зрілі генеративні (**g<sub>2</sub>v**); старі генеративні (**g<sub>3</sub>v**), а квазісенільні, – "**ks**" [ZHUKOVA, 2001].

За критеріями онтогенетичного складу популяції оцінювали в категоріях

регресивних, інвазійних, нормальних, а віталітетного – процвітаючих, рівноважних або депресивних [URANOV, SMIRNOVA, 1969; SENOPULATION OF PLANTS, 1976; ZLOBYN, 1989].

### Результати досліджень та їх обговорення

Явище поліваріантності (мультиваріантності), як здатності трав'яних багаторічників до адекватних модифікацій синонтогенезу в конкретних екологічних умовах, визнається важливим механізмом їх адаптивної авторегуляції [ВЕРКО, 1976; ЗНІЛҀАЕВ, 1986; ЗНУКОВА, 1995]. Це виглядає змінами послідовності і тривалості (темпів розвитку) онтогенетичних станів або ефективності насінневого і вегетативного розмноження. Відомо, в тривалому часі, без притоку нових генет, вегетативне розмноження не може забезпечити повноцінного відтворення популяцій. В кінцевому результаті це призводить до їх старіння і деградації [URANOV et al., 1970]. Хоча є немало прикладів, коли популяції десятки років підтримувалися винятково вегетативним поновленням, наступав момент, коли виявлялося, що для подальшого збереження їх у життєздатному стані необхідно бодай епізодичне омолодження насіннєвим шляхом [GRASHCHENKOVA, 1974; ЗНІЛҀАЕВ, 2015a].

Стає зрозумілим, що для вирішення будь-яких питань зі збереження природного біорізноманіття потрібно розуміння базових алгоритмів і засад поліваріантного розвитку конкретних популяцій. Скрупульозні дослідження цих аспектів є витратними за часом і потребують регулярних багаторічних обліків, які неможливо реалізувати маршрутними методами. Відтак, в багатьох випадках постембріональний онтогенез трав'яних рослин обмежують описами морфологічних трансформацій від народження до смерті простих індивідуумів (морфоонтогенез, морфогенез). Тобто розглядають лише послідовність змін морфоструктури (онтогенетичних станів) особин, без урахування наслідків їх гетерогенності за життєвістю (Рис. 1).

Попри всю важливість вивчення таких закономірностей індивідуального морфогенезу і описів вікового (онтогенетичного) стану особин, цього недостатньо для адекватного популяційного аналізу. Адже ще більш важливою передумовою функціонування механізмів авторегуляції популяцій є диференціація їх особин за ознаками віталітетного складу (життєвість, життєвий стан) і походження (насіннєве, вегетативне).

Слід сказати, що розпочинаючи свої дослідження (1974 р.), ми базувалися на традиційних поглядах про континуальність і зворотність ознак життєвості. Але схема синонтогенезу *H. alpina*, що була побудована за такими засадами, виявилася надзвичайно громіздкою і непридатною для практичного використання (Рис. 2). Було неясно, як за такої безлічі можливих модифікацій вже за рік-два відбувалися адекватні перебудови базових шляхів синонтогенезу популяціях. За такої традиційної інтерпретації це неможливо пояснити, оскільки кількість теоретично можливих варіантів синонтогенезу *H. alpina* не піддається обліку (рис. 2).

Адже за усним повідомленням Л.О. Жукової на конференції пам'яті проф. А. А. Уранова (Пушино, 1982 р.), для *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. ця цифра перевищує шість порядків. З цього виходить, що універсальних варіантів синонтогенезу не існує. Тобто в кожному окремому випадку він здійснюється за окремою, специфічною схемою. Можливо, це є справедливим у відношенні до деяких реліктових популяцій, які весь час незмінно знаходилися в тренді природного еволюційного процесу. Але для переважної більшості випадків механізм оперативних змін синонтогенезу, адекватно змінам екологічної ситуації, залишався незрозумілим. Ясно, що це не може відбуватися переглядом всіх можливих варіантів шляхом проб і помилок.

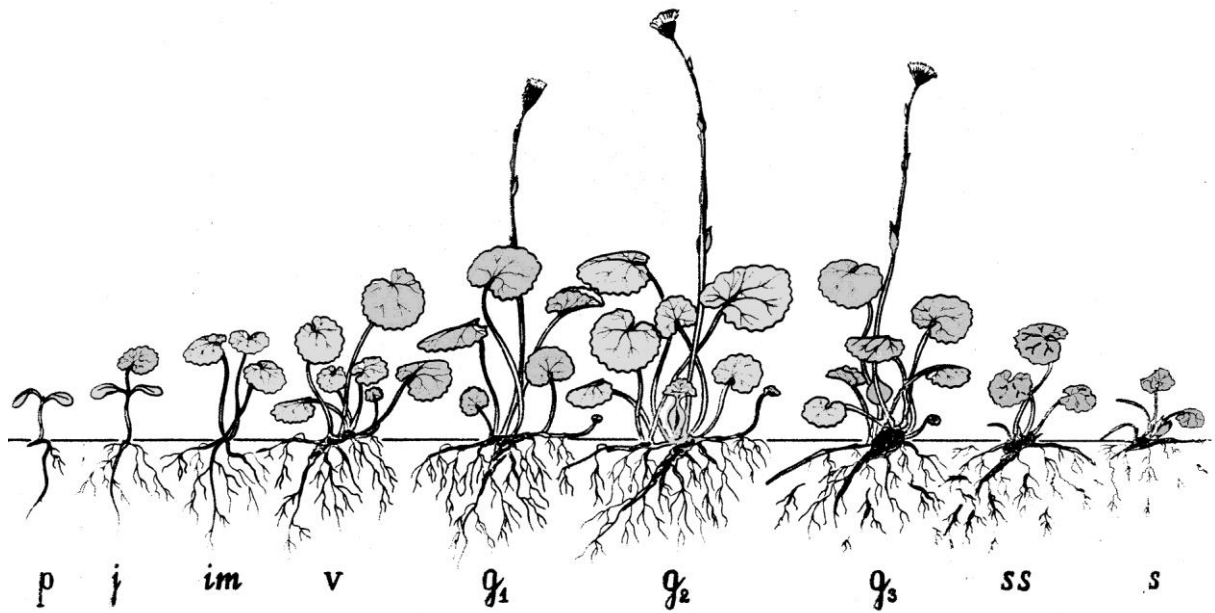


Рис. 1. Морфогенез *H. alpina* в природних популяціях Чорногори (Карпати).  
 Fig. 1. Morphogenesis of *H. alpina* in natural populations of Chornohora (Carpathians).

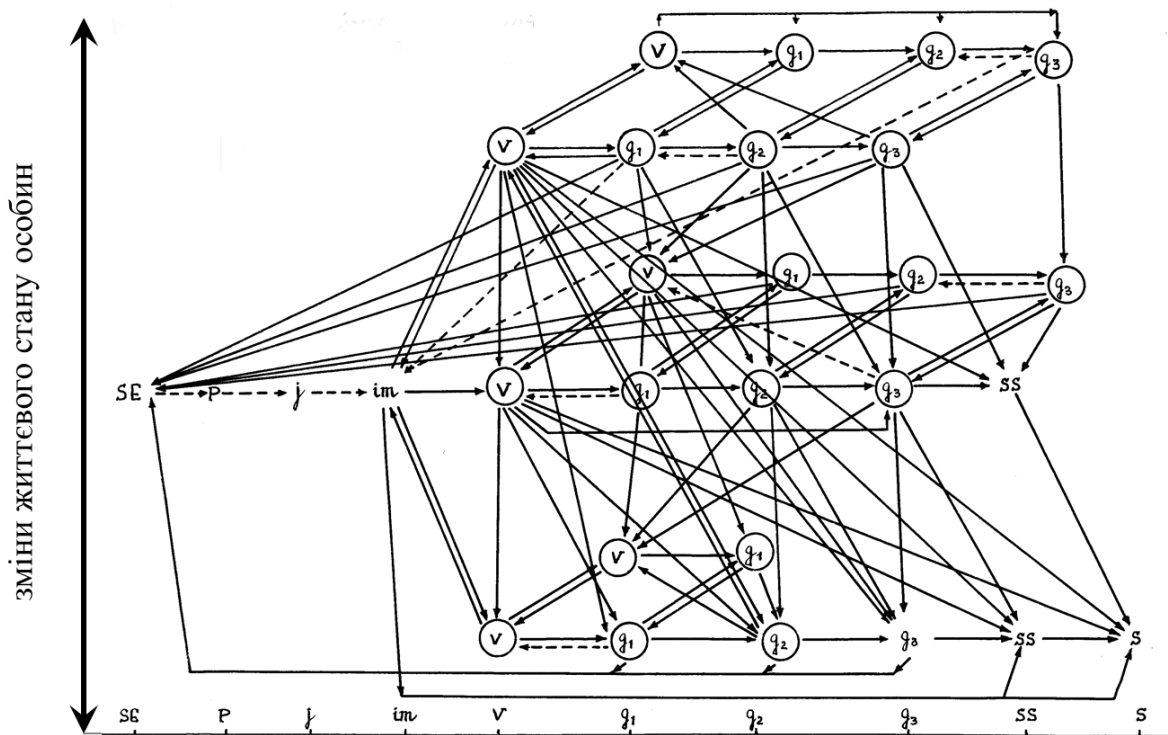


Рис. 2. Схема синотогенезу *H. alpina* в популяціях Чорногори (без диференціації за рівнями життєвості).

Процеси:  $\longrightarrow$  – старіння;  $\longleftarrow$  – омолодження;  $\text{—}$  – регулярні;  $\text{---}$  – епізодичні.

Fig. 2. Scheme of *H. alpina* synotogenesis in the natural populations of Chornohora (without differentiation by levels of vitality).

Processes:  $\longrightarrow$  – aging;  $\longleftarrow$  – rejuvenation;  $\text{—}$  – regular;  $\text{---}$  – episodic.

Втім це протиріччя зникає, якщо прийняти концепцію дискретності і незмінності ознак життєвості, а варіанти синотогенезу диференціювати за відповідними віталітетними групами. На прикладі *H. alpina* можна бачити, що в кожній з них

реалізується специфічна, якісно консервативна схема, з обмеженими можливостями до модифікацій (рис. 3).

Слід наголосити, що схема на цьому рисунку є узагальненням ходу життєвих циклів винятково материнських генет, без врахування приватних синонтогенезів їх вегетативних нащадків. Можна бачити, що генети *H. alpina* або проходять всі онтогенетичні стани до моменту їх природної (сенільної) смерті, або пропускають деякі з них внаслідок прискороеного старіння. Натомість повністю або частково відокремлене вегетативне потомство генет продовжує свій розвиток (приватний онтогенез).

Нагадаємо, що в ході вторинної сукцесії на території досліджень змінилося чотири основних (монодомінантних) і три перехідних (полідомінантних) рослинних угруповання. З введенням заповідання в 1974 році ці процеси пришвидшилися і в 1980-1981 роках популяція *N. stricta* вже домінувала разом з *F. rubra*, яка з 1984 року стала тут монодомінантною. Аналогічно відбувалося її заміщення популяцією *D. cespitosa* (1988–1997 роки), а згодом – *V. myrtillus*.

Притому, що за групами життєвості, схеми синонтогенезу *H. alpina* за час наших спостережень майже не змінювалися. Відповідно, залишалося сталим і число можливих онтогенетичних станів (ступенів свободи) рамет першого порядку. Наприклад (рис. 3), вегетативне потомство віргінільних генет високої життєвості може бути неомолодженням і поповнювати віргінільну групу (**v**), неглибоко омолодженням (**im**), постарілим (**g<sub>1</sub>**) або глибоко постарілим (**g<sub>3</sub>**). Тобто кількість можливих онтогенетичних станів у рамет першого порядку залишилося незмінним – 4. Натомість істотно змінювалися кількісні показники інтенсивності вегетативного поновлення і омолодження.

Аналогічна картина спостерігалася в усіх інших випадках незалежно від онтогенетичного стану і життєвості материнських генет. Таким чином, хоча демутаційні процеси і зміна домінантів в рослинному угрупованні супроводжувалося неухильним зниженням чисельності і репродуктивної активності *H. alpina*, кількість ступенів свободи при вегетативному розмноженні не змінювалася: **Ж-1** (**v** – 4, **g<sub>1</sub>** – 5, **g<sub>2</sub>** – 5, **g<sub>3</sub>** – 5); **Ж-2** (**v** – 2, **g<sub>1</sub>** – 6, **g<sub>2</sub>** – 5, **g<sub>3</sub>** – 4); **Ж-3** (**v** – 4, **g<sub>1</sub>** – 4, **g<sub>2</sub>** – 6, **g<sub>3</sub>** – 4). Інакше кажучи, модифікації синонтогенезу до конкретних екологічних умов є наслідком перебудови його магістральних шляхів за рахунок регуляції потоків вегетативного потомства.

Притому, що поліваріантність розвитку трав'яних рослин є очевидним науковим фактом, постає питання, як за такої жорсткої детермінованості правил переходу, коли рамети можуть поповнювати лише певні онтогенетичні групи, встановлюється демографічний баланс і відбувається оперативна регуляція популяції, адекватно до екологічних змін. Насправді цього протиріччя немає. Адже потрібно згадати той факт, що особини різної життєвості відрізняються за своїми екологічними оптимумами і толерантністю до природних і антропогенних факторів [ЗНІЛУАУЄВ, 2005а]. Відтак, критичні для одних, вони (фактори) бувають менш значущими для інших груп життєвості. В таких випадках, саме останні набувають пріоритетного значення в процесах заміщення поколінь в популяціях [ЗНІЛУАУЄВ, 2015в]. За групами життєвості і загальний баланс, і вектор процесів старіння і омолодження є іншим. Відтак, будь-які зміни віталітетної структури будуть змінювати загальну картину синонтогенезу на популяційному рівні. Принагідно зауважимо, до аналогічного результату призводять і зміни онтогенетичного складу популяції *H. alpina*. Але це інший важливий аспект популяційної авторегуляції, який вартує окремого обговорення.

У контексті цієї статті хочемо звернути увагу ще на один фактор, який безпосереднім чином впливає на формування базового варіанту синонтогенезу популяції.

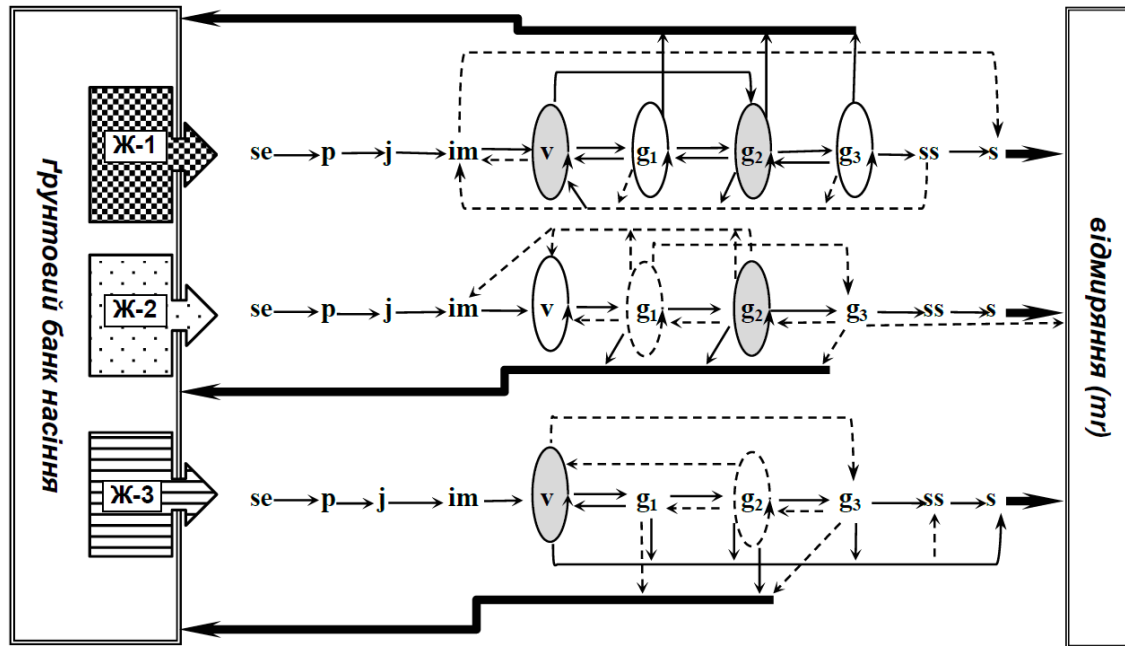


Рис. 3 Варіантність синотогенезу *H. alpina* в популяціях Черногора (Карпати) за групами життєвості:

○ – ключові групи; Процеси: → – старіння; ← – омолодження; ○ – розмноження неомолодженням потомством; — – регулярні; - - - – епізодичні.

Fig. 3 Variants of *H. alpina* synotogenesis in the populations of Chornohora (Carpathians) by the vitality groups:

○ – key groups; Processes: → – aging; ← – rejuvenation ○ – vegetative reproduction without rejuvenation; — – regular; - - - – episodic.

Йдеться про групи дорослих особин, які перебувають в квазісенільному, тимчасово нектівучому або стані глибокого спокою. Оскільки зовні такі особини є малопомітними, їм нечасто приділяють належну увагу або зовсім не враховують в популяційному аналізі. Але важливо, що вони не відмирають, а залишаються популяційним резервом, який швидко активізується за сприятливих умов. Виявилось що саме так – змінами своєї репродуктивної активності материнські генети реагують на поточну екологічну ситуацію. І хоча наші дослідження показали, що вміст таких особин не є стабільним, вони відіграють надзвичайну роль в функціонуванні модельної популяції *H. alpina* (табл.).

Для прикладу, послідовна зміна домінантів: *N. stricta* → *F. rubra* → *D. cespitosa* → *V. myrtillus* супроводжувалася відповідними змінами вмісту репродуктивно активних особин  $g_2$  високої життєвості: 87 % → 99 % → 79 % → 46 %,  $g_1$  – 78 % → 98 % → 71 % → 3 %. Аналогічно відреагували особини з групи середньої: 92 % → 96 % → 94 % → 29 % ( $g_2$ ) і, 90 % → 92 % → 92 % → 48 % ( $g_1$ ); та низькою життєвості: 84 % → 89 % → 88 % → 61 % і 88 % → 87 % → 87 % → 75 %, відповідно.

Оскільки в пулі пасивних особин спрямованість цих процесів є протилежною, можна думати, що зміни чисельності особин, вікового і віталітетного складу регулюються не стільки смертністю, а більшою мірою перерозподілом між групами активних і пасивних особин. Відтак стає можливою і реально здійснюється оперативна автокорекція чисельності і складу репродуктивних особин до дії природних і антропогенних факторів. У такому випадку вона не потребує жодних принципових перебудов базової схеми синотогенезу, а реалізується у відповідності до онтогенетичної і віталітетної диференціації популяції. Таким чином, будь-які їх варіації позначаються на ефективності потоків оновлення поколінь в популяціях.



Вміст репродуктивно пасивних особин в складі популяції *H. alpina* в процесі демутації

Table

The content of reproductively passive individuals in the *H. alpina* population during the process of demutation

Домінанти угруповання	Вміст репродуктивно пасивних особин в популяції <i>H. alpina</i> , %											
	Ж-1				Ж-2				Ж-3			
	v <sub>0</sub>	g <sub>1v</sub>	g <sub>2v</sub>	g <sub>3v</sub>	v <sub>0</sub>	g <sub>1v</sub>	g <sub>2v</sub>	g <sub>3v</sub>	v <sub>0</sub>	g <sub>1</sub>	g <sub>2v</sub>	g <sub>3v</sub>
<i>Nardus stricta</i>	15	22	13	16	11	10	8	12	18	12	16	17
<i>Festuca rubra</i>	4	2	1	5	8	8	4	5	24	13	11	33
<i>Deschampsia cespitosa</i>	32	29	21	24	10	8	6	16	16	13	12	19
<i>Vaccinium myrtillus</i>	92	97	54	59	55	52	71	60	26	25	39	41

Наші дослідження свідчать, що доки дезактивація репродуктивної активності в одних віталітетних групах компенсується активізацією в інших, загрози для життєздатності популяції *H. alpina* немає. Вона залишається нормальною за своїм онтогенетичним складом і рівноважною за віталітетною структурою. Саме так відбувалася регуляція в період заміни домінантів – *N. stricta* на *F. rubra*. Можна бачити (табл.), що саме тоді, на фоні зниження вмісту репродуктивних особин низької життєвості на 4 %, мало місце зустрічне його збільшення в групах високої (на 13 %) і середньої (на 3 %) життєвості.

Тоді баланс між процесами омолодження і відмиранням в популяції *H. alpina* залишався позитивним, навіть покращився. Але пізніше, коли місце домінанта угруповання перейшло до популяції *V. myrtillus*, він порушився. Відтоді чисельність репродуктивних особин в усіх віталітетних групах невпинно і швидко знижувалася до 25 % (Ж-1), 40 % (Ж-2) і 68 % (Ж-3). В кінцевому результаті, зараз, за ознаками свого онтогенетичного і віталітетного складу, популяція *H. alpina* деградувала до регресивно-депресивного стану [ZHILYAYEV, 2015]. Саме втрата ефективності оновлення поколінь на популяційному рівні може спричинювати ефект зменшення видового різноманіття в клімаксі [WHITTAKER, 1980]. Проте за усіма формальними ознаками, схеми синонтогенезу *H. alpina* в групах життєвості залишилися незмінними (Рис. 3).

Результати наших досліджень свідчать, що за всіх демутаційних змін, істотна частина репродуктивних особин уникає несприятливих впливів і не бере участь в процесах розмноження. Саме вони являють собою надзвичайно важливий функціональний елемент в механізмі авторегуляції популяцій *H. alpina*. В відповідних ситуаціях, такі особини швидко активізуються, а відтак сприяють збереженню ефективного потоку оновлення поколінь і можливості самовідновлення популяційної структури.

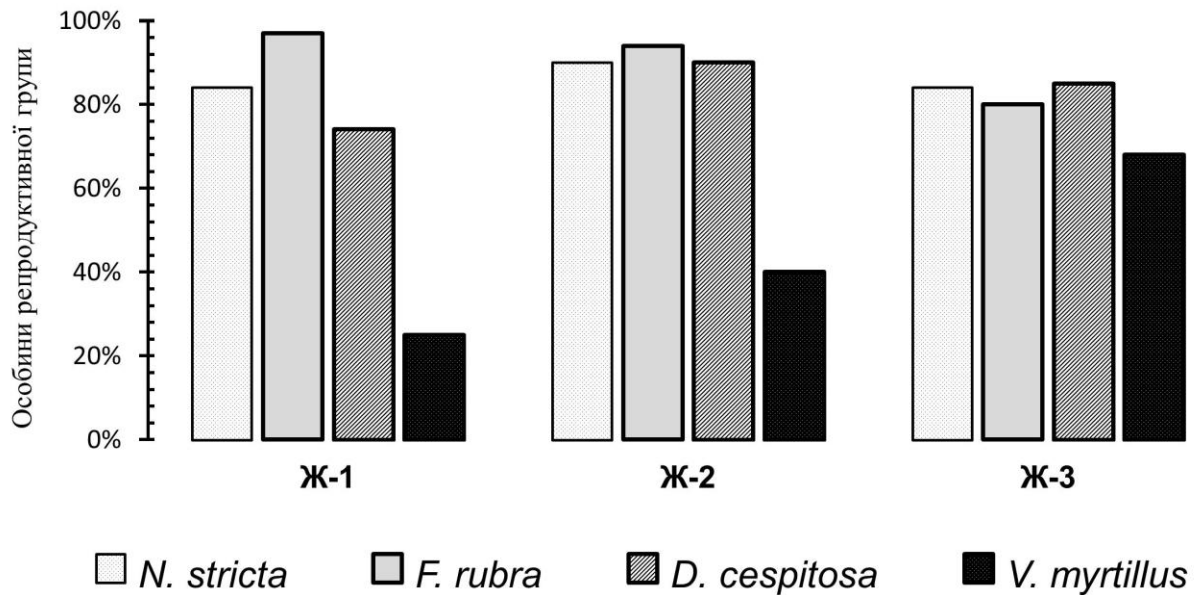


Рис. 4. Вміст репродуктивних особин ( $v+g_1+g_2+g_3$ ) в популяції *H. alpina* при змінах домінантів на пробній площі.

Fig. 4. The content of reproductive individuals ( $v + g_1 + g_2 + g_3$ ) in the natural population of *H. alpina* after the change in the dominants of the study area.

За нашою думкою, це не стосується квазісенільних особин, які є лише морфологічною імітацією сенільного стану [РАВОТНОВ, 1975]. Хоча здатність рослин сенільного вигляду омолоджуватися і давати генеративні пагони дослідники часто і однозначно вважають позитивним явищем [SMIRNOVA et al., 1984]. Слід відзначити, що квазісенільні особини є постійними компонентами модельної популяції *H. alpina*. Наші багаторічні спостереження за динамікою їх чисельності свідчать, що таке омолодження квазісенільних особин є неправдивим. Адже квазісенільний стан є вкрай нетривалим (1–2 сезони). Після цього вони остаточно гинуть. І головне, їх репродуктивна активність є формальною, оскільки вони не продукують повноцінного вегетативного потомства або насіння. За результатами наших досліджень можна думати, що факти збільшення чисельності квазісенільних особин свідчать про негативні процеси прискореного старіння і порушення засад спонтанного розвитку популяцій. У всякому разі, у відношенні до модельної популяції *H. alpina*, квазісенільність є природною формою закінчення індивідуального життєвого циклу (онтогенезу). Тому, на відміну від особин, які перебувають в стані глибокого спокою або в стані тимчасово нектівучих, квазісенільні особини не можна вважати необхідним елементом життєзабезпечення популяції *H. alpina*.

У цілому ж слід погодитися з відомими поглядами [ОВОРНЫ, ВАРТНА, 1995] і визнати, що аналогічно до ґрунтових банків насіння і бруньок відновлення, особини в стані глибокого спокою являють собою перспективний резерв для реколонізації і відновлення життєздатності депресивних популяцій.

Окремим, важливим, але ще не повністю дослідженим, є питання про терміни перебування репродуктивних особин в стані глибокого спокою і періодичність їх активізації за віталітетними групами. Але ми можемо констатувати, що вони скорочуються від групи низької життєвості до групи високої життєвості.

Хочемо ще раз звернути увагу, що динамічне зменшення чисельності репродуктивних особин, яке мало місце в популяції *H. alpina* в процесі демутаційних змін [ЖИЛЯЄВ, 2015], не було наслідком відповідних змін рівня їх смертності. Більше того, в більшості випадків він залишався практично незмінним. Відтак була стабільною

і абсолютна чисельність репродуктивних особин. Натомість відбувався їх перерозподіл за співвідношеннями між репродуктивно активними і пасивними групами. Саме на засадах швидкої активізації резерву особин з групи глибокого спокою, а не шляхом поповнення новими генетами, на всіх етапах демутації здійснювалася оперативна авторегуляція популяції *H. alpina*.

Таким чином, результати досліджень цілком підтверджують погляди на поліваріантність синонтогенезу, як іманентну властивість і передумову формування популяційних систем. Але механізм його реалізації є значно складнішими, ніж вважалося. Це обумовлюється істотними відмінностями і диференціацією базових схем синонтогенезу відповідно до віталітетної градації: **Ж-1, Ж-2, Ж-3**. За цими рівнями життєвості магістральні шляхи синонтогенезу є практично незмінними. Але на популяційному рівні будь-які трансформації віталітетного складу призводять до відповідних змін загальної картини синонтогенезу. Це, разом зі здатністю репродуктивних особин швидко переходити з активного стану до стану спокою і навпаки, створює додаткові можливості для адекватних модифікацій синонтогенезу *H. alpina*. Але це має місце винятково лише на рівні всієї популяції.

Відтак, регуляція віталітетної структури є головним фактором для таких змін. Але вона здійснюється не шляхом фізичного відмирання репродуктивних особин, а їх консервацією і ухиленням від несприятливих впливів або навпаки, збільшенням їх чисельності і активізацією відповідно до екологічних умов.

Безумовно, це попередні узагальнення, які потребують подальших досліджень за розширеним списком видів. Але для модельної популяції *H. alpina* і аналогічних (явнополіцентричних) біоморф вони є принципово вірними. Можна назвати і інші, не менш важливі передумови поліваріантності, які вартують окремого обговорення. Йдеться про терміни перебування репродуктивних особин у стані спокою або активному стані, їх диференційовану смертність за онтогенетичними і віталітетними групами, оцінку ефективності і засад формування потоку оновлення поколінь, швидкість насінневого або вегетативного оновлення тощо. Принаймні деякі з цих питань ми плануємо обговорити в подальших публікаціях.

### Висновки

Здатність до зміни алгоритмів розвитку (поліваріантності розвитку) природних популяцій є дієвим механізмом їх системної авторегуляції. Відтак, ефективне господарське використання і відновлення рослинних ресурсів потребує цілеспрямованих досліджень цих сторін популяційного життя. Їх необхідно базувати на уніфікованих маркерах онтогенетичних станів особин з обов'язковим урахуванням віталітетної диференціації популяційного складу. Це здається найбільш реальним шляхом для з'ясування засад функціональної організації природних популяцій і побудови логічно несуперечливої концепції їх розвитку.

У відповідності до віталітетного складу, з безлічі можливих варіантів синонтогенезу в природних популяціях *H. alpina* реалізується лише декілька. Їх загальна схема є похідною віталітетної структури популяцій в тих чи інших умовах існування.

Віталітетна обумовленість співвідношень між репродуктивно активними і пасивними особинами є дієвим механізмом авторегуляції популяцій *H. alpina*. Він не потребує тривалих системних перебудов, а реалізується завдяки швидкої активізації, а відтак відповідної трансформації віталітетної структури. Це необхідно враховувати при проведенні популяційного аналізу, вивченні популяційного життя трав'яних багаторічників і проведенні природоохоронних заходів в екосистемах Карпат.

## References

- BERKO Y.M. (1976). To the question of studying and classifying of large life cycle of vegetatively mobile plants. *Ukr. Bot. J.*, **33**(6): 604–610. (in Ukrainian)
- COENOPOPULATIONS of plants (basic concepts and structure). (1976). Uranov A.A., Serebryakova T.Y. (Ed). Moscow: Nauka, 216 p. (in Russian)
- COENOPOPULATIONS of plants (development and relationships) (1977). Serebryakova T.Y. (Ed). Moscow: Nauka, 134 p. (in Russian)
- FALIŃSKA K. (1996). *Ecology of plants*. Warszawa: PWN, 545 p. (in Polish)
- GRASHCHENKOVA V.S. (1974). *Chislennost' i vozrastnoy sostav populyatsiy osoki vesenney i osoki ranney*. In: *Vozrastnoy sostav populyatsiy tsvetkovykh rasteniy*. Moskva: MGPI, 26–37. (in Russian)
- HARPER J.L. (1977). *Population Biology of Plants*. N.Y: Acad.Press, 892 p.
- LEVIN G.G. (1961). The problem of identity in plants. *Bot. J.*, **46**(3): 432–447. (in Russian)
- MALINOVSKIY K.A. (1986). Population biology of plants: its goals, tasks and methods. *Ukr. Bot. J.*, **50**(2): 5–12. (in Ukrainian)
- MALYNOVSKYY K.A., RABOTNOV T.A. (1974). *Study of meadow biogeocenoses*. In: Program and method of biogeocenological research. Moscow: Nauka, 318–331. (in Russian)
- NUKHIMOVSKIY B.L. (1973). O sootnoshenii ponyatiya "partikulyatsiya" i "vegetativnoe razmnozhenie". *Byul. MOIP, Dep. biol.*, **78**(5): 107–120. (in Russian)
- NUKHIMOVSKYY E.L. (1997). *Fundamentals of biomorphology of spermous plants. Theory Theory of biomorph organization*. Moscow: Nedra, 630 p.
- OBORNY B., BARTHA S. (1995). Clonality in plant communities – an overview. *Abstr. Bot.*, **19**: 115–127.
- RABOTNOV T.A. (1950a). *The study of the composition of populations for the purposes of phytocenology*. In: Problems of botany. Moscow: Nauka, 465–483. (in Russian)
- RABOTNOV T.A. (1950b). *Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenosis*. In: Geobotany. **3** (6). Moscow, Leningrad: AN SSSR, 7–204. (in Russian)
- RABOTNOV T.A. (1960). *Methods of determination of age and longevity at grassy plants*. In: Field geobotany. Moscow, Leningrad: AN SSSR, 249–278. (in Russian)
- RABOTNOV T.A. (1975). The study of coenotic populations in order to clarify the "life strategy" of plant species. *Byul. MOIP, Dep. byol.*, **80**(2): 5–17. (in Russian)
- SHMALGAUZEN I.I. (1968). *Cybernetic questions of biology*. Novosibirsk: Nauka, 224 p. (in Russian)
- SMIRNOVA O.V. (1998). Population organization of biocenosis design of forest landscapes. *Successes of mod. biol.* **118**(2): 148–165. (in Russian)
- SMIRNOVA O.V. (1976). *Obiem schetnoy edynyty pry yzuchenyy tsenopopulyatsyy rastenyy razlychnykh byomorf*. In: Coenopopulation of plants (basic concepts and structure). Moskva: Nauka, 72–80. (in Russian)
- SMIRNOVA O. V., CHISTYAKOVA A. A., ISTOMINA I. I. (1984). Quasisenility as one of manifestations of phytocoenotic tolerance of the plants. *Gen. Biology J.*, **45**(2): 216–225. (in Russian)
- TIMOFEYEV-RESOVSKIY N.V., YABLOKOV A.V., GLOTOV N.V. (1973) *Ocherk ucheniya o populyatsii*. Moskva: Nauka, 277 p. (in Russian)
- URANOV A.A. (1960). The life status of the species in the plant community. *Byul. MOIP, Dep. byol.*, **67**(3): 77–92. (in Russian)
- URANOV A.A. (1965). *Phytogenic field*. In: The problems of modern botany. Moscow: Nauka, 465–483. (in Russian)
- URANOV A.A., SMYRNOVA O.V. (1969). Classification and main features of the development of perennial plant populations. *Byul. MOIP, Dep. byol.*, **74**(1): 119–134. (in Russian)
- URANOV A.A., GRIGORIEVA N.M., YEGOROVA V.N., YERMAKOVA I.M., MATVEYEV A.R. (1970). *Variability and dynamics of the age spectra of some meadow plants*. In: Theoretical problems of phytocenology and biogeocenology. Moscow: MGPI, 194–214. (in Russian)
- VORONTSOVA L.Y., HATTUK L.E., ERMAKOVA Y.M. (1976). *The vitality of individuals in coenopopulations*. In: Coenopopulations of plants (basic concepts and structure). Moscow: Nauka, 44–60. (in Russian)
- WHITTAKER R. H. (1980) *Communities and ecosystems*. Moscow: Nauka, 327 p. (in Russian)
- YABLOKOV A.I. (1987). *Population Biology*. Moscow: Vysshaya Shkola, 303 p. (in Russian)
- ZHILYAYEV G.G. (1986). Polyvariation of ontogenesis as a mechanism for regulating the composition of populations of herbaceous perennials in the plant groupings of Chornohora. *Ukr. Bot. J.*, **43**(5): 32–37. (in Russian)
- ZHILYAEV G.G. (2001). *Viability of herbaceous perennial populations*. DSc thesis. Dnepropetrovsk: State University. (in Ukrainian)
- ZHILYAEV G.G. (2005a). *Viability of populations of plants*. Lvov: DPM NANU, 304 p. (in Ukrainian)
- ZHILYAEV G.G. (2005b). Identification of vitality levels in the ontomorphogenesis of herbal perennials. *Ukr. Bot.*

*J.*, **62**(5): 687–698. (in Ukrainian)

- ZHILYAYEV G.G. (2015a). The role of the vitality of differentiation in populations of seed renewal *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) in the subalpine meadows Chornogory (Ukrainian Carpathians). *Chornomors'k. bot. z.*, **11**(2): 165–177. (in Ukrainian) doi:10.14255/2308-9628/15.112/4.
- ZHYLYAEV G. G. (2015b). Changes in the Population Structure of *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) on Carpathian Subalpine Meadows during the Demutation of Plant Communities. *Contemporary Problems of Ecology*, **8**(6): 715–721. (in Russian) doi: 10.1134/S199542551506016
- ZHILYAYEV G.G., TSARYK Y.V. (1993). *Structural and functional organization of phytocenoses of the Carpathians*. In: Structure of high-mountainous phytocenoses of the Ukrainian Carpathians. Kiev: Nauk. dumka, 39–49. (in Ukrainian)
- ZHILYAYEV G.G., TSARYK Y.V. (2009). *The concept of viability of populations*. In: The viability of populations of high-mountain plants of the Ukrainian Carpathians. Lviv: Mercator, 7–17. (in Ukrainian)
- ZHUKOVA L. A. (1995). *Population life of meadow plants*. Yoshkar-Ola: Lanar, 224 p. (in Russian)
- ZHUKOVA L.A. (2001). The variety of pathways of ontogenesis in plant populations. *Ekologiya*, **3**: 169–176. (in Russian)
- ZLOBYN Y.A. (1989). Theory and practice of assessing the vital composition of plant coenopopulations. *Bot. J.*, **74**(6): 769–784. (in Russian)

Рекомендує до друку  
Бойко М.Ф.

Отримано 01.06.2018

Адреса автора:

Г.Г. Жиліяєв  
Інститут екології Карпат НАН України  
вул. Козельницька, 4,  
Львів, 79026  
Україна  
e-mail: ggz.lviv@gmail.com

Author's address:

G.G. Zhilyaev  
Institute of Ecology of the Carpathians,  
4, Kozelnytska Str.  
Lviv, 79026  
Ukraine  
e-mail: ggz.lviv@gmail.com