

Роль віталітетної диференціації в насіннєвому поновленні популяції *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) на субальпійському лузі Чорногори (Карпати)

ГЕННАДІЙ ГЕОРГІЙОВИЧ ЖИЛЯЄВ

ZHILYAEV G.G. (2015). 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. doi:10.14255/2308-9628/15.112/4.

The results of field experiments (2011–2014) for research seed reproduction in a population *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) in the subalpine meadows Chornogory (Ukrainian Carpathians) are generalized. It is proved that the differentiation vitality of seeds is the main precondition for the preservation of the balance of the change of generations and the conserve of viable populations of *H. alpina*. Because of differences in the reproductive potency, the role of seeds of high, medium and low vitality to save seed renewal process, changes under the influence of environmental factors

Keywords: seed regeneration, crop seeds, germination rate, natural population, vitality

ЖИЛЯЄВ Г.Г. (2015). Роль віталітетної диференціації в насіннєвому поновленні популяції *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) на субальпійських луках Чорногори (Українські Карпати). *Чорноморськ. бот. ж.*, 11 (2): 165-177. doi:10.14255/2308-9628/15.112/4.

Узагальнено результати польових експериментів (2011–2014 рр.) з вивчення ефективності насіннєвого поновлення в популяції *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) на субальпійському лузі Чорногори (Українські Карпати). Зроблено висновок, що віталітетна диференціація насіння є базовою передумовою для збалансованого заміщення поколінь і збереження життєздатності популяції *H. alpina*. Внаслідок різниці в репродуктивних потенціях, що була виявлена у насіння високої, середньої і низької життєвості, їхня роль в насіннєвому поновленні змінюється відповідно до змін дії екологічних чинників.

Ключові слова: насіннєве поновлення, урожай насіння, схожість, природна популяція, життєвість

ЖИЛЯЄВ Г.Г. (2015). Роль виталитетной дифференциации в семенном возобновлении популяции *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) на субальпийских лугах Черногоры (Украинские Карпаты). *Черноморск. бот. ж.*, 11 (2): 165-177. doi:10.14255/2308-9628/15.112/4.

Обобщены результаты полевых экспериментов (2011–2014 гг.) по изучению эффективности семенного возобновления в популяции *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) на субальпийском лугу Черногоры (Украинские Карпаты). Сделан вывод, что виталитетная дифференциация семян, является базовой предпосылкой сбалансированного замещения поколений и сохранения жизнеспособности популяции *H. alpina*. Вследствие разницы репродуктивных потенциалов, обнаруженной у семян высокой, средней и низкой жизнеспособности, их роль в семенном возобновлении изменяется в соответствии с изменениями в действии экологических факторов.

Ключевые слова: семенное возобновление, урожай семян, всхожесть, природная популяция, жизнеспособность

Жорстка глобальна експлуатація, якої зазнали природні екосистеми, спричинила

їх повсюдну деградацію і порушення засад авторегуляції. Оптимістичні погляди, що ці порушення не є незворотними і після припинення господарських впливів відбувається самовідновлення екосистем, не цілком справджуються. Натомість є багато прикладів, коли навіть за умов повного заповідання не всі популяційні елементи екосистем відновлюються до первісного стану, а навіть продовжують деградувати. Немає сумнівів, що призупинення таких процесів і оптимізація природокористування потребують розуміння засад функціонування природних популяцій. Відповідно, наукова тематика все більше спрямовується на вивчення механізмів авторегуляції і життєзабезпечення популяцій шляхом насінневого і вегетативного відновлення.

Оскільки утворення насіння є кінцевим результатом нормального розвитку, наявність плодоношення і насінневого поновлення можна використовувати в діагностиці стану популяцій. Роль насінневого поновлення для збереження життєздатності визначається функціями насіння як структурних елементів популяцій, елементарних одиниць розмноження, розселення, засобу для переживання несприятливих ситуацій, як генетичних варіантів із закладеними в них наслідками рекомбінації [COOK, 1980; ANUFRIEVA, 1988]. Саме насіння є тими елементами, за допомогою яких теоретично можлива реконструкція або самовідновлення основних структурних ознак відповідних популяцій [HARPER, 1968; MALINOVSKY, TSARIK, ZHILYAEV, 1988]. Питання насінневого розмноження є важливими і для практики ботанічного ресурсознавства, гібридизації, інтродукції і акліматизації рослин.

Втім, є й інша думка, що пріоритетним є вегетативне розмноження, а насіннєве має другорядне значення. Крім об'єктивних відмінностей біології та стратегії життя у різних видів рослин, такі висновки можуть бути наслідком вірогідної похибки результатів, що були отримані маршрутними методами. Адже на відміну від тривалих обліків на постійних пробних площах [ZHILYAEV, 2014a], традиційними маршрутними методами складно охопити всі сторони сезонного розвитку і онтогенезу рослин. Здебільшого вони дозволяють лише констатувати окремі факти і показники урожаю насіння в популяціях.

Для більш адекватної оцінки процесів насінневого відновлення необхідно враховувати ще ряд факторів, які мають безпосередній вплив на процес оновлення генет неоднакової життєвості в популяціях (смертність і терміни перебування особин в дорепродуктивному стані, темпи їх розвитку та ін.). Саме диференціація особин за життєвістю (віталітетом) і їх співвідношення (віталітетна структура) обумовлюють ефективність авторегуляції природних популяцій в конкретних умовах [ZLOVIN, 2009; ZHILYAEV, 2012]. З таких позицій і на засадах багаторічного моніторингу були здійснені наші дослідження на субальпійських луках в Карпатах. Їх метою було вивчення специфіки насінневого відновлення в популяції *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) за різних умов польового експерименту, оцінка репродуктивних потенцій насіння високої, середньої і низької життєвості і їх функціональної ролі в організації потоку поколінь в дорепродуктивний період онтогенезу. Головну увагу ми приділяли ефектам і наслідкам віталітетної диференціації насіння *H. alpina*, оцінці його схожості, термінам проростання, інтенсивності подальшого розвитку і виживання сходів, ювенільних та іматурних особин за різних умов польового експерименту.

Матеріали і методи досліджень

Дослідження вели на території біологічного стаціонару Інституту екології Карпат НАН України в Карпатах у період 2011–2014 рр. Модельним об'єктом моніторингу обрана популяція подбілика альпійського *H. alpina*. Цей довгокореневищний вегетативнорухливий трав'яний багаторічник з групи явнополіцентрічних біоморф [URANOV, SEREBRYAKOVA, 1976], розповсюджений в рослинних угрупованнях альпійського, субальпійського та лісового поясів Карпат.

Для спостережень була обрана ділянка субальпійських лук (1360 м. н. р. м.), на

північному схилі гори Пожижевської. В 1974 р. ця територія увійшла до складу Карпатського національного природного парку і вилучена з господарського обороту. Це спричинило демутацію рослинності і відповідні зміни домінантів [ZHILYAEV, 2014b]. Зараз тут домінує чорниця *Vaccinium myrtillus* L., а популяція *H. alpina*, поступово набуває регресивних ознак.

Потенціал популяцій до насіннєвого поновлення визначається наявністю ґрунтових банків насіння, його інвазійним припливом і показниками останнього урожаю насіння. При всьому різноманітті підходів у вивченні насіннєвого поновлення рослин вони базуються на досить простих і універсальних методах, які не потребують окремих роз'яснень [РАВОТНОВ, 1960; 1987; ВУКОВ, 1971; ВАУНАГІ, 1973, 1974; ЗЛОВІН, 1989]. Наші дослідження були зосереджені на вивченні схожості, динаміці проростання і подальшого розвитку сходів, ювенільних та іматурних особин *H. alpina* в аспекті віталітетної диференціації насіння і за різних умов польового експерименту [ZHILYAEV, 2005 a].

Зріле насіння диференціювали за групами життєвості [ZHILYAEV, 2003] і пророщували в стандартних (17x60 см) пластикових ящиках з дренажними отворами. Їх наповнювали стерилізованим ґрунтом з пробної площі. Туди висівали по 1000 насінин зрілих генеративних особин *H. alpina* (9800 шт/м²). І хоча нині фактичний урожай насіння *H. alpina* на пробній площі є значно нижчим [ZHILYAEV, 1985], в контексті наших досліджень це не мало значення.

Ящики закопували так, щоб їх верхній край виступав над рівнем ґрунту на 1–2 см². Це перешкоджало випадковому заносу в них насіння дощовими стоками. Щоб запобігти його занесенню повітряним шляхом, ящики накривали млиновим ситом №7 (сторона комірки – 1,36 мм).

За кодексом розмірних морфологічних ознак [ZHILYAEV, 2005a] насіння сортували за групами (Ж-1), середньої (Ж-2) і низькою (Ж-3) і висівали в ґрунт на глибину 1 см, або на його поверхню в таких варіантах: рівномірний розріджений по одній насінні через 1 см; регулярний груповий по десять насінин через кожні 10 см; теж саме, але в межах і за межами мінімального фітогенного поля [URANOV, 1965] домінанта *V. myrtillus*.

Таким чином, без врахування стандартного лабораторного посіву на зволожений фільтрувальний папір, у 2011 році було здійснено шість варіантів польового експерименту по кожній з трьох груп життєвості: V-1 (рівномірний розріджений, поверхневий); V-2 (рівномірний розріджений, заглиблений в ґрунт на 1 см); V-3 (регулярний груповий, поверхневий); V-4 (регулярний груповий, заглиблений в ґрунт на 1 см); V-5 (розріджений поверхневий в межах фітогенного поля домінанта); V-6 (регулярний груповий, поверхневий, в межах фітогенного поля домінанта). Тобто, з урахуванням віталітетної диференціації насіння, це 18 комбінацій польових посівів в десяти статистичних повторностях кожний. Таким чином, в експерименті, який тривав чотири роки, щорічно повторювали обліки показників схожості, інтенсивності, динаміки та тривалості проростання. За співвідношеннями кількості насіння, відмерлого від моменту посіву, до кількості особин відповідної вікової та віталітетної групи, що виникли, визначали коефіцієнт смертності (відмирання). Ефективність вікових переходів характеризували відсотком кількості особин відповідної вікової групи до кількості особин, що була в попередній. Достовірність статистичних показників відповідає прийнятним для польових досліджень межам, з рівнем значимості $P=0,05-0,15$ [BAZILEVICH et al., 1978].

Онтогенетичні (вікові) стани позначали як: **se** – насіння, **p** – сходи, **j** – ювенільні, **im** – іматурні, **v** – віргінільні, **g₁** – молоді генеративні, **g₂** – зрілі генеративні, **g₃** – старі генеративні, **ss** – субсенільні, **s** – сенільні [РАВОТНОВ, 1950; URANOV, 1960, 1973].

Результати досліджень та їх обговорення

Здатність живих систем до розмноження є фундаментальним постулатом і важливим критерієм діагностики стану природних популяцій. Ми поділяємо думку, що в кожному випадку оптимальний стан природних популяцій визначається саме тим балансом між вегетативним і насінневим розмноженням, який виник в процесі їх історичного існування в певному місцезнаходженні.

Слід визнати, що за кількісними співвідношеннями насіннєве поновлення в популяціях трав'яних рослин Карпат часто є нерегулярним, випадковим чи епізодичним, а тому значно поступається вегетативному. Втім, власне насіннєве поновлення є безальтернативним шляхом самовідновлення життєздатності у віталітетно неповночленних популяцій [ZHILYAEV, 1987, 2005б]. І саме до такого критичного депресивно-регресивного стану зараз наближається популяція *H. alpina*. Частково це є наслідком негативної спряженості *H. alpina* з домінантою популяцією *V. myrtillus*. [URANOV, ERMAKOVA et al., 1977]. В результаті насіннєве поновлення у *H. alpina* блокується ще в дорепродуктивному періоді онтогенезу (**p, j, im**). До того ж, істотну частину (в окремі роки до 68 %) урожаю насіння популяцій *H. alpina* використовують трофічні консорти [ZHILYAEV, 1986]. В такій ситуації імперативними джерелами інвазійного потоку насіння і поповнення популяції молодими генетами стають специфічні субпопуляційні локуси (мікропопуляції, елементарні групи, поселення) [ТИТОВ, 1976; ZHILYAEV, 2014a].

Особливості проростання насіння та їхня схожість традиційно інтерпретується дослідниками базовою передумовою успішності насіннєвого поновлення популяцій. Зауважимо, що у відношенні до модельної популяції це не зовсім вірно, оскільки незалежно від умов проростання або віталітетної диференціації схожість насіння *H. alpina* завжди залишалася високою. В усіх випадках проростання насіння **Ж-1, Ж-2, Ж-3** починається на 8–14 добу і з високою інтенсивністю, коли за добу проростає до 7, 5, 3 % відповідно. Загальна картина динаміки проростання насіння в цей час залежить від життєвості насіння, але завжди є вищою в особин **Ж-1**. Наприклад, в лабораторних посівах 25 % насіння **Ж-1** проросло на дванадцять добу, **Ж-2** – на сімнадцять добу, **Ж-3** – на двадцять третю добу. Той самий принцип спостерігався і в польових посівах, хоча конкретні показники дещо змінювалися в залежності від постановочних умов у конкретних експериментах (табл. 1).

Таблиця 1

Проростання насіння різної життєвості в популяції *H. alpina* на субальпійських луках Чорногори (Українські Карпати)

Table 1

Seed germination of different life in a population of *H. alpina* on subalpine meadows Chornohory (Ukrainian Carpathians)

Етапи проростання	Час, доба								
	Лабораторний посів			Варіант польового посіву					
	Ж-1	Ж-2	Ж-3	V-1			V-2		
Ж-1				Ж-2	Ж-3	Ж-1	Ж-2	Ж-3	
Початок проростання	12±0,6	17±1,2	23±0,9	8±0,4	9±0,8	12±1,0	16±1,5	21±1,9	29±2,1
Проросло 25% насіння	22±0,7	31±1,2	37±1,9	19±1,2	25±2,2	35±2,9	25±2,0	40±3,1	47±4,0
Проросло 50% насіння	33±1,4	44±1,5	49±1,0	30±0,9	42±1,5	47±0,9	40±1,0	59±2,3	83±3,9
Проросло 75% насіння	45±1,9	-	-	60±2,9	64±2,0	65±1,2	-	88±3,3	105±5,1
Закінчення проростання	448 ±7,2	517 ±11,9	850 ±22,1	471 ±5,0	521 ±17,2	798 ±26,3	340 ±14,3	820 ±33,3	900 ±22,8
Всього проросло, %	79%	70%	63%	91%	97%	97%	63%	78%	82%

Оскільки схожість насіння в усіх випадках є високою (63–97 %), вона не лімітує рівень насіннєвого поновлення в популяціях *H. alpina*. До того ж, більшість насіння не

потребує періоду покою і починає проростати вже після обнасінення. Хоча в цьому між віталітетними групами є певні відмінності: затримка термінів початку проростання і значно більша тривалість цього періоду в групах середньої і низької життєвості. Оскільки ці закономірності мають універсальний характер, їх можна враховувати не тільки в кодексі віталітетних ознак, але й інтерпретувати як механізм забезпечення ефективного потоку покоління і оновлення генет в популяції *H. alpina*.

Натомість є низка інших ефектів віталітетної диференціації насіння. І хоча проростання насіння з групи **Ж-1** починається раніше, ніж в насіння групи **Ж-2**, а ще більше **Ж-3**, останні значно довше (до трьох років) зберігають здатність до проростання. Це означає, що виключно за їх участі можливе формування ґрунтового резерву (ґрунтового банку) насіння як механізму регенерації і фактора посилення репродукційного потенціалу популяції [MONTEGUT, 1975; РАВОТНОВ 1980]. Саме такий банк насіння збільшує спектр її можливих станів (репертуар, за К.А. Куркінін [KURKIN, 1976] і створює передумови для "уникнення" популяції від несприятливих впливів.

Тому власне не тільки урожай насіння, але ще більше його віталітетна диференціація, виглядають базовою передумовою реалізації стратегії відновлення (поведінки) та збереження життєздатності популяцій.

Залежно від градації насіння *H. alpina* за рівнями життєвості і варіантів їх посіву змінюються терміни, динаміка і інтенсивність їх проростання. Але у всіх випадках вони не вимагають довгого органічного спокою, а починають проростати відразу ж після обнасінення. В результаті, через півтора-два місяці близько 50 % насіння нового врожаю стає сходами.

Наприклад, у варіанті рівномірного розрідженого поверхневого посіву (**V-1**) першим (на 8 добу) починає проростати насіння високої життєвості. Останнім (на 14 добу) – насіння низької життєвості. Ці, на перший погляд, досить невеликі стартові відмінності в подальшому посилюються внаслідок різної інтенсивності проростання. Насінню високою життєвості притаманна вибухова (до 7 %, тобто 69 насінин на добу) інтенсивність проростання, з піком на 17 добу від початку проростання (не від початку посіву!). Але така ситуація є нетривалою і через 5–6 днів після досягнення свого максимуму інтенсивність проростання швидко знижується до 0,6-0,7 % за добу. В підсумку, час проростання 50 % стартової кількості насіння **Ж-1** становив 32–33 доби від дати їхнього посіву.

В порівнянні з цим, проростання насіння з групи **Ж-2** починається дещо пізніше, але його подальший процес досить істотно відрізняється від того, що був у групі **Ж-1**.

По-перше, інтенсивність його проростання збільшується повільніше, а максимум – майже на 20 % нижчий, ніж в групі **Ж-1**. Відповідно інтенсивність проростання набуває свого максимуму не на сімнадцяту, а на двадцять шосту добу від початку процесу. Після цього інтенсивність проростання ще нетривалий час (6–7 діб) залишається досить високою, після чого знижується по експоненті до 0,1–0,2%.

По-друге, проростання 50 % насіння з групи **Ж-2** потребує значно (на 25 %) більше часу, ніж насіння з групи **Ж-1**.

Ще більш специфічним є проростання насіння низької життєвості. Воно починається лише на 12 добу, а ще 12–13 діб його інтенсивність підтримується на надзвичайно низькому рівні (0,1–0,5 % на добу). І лише після цього інтенсивність проростання дещо (1,8–3 % на добу) активізується. Така ситуація зберігається ще 12–13 діб. Відтак, загальна динаміка проростання в групі **Ж-3** відзначається менш вираженим, але тривалішим максимумом, ніж це було в інших віталітетних групах (рис. 1). Проростання 50 % насіння **Ж-3** потребує значно (на 47 %) більше часу, ніж насіння **Ж-1**.

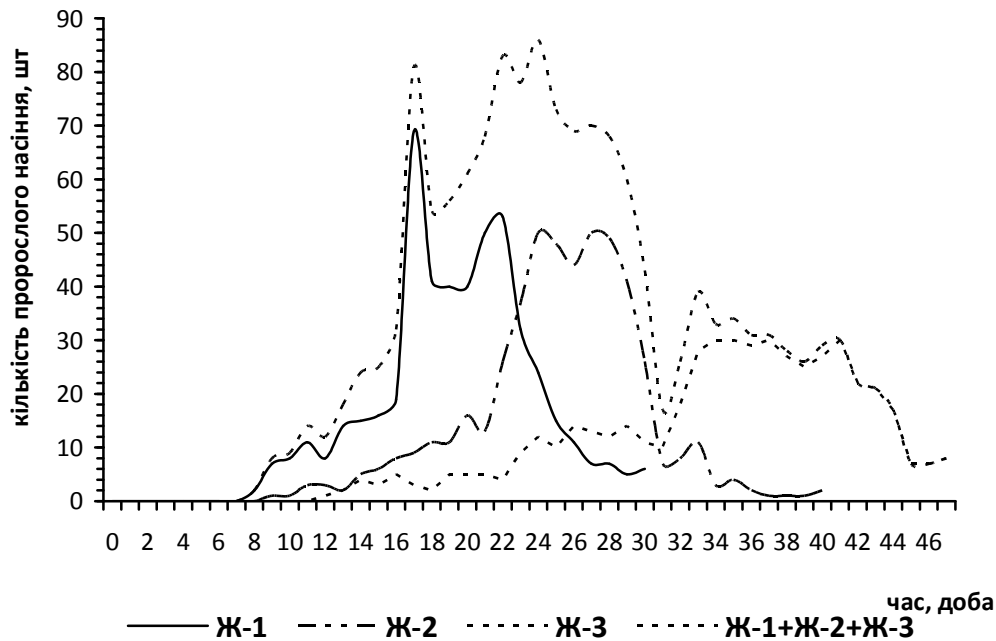


Рис.1 Інтенсивність проростання 50 % насіння *H. alpina* в експериментальному посіві (V-1) на субальпійських луках в Карпатах.

Fig.1. The intensity of 50 % of germination seeds sowing in the experimental *H. alpina* (V-1) on the subalpine meadows in the Carpathians.

За інших постановочних варіантів посіву процес проростання дещо змінюється в усіх віталітетних групах, але принципові відмінності, що були розглянуті, зберігаються. Відтак віталітетная диференціація насіння сприяє стабілізації і більш рівномірному поповненню популяції *H. alpina* сходами. Адже зниження інтенсивності проростання одної з груп життєвості компенсується завдяки активізації в інших. Така асинхронність робить можливою послідовну передачу пріоритетів від групи **Ж-1** до групи **Ж-3** і більш швидке і надійне поповнення популяції сходами, частина яких встигає досягнути ювенільного стану ще до закінчення сезонної вегетації і відходу під сніг. Власне, доповнюючи одна одну, віталітетні групи і створюють той інтегральний ефект рівномірного і масового проростання насіння саме в найбільш сприятливі періоди сезонної вегетації. Тобто, віталітетная гетерогенність складу видається одним з базових елементів механізму авторегуляції і підтримки насінневого поновлення популяції *H. alpina*.

Очевидно, що насіннєве поновлення регламентується не тільки власне урожаєм насіння, особливостями їх проростання і темпами розвитку, а й подальшою долею особин і правилами їх переходів у відповідні (**p**, **j**, **im**) онтогенетичні стани. З'ясувалося, що ці відмінності залежать не тільки від рівня життєвості насіння і умов їх посіву, але і впливу з боку популяції домінанта угруповання.

Відомо [KORZHINSKY, 1993], що в процесі обнасінення трав'яних анемохорів Карпат біля 80 % їхнього насіння залишається неподалік (1–3 м) від материнських особин. Це сприяє його локальній концентрації, виникненню ефектів групи [ТІТОВ, 1978] і збереженню просторової структури популяції *H. alpina*.

Серія наших експериментів свідчить не тільки про цілком прогнозовану залежність ефективності насінневого поновлення від діючих факторів, але й її обумовленість віталітетними і онтогенетичними ознаками **p**, **j**, **im** особин. Наприклад, при рівномірному поверхневому посіві найнижча (2,4 %) смертність (відсоток загиблих особин) була серед сходів низької життєвості. Однак за час свого розвитку до

ювенільного стану рівень їх смертності катастрофічно (до 96,5 %) зростає. Це означає, що при посіві, з 1000 насінин сходами стають 976, а ювенільними і іматурними не більш як 34 і 4 відповідно.

Тим часом, в групах **Ж-1** і **Ж-2** незважаючи на більшу смертність сходів, до ювенільного стану доживає значно більше – 171 і 105 особин відповідно, а до іматурного – по 15. Відтак, за відсутності ценотичного впливу і внутрішньої локальної конкуренції в посіві, ефективність насінневого поновлення *H. alpina* і поповнення від груп високої та середньої життєвості майже вчетверо перевищує цей внесок від групи **Ж-3**.

Однак за інших варіантів посіву ці закономірності змінюються. Наприклад, в експерименті з регулярним груповим поверхневим посівом (**V-3**) внаслідок високої локальної конкуренції в групах практично в усіх онтогенетичних і віталітетних групах мало місце зростання смертності. Але незважаючи на високу (до 70 %) смертність в період проростання, це не створює реальної загрози критичного порушення процесу насінневого поновлення і виникнення ефектів пляшкового горлечка [SULEY, 1989]. Таке порушення принципу безперервності поновлення генет можливе в подальших фазових переходах – до ювенільного і іматурного стану.

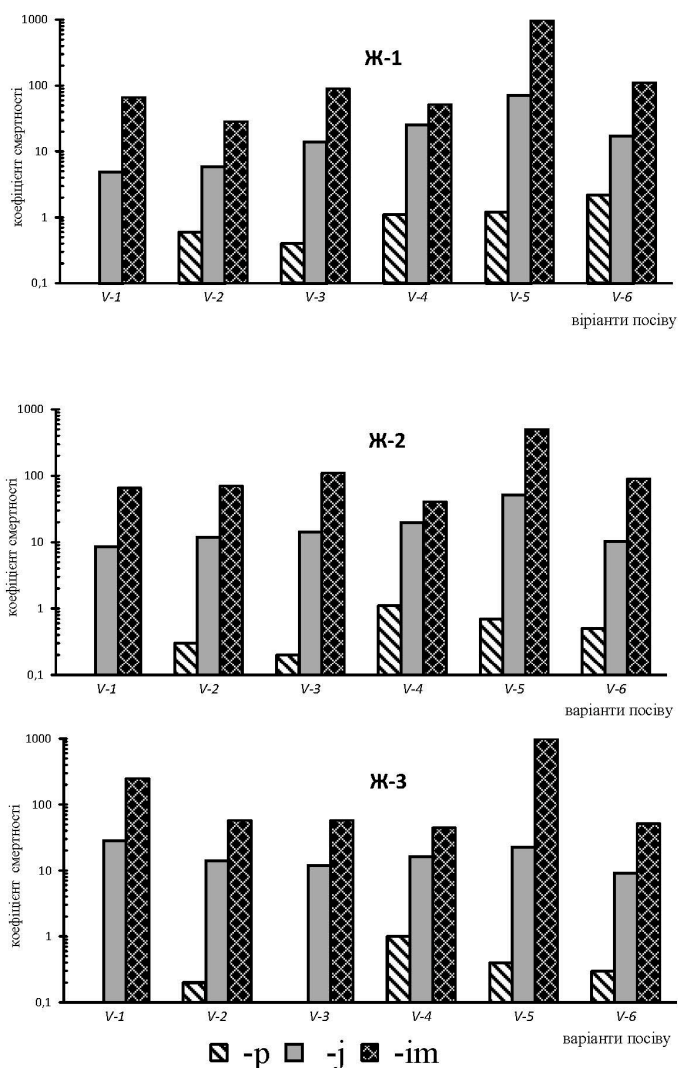


Рис 2. Смертність *H. alpina* за групами життєвості в різних варіантах польового посіву насіння.

Fig 2. Death rate of *H. alpina* by groups of vitality in different variants of field crop seeds.

Але оскільки критичні точки онтогенетичних переходів між групами життєвості не співпадають, потік поколінь в популяції *H. alpina* не знижується. Наприклад (рис. 2), в експерименті **V-6**, найбільш високий коефіцієнт (2,2) смертності серед сходів був в групі **Ж-1**. В групах **Ж-2** і **Ж-3** він суттєво (в 4,4 і 7,3 рази відповідно) нижчий.

Вже йшлося, що за високої локальної щільності посівів, на етапі формування сходів, їх смертність не є лімітуючим фактором. Ця загроза виникає пізніше, в період розвитку сходів до ювенільного стану. Так, при поверхневому посіві (**V-1**) на етапі переходу до ювенільного стану коефіцієнт смертності в групі **Ж-1** зростає майже в п'ятсот(!) разів. Навіть цього достатньо, щоб звести насіннєве поновлення до рівня випадкового або епізодичного. Диспропорція в коефіцієнтах смертності між різними віталітетними і онтогенетичними групами є настільки великою, що їх графічне подання потребує логарифмічного масштабу (рис. 2).

Зауважимо, що в подальшому розвитку ювенільних особин до іматурного стану ризик їх природної загибелі зменшується. Але оскільки приплив від ювенільної групи був послаблений вже до цього, чисельність пулу іматурних особин є невисокою – від 1 (в групах **Ж-1** і **Ж-3**, у варіанті **V-5**) до 34 (в групі **Ж-3**, у варіанті **V-2**) особин (табл. 2).

Таблиця 2

Вживання особин *H. alpina* в залежності від їх онтогенетичної і віталітетної категорії на субальпійських луках Чорногори

Table 2

Survival of the species *H. alpina* depending on their ontogenetic and vitality of the category on the subalpine meadows Chornogory

Варіант посіву	Показники	Ефективність насіннєвого поновлення								
		Ж-1			Ж-2			Ж-3		
		р	і	im	р	І	im	р	і	Im
V-1	кількість живих особин, шт.	911 ±27,3	171 ±5,0	15 ±0,7	970 ±19,4	105 ±3,1	15 ±0,6	976 ±18,5	34 ±1,7	4 ±0,2
	*вживання,%	91,1	18,8	8,8	97,0	10,8	14,3	97,6	3,5	11,8
V-2	кількість живих особин, шт.	632 ±25,8	145 ±2,8	34 ±1,0	785 ±14,0	78 ±2,3	14 ±0,5	818 ±37,5	67 ±3,3	17 ±0,7
	*вживання,%	63,2	23,0	23,5	78,5	9,9	17,9	81,8	8,2	25,4
V-3	кількість живих особин, шт.	720 ±25,9	67 ±3,2	11 ±0,5	807 ±15,3	66 ±2,0	9 ±0,4	894 ±40,3	77 ±3,7	17 ±0,9
	*вживання,%	72	9,3	16,4	80,7	8,2	13,6	89,4	8,6	22,1
V-4	кількість живих особин, шт.	475 ±18,5	38 ±2,0	19 ±0,9	479 ±22,0	48 ±1,8	24 ±1,1	488 ±21,0	59 ±2,1	22 ±1,0
	*вживання,%	47,5	8,0	50,0	47,9	10,0	50,0	48,8	12,1	37,3
V-5	кількість живих особин, шт.	463 ±23,0	14 ±0,3	1 ±0,1	589 ±29,5	19 ±7,7	2 ±0,1	703 ±27,4	43 ±1,9	1 ±0,1
	*вживання,%	46,3	3,0	7,1	58,9	3,2	2,5	70,3	6,1	2,3
V-6	кількість живих особин, шт.	312 ±15,2	55 ±2,9	9 ±0,5	681 ±27,2	89 ±4,5	11 ±0,6	794 ±16,0	99 ±4,7	19 ±0,9
	*вживання,%	31,2	17,7	16,4	68,1	13,1	12,4	79,4	12,5	19,2

Примітка: * % від чисельності особин в пулі попереднього онтогенетичного стану

Слід згадати ще один аспект регуляції ефективності насіннєвого поновлення. Ми очікували, що десятикратне підвищення локальної щільності в групових посівах (**V-3**, **V-4**, **V-6**) викличе ефекти групи, які позитивно вплинуть на ефективність насіннєвого поновлення. Це не підтвердилося.

Наприклад, при груповому поверхневому посіві (**V-3**) чисельність життєздатних особин усіх віталітетних груп, була нижчою, ніж в аналогічному експерименті, але в розрідженому посіві (**V-1**). Найбільш помітно реагували сходи. Так, під час

проростання, у варіанті **V-1** в групі високої життєвості, загинуло 89 сходів, а у варіанті **V-3** їх кількість підвищилась більше як в три рази – до 280 екз. Аналогічні реакції спостерігалися в групах середньої і низької життєвості, де смертність серед сходів була вищою в 6,4 і 4,4 рази відповідно.

Ймовірно, що позитивні ефекти групи нівелюються ефектами конкурентної напруженості. В таких випадках найбільш показовою є реакція в групі **Ж-2**, де смертність особин значно перевершує смертність в інших.

Внаслідок великої смертності серед сходів локальна щільність (конкуренція) поступово зменшується, а її різниця за віталітетними групами на наступних (**j**, **im**) етапах онтогенезу стає несуттєвою.

Відмітимо і той факт, що ці закономірності зберігаються у всіх варіантах експерименту. Так, при заглибленні насіння на 1 см в ґрунт (**V-2** і **V-4**) смертність сходів підвищується в 1,4 (**Ж-1**), 2,4 (**Ж-2**) і 2,8 (**Ж-3**) разів. Однак, в цих випадках найбільш уразливими були сходи з групи низької життєвості.

І лише в єдиному випадку (**V-6**) висока локальна щільність насіння позитивно вплинула на чисельність сходів, смертність яких знизилася в усіх віталітетних групах. Наприклад, в порівнянні з розрідженим посівом (**V-5**) їх смертність знижується в 1,2 (**Ж-1**), 1,3 (**Ж-2**) і 1,4 (**Ж-3**) разів. В даному випадку йдеться про порівняльні показники групових і розріджених посівів, але в ідентичних умовах посіву.

В цілому ж, отримані результати свідчать про вкрай негативний вплив на популяцію *H. alpina* з боку домінанта угруповання (*V. myrtillus*). Видається, що саме в цьому полягає головна причина нинішнього, вкрай неефективного насінневого поновлення і заміщення поколінь в популяції *H. alpina* [ZHILYAEV, 2014б].

Віталітетна специфічність насіння проявляється і в тривалості онтогенетичних (вікових) станів **p**, **j**, **im** особин. Принагідно зауважимо, що хоча терміни їх перебування мають свої особливості в залежності від життєвості, вони є менш очевидними, ніж вищезгадані параметри. Це питання виходить за тематичні рамки нашої статті і потребує спеціального обговорення [KOLEGOVA, SHERYOMUSHKINA, 2015]. Тому ми лише констатуємо сам цей факт і наводимо середній час послідовного переходу до чергової онтогенетичної групи (рис. 3). І оскільки ці терміни є суттєво коротшими, ніж тривалість проростання насіння, виникають перешкоди формуванню таких специфічних популяційних елементів, як когорти (відокремлені груп особин, що виникли з насіння одного урожаю).

За всіх відмінностей в строках дозрівання насіння *H. alpina* з різних місцезнаходжень, процес обнасення займає мало часу (на субальпійських луках це 3–9 днів) і закінчується в першій-другій декаді липня [ZHILYAEV, 2005б]. Хоча постановочні умови експериментальних посівів впливали на темпи насінневого поновлення, але не змінювали загальних закономірностей цього процесу. Розглянемо їх за результатами експерименту **V-2**.

Видно, що темпи розвитку насіння і **p**, **j**, **im** особин з пулу **Ж-1** є помітно вищими, ніж в інших. Реально це означає, що більшість такого насіння швидше активізується і включається в процес насінневого поновлення. Втім, їх внесок в формування ґрунтових банків буде нижчим, аніж в насіння середньої або низької життєвості.

Такі засади зберігаються аж до переходу особин до іматурного стану. У всіх випадках максимальна тривалість онтогенезу від насінин до віргінільних особин становить: 3,2 роки (**Ж-1**); 6,6 років (**Ж-2**); 7,1 років (**Ж-3**). Це означає, що до того часу, як буде повністю задіяне все насіння урожаю конкретного року, їх база неодноразово поповнюється насінням урожаю наступних років. Отже, популяція *H. alpina* не спроможна до формування таких важливих елементів авторегуляції, як когорти. Але з іншого боку, завдяки акумуляції насіння декількох урожаїв, виникають

передумови для ефектів групи, які сприяють збереженню життєздатності популяцій навіть в разі нерегулярного насінневого поповнення [ZHILYAEV, 2014b].

Розбіжність реакцій, притаманних насінню різної життєвості в конкретних ситуаціях, в подальшому зумовлюють загальну специфіку віталітетної структури (віталітетний спектр) популяцій.

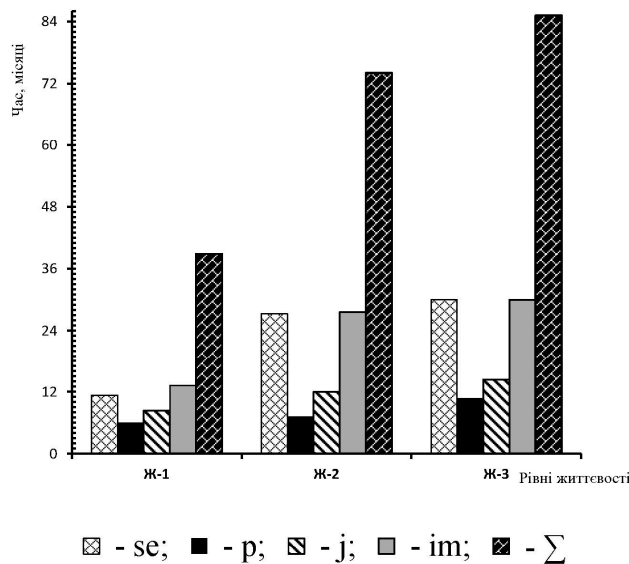


Рис. 3. Максимальна тривалість онтогенетичних станів *H. alpina* за віталітетними групами в експериментальному (V-2) посіві на субальпійських луках Карпат.

Fig. 3. The maximum duration of ontogenetic state of *H. alpina* by vitality in the experimental group (V-2) seeding on subalpine meadows in the Carpathians.

Власне, це і є стартовими механізмами запуску структурно-функціональних трансформацій і адаптивної поведінки популяцій в різних екологічних умовах. Безумовно, існують й інші опосередковані (алелопатичні, конкурентні та ін.) фактори, що можуть регламентувати як диференціальні параметри насінневого поновлення, так життєздатність популяції загалом [ZHILYAEV, 2005]. Однак саме віталітетна диференціація насіння виглядає базовою передумовою збереження циклічності розвитку і стратегії відновлення популяції *H. alpina*. Комбінації віталітетного складу в насінневому урожаї обумовлюють додаткові можливості для забезпечення її життєздатності за різних екологічних ситуацій.

Безумовно, що проведені експерименти не вичерпують всіх можливих варіантів, але свідчать про багаті можливості популяції до авторегуляції процесів насінневого поновлення. Вони дають додаткові аргументи для інтерпретації цих механізмів у аспекті віталітетної диференціації насіння.

Висновки

Результати досліджень дають підстави вважати, що саме віталітетна гетерогенність є запорукою ефективною авторегуляції і збереження насінневого поновлення в популяції *H. alpina*. Ця диференціація має об'єктивний характер і сприяє реалізації альтернативних варіантів стратегії насінневого поновлення і заміщення поколінь. Тому не тільки показники насінневого урожаю, але і власне віталітетні ознаки насіння видаються важливою передумовою для збалансованого заміщення поколінь і збереження життєздатності природних популяцій у рослин.

Потреби особин з високою, середньою і низькою життєвостю до екологічних умов неоднакові і змінюються в їх онтогенезі. Доповнюючи одна одну вони створюють інтегральний ефект рівномірного і масового проростання насіння в найбільш сприятливих періодах сезонної вегетації.

Внаслідок різної тривалості проростання, схожості, динаміки проростання, часу спокою, темпів розвитку і смертності сходів, наслідки диференційованого поповнення популяції насінням різної життєвості безпосередньо відбиваються на всьому процесі насінневого поновлення в популяціях.

За умови високої локальної щільності посіву рівень насінневого поновлення регламентується дією двох різних векторів: позитивного – ефектів групи, які підвищують шанси особин до виживання і від'ємного – ефектів щільності і підвищення конкурентної напруженості, які їх занижують.

Внаслідок неоднакових репродуктивних потенцій насіння високої, середньої і низької життєвості їх функціональна роль в організації потоку поколінь і насінневого поновлення в популяціях є різною. Здатність насіння низької життєвості до тривалого збереження своєї схожості робить їх пріоритетними для формування ґрунтового резерву (банку) насіння, що набуває особливого значення в періоди регенерації популяції *H. alpina* і їх виходу з депресивно-регресивного стану.

References

- ANUFRIEVA Z.V. (1988). Differentsialnaia plodovitost osobei i zhiznesposobnost populiatsii. Ekologicheskie aspekty funktsionirovaniia organizmennykh system. Kazan: KGU: 26-31. [АНУФРИЕВА З.В. (1988). Дифференциальная плодovitostь особей и жизнеспособность популяций. Экологические аспекты функционирования организменных систем. Казань: КГУ: 26-31]
- BAZILEVICH N.I., TITLYANOVA A.A., SMIRNOV V.V., RODIN L.E., NECHAYEV N.T., LEVIN F.I. (1978). Metody izucheniia biologicheskogo krugovorota v razlichnykh prirodnykh zonah: Moscow: Mysl: 174 p. [БАЗИЛЕВИЧ Н.И., ТИТЛЯНОВА А.А., СМІРНОВ В.В., РОДИН Л.Е., НЕЧАЕВА Н.Т., ЛЕВИН Ф.И. (1978). Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. Москва: Мысль: 174 с.]
- ВУКОВ М.Г. (EDITOR) (1971). Metodika opytov na senokosakh i pastbischakh. 1. Moscow: VIC: 232 p. [БЫКОВ М.Г. (РЕД.). (1971). Методика опытов на сенокосах и пастбищах. 1. Москва: ВИК: 232 с.]
- COOK P.E. (1980). The biology of seeds in the soil. Demography and evolution of plant populations. Oxford: 107-129.
- HARPER J.L. (1968). The regulation of numbers and mass in plant populations: Population biology and evolution. Syracuse: 205 p.
- KOLEGOVA E.B., SHERYOMUSHKINA V.A. (2015). *Sibirsk. ecol. zhurn.*, 2: 193-201. [КОЛЕГОВА Е.Б., ЧЕРЕМУШКИНА В.А. (2015). Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) на юге Сибири. *Сибирск. экол. журн.*, 2: 193-201]
- KORZHINSKY Y.V. (1993). Sposoby i effektivnist rozselennia plodiv i nasinnia roslin u fitotsenozakh Karpat. Struktura visokohirnykh fitotsenoziv Ukrainskikh Karpat. Kyiv: Naukova dumka: 124-132. [КОРЖИНСЬКИЙ Я.В. (1993). Способи і ефективність розселення плодів і насіння рослин у фітоценозах Карпат. Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат. Київ: Наукова думка: 124-132]
- KURKIN K.A. (1976). Sistemnye issledovaniia dinamiki lugov. Moscow: Nauka: 284 p. [КУРКИН К.А. (1976). Системные исследования динамики лугов. Москва: Наука: 284 с.]
- MALINOVSKY K.A., TSARIK I.V., ZHILYAEV G.G. (1988). *Zhurn.obschey biologii*, 49(1): 5-12. [МАЛИНОВСКИЙ К.А., ЦАРИК И.В., ЖИЛЯЕВ Г.Г. (1988). О границах природных популяций растений. *Журн. общей биологии*, 49 (1): 5-12]
- MONTEGUT J. (1975). Ecologie de la germination des mauvaises herbes. Germination semences. Paris: 191-217.
- РАБОТНОВ Т.А. (1950). Voprosy izucheniia sostava populyatsii dlia tselei fitotsenologii. Problemy botaniki. 1. Moscow: Nauka: 465-483. [РАБОТНОВ Т.А. (1950). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Проблемы ботаники. 1. Москва: Наука: 465-483]
- РАБОТНОВ Т.А. (1960). Metody izucheniia semennogo rozmnozheniia travianistykh rastenii v soobshchestvakh. Polevaia geobotanika. 2. M.,-L: AN SSSR: 278-332. [РАБОТНОВ Т.А. (1960). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. Полевая геоботаника. 2. М.,-Л.: АН СССР: 278-332]

- РАВОТНОВ Т.А. (1980). *Bull. MOIP*, **85** (3): 64-80. [РАВОТНОВ Т.А. (1980). Некоторые вопросы изучения автотрофных растений, как компонентов наземных биогеоценозов. *Бюл. МОИП*, **85** (3): 64-80]
- РАВОТНОВ Т.А. (1987). *Eksperymentalnaia fitotsenologiya*. Moscow: MGU: 160 p. [РАВОТНОВ Т.А. (1987). Экспериментальная фитоценология. Москва: МГУ: 160 с.]
- SULEY M.E. (1989). *Vvedenie. Zhiznesposobnost populatsii*. Moscow: Mir: 10-23. [СУЛЕЙ М.Е. (1989). Введение. Жизнеспособность популяций. Москва: Мир: 10-23]
- ТИТОВ Ю.В. (1976). *Izuchenie vzaimootnosheny v elementarnykh gruppakh. Problemy allelopattii*. Kiev: Naukova dumka: 96-98. [ТИТОВ Ю.В. (1976). Изучение взаимоотношений в элементарных группах. Проблемы аллелопатии. Киев: Наукова думка: 96-98]
- ТИТОВ Ю.В. (1978). *Effekt grupy u rastenii*. Leningrad: Nauka: 151 p. [ТИТОВ Ю.В. (1978). Эффект группы у растений. Ленинград: Наука: 151 с.]
- URANOV A.A., SEREBRYAKOV T.I. (editor). (1971). *Tsenopopulyatsii rastenii (osnovnye ponyatiia i struktura)*. Moscow: Nauka: 216 p. [УРАНОВ А.А., СЕРЕБРЯКОВА Т.И. (ред.). (1976). Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). Москва: Наука: 216 с]
- URANOV A.A. (1960). *Bull. MOIP*, **67** (3): 77-92. [УРАНОВ А.А. (1960). Жизненное состояние вида в растительном сообществе. *Бюл. МОИП*, **67** (3): 77-92]
- URANOV A.A. (1965). *Fitogennoe pole. Problemy sovremennoi botaniki. 1*. Moskva-Leningrad: Nauka: 251-254. [УРАНОВ А.А. (1965). Фитогенное поле. Проблемы современной ботаники. 1. Москва-Ленинград: Наука: 251-254]
- URANOV A.A. (1973). *Tezisy dokladov V delegatskogo siezda UBO (Kiev, avgust.1973)*. Kiev: Naukova dumka: 217-219. [УРАНОВ А.А. (1973). Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений. *Сборник тезисов докладов V делегатского съезда ВБО (Киев, август, 1973)*. Киев: Наукова думка: 217-219]
- URANOV A.A., ERMAKOVA I.M., GRIGORIEVA N.M., EGOROVA V.N., ZHUKOV L.A., MATVEEV A.R., SUGORKINA N.S. (1977). *Vzaimootnosheniia nekotorykh lugovykh rastenii. Tsenopopulyatsii krasteny. Razvitie i vzaimootnosheniya*. Moskva: Nauka: 136 c. [УРАНОВ А.А., ЕРМАКОВА И.М., ГРИГОРЬЕВА Н.М., ЕГОРОВА В.Н., ЖУКОВА Л.А., МАТВЕЕВ А.Р., СУГОРКИНА Н.С. (1977). Взаимоотношения некоторых луговых растений. Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. Москва: Наука: 136 с]
- VAYNAGY I.V. (1974). *Botan. zhurn.*, **59** (6): 826-833. [ВАЙНАГИЙ И.В. (1974). О методике изучения семенной продуктивности растений. *Ботан. журн.*, **59** (6): 826-833]
- ZHILYAEV G.G. (1985). *Ukr. botan. zhurn.*, **42** (2): 20-25. [ЖИЛЯЕВ Г.Г. (1985). Ценопопуляції *Homogyne alpina* (L.) Cass. в біогеоценозах Чорногори (Українські Карпати). *Укр. ботан. журн.*, **42** (2): 20-25]
- ZHILYAEV G.G. (1986). *Rol pozvonochnyh zhyvotnyh v semennom vozobnovlenii rasteny belousnikovogo luga. Rastitelnoyadnye zhyvotnye v biogeotsenozah sushy*. Moscow: Nauka: 131-134. [ЖИЛЯЕВ Г.Г. (1986). Роль позвоночных животных в семенном возобновлении растений белоусникового луга. Растительноядные животные в биогеоценозах суши. Москва: Наука: 131-134]
- ZHILYAEV G.G. (1987). *Ukr. botan. zhurn.*, **44**(2): 13-17. [ЖИЛЯЕВ Г.Г. (1987). Сезонний розвиток популяцій *Homogyne alpina* (L.) Cass. в залежності від еколого-фітоценологічних умов. *Укр. ботан. журн.*, **44** (2): 13-17]
- ZHILYAEV G.G. (2003). *Ukr. botan. zhurn.*, **60** (6): 705-712. [ЖИЛЯЕВ Г.Г. (2003). Насіннєва продуктивність як ознака життєздатності популяцій трав'яних рослин Карпат. *Укр. ботан. журн.*, **60** (6): 705-712]
- ZHILYAEV G.G. (2005a). *Ukr. botan. zhurn.*, **62** (5): 687-698. [ЖИЛЯЕВ Г.Г. (2005a). Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників. *Укр. ботан. журн.*, **62** (5): 687-698]
- ZHILYAEV G.G. (2005b). *Zhiznesposobnost populatsiy rastenii*. Lvov: LPM NANU: 304 p. [ЖИЛЯЕВ Г.Г. (2005b). Жизнеспособность популяций растений. Львов: ЛПМ НАНУ: 304 с.]
- ZHILYAEV G.G. (2012). *Biologichni Studii*, **6** (2): 251-260. [ЖИЛЯЕВ Г.Г. (2012). Місце віталітетного аналізу в популяційних дослідженнях і природоохоронній роботі. *Біологічні Студії*, **6** (2): 251-260]
- ZHILYAEV G.G. (2013). *Regeneration Patterns of Natural Populations of Herbaceous Perennials in Spruce Forests of the Carpathians. Contemporary Problems of Ecology*, **6** (4): 402-408
- ZHILYAEV G.G. (2014a). *Peredumovi populatsiy nih doslidzhen na postiinykh probnykh ploschakh. Mistse, obiekty, metody. Mekhanizmy samovidnovlennia populatsii*. Lviv: SPOLOM: 127-131. [ЖИЛЯЕВ Г.Г. (2014a). Передумови популяційних досліджень на постійних пробних площах. Місце, об'єкти, методи. Механізми самовідновлення популяцій. Львів: СПОЛОМ: 127-131]
- ZHILYAEV G.G. (2014b). *Chornomorsk. bot. z.*, **10** (2): 179-189. [ЖИЛЯЕВ Г.Г. (2014b). Передумови збереження життєздатності природних популяцій *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) при демутаціях на субальпійських луках Карпат. *Чорноморськ. бот. ж.*, **10** (2): 179-189]
- ZLOBIN U.A. (1989). *Botan. zhurn.*, **74** (6): 769-784. [ЗЛОБИН Ю.А. (1989). Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений. *Ботан. журн.*, **74** (6): 769-784]

- ZLOBIN U.A. (1996). *Uspekhi sovrem. biol.*, **116** (2): 133-146. [ЗЛОБИН Ю.А. (1996). Структура фитопопуляцій. *Успехи соврем. биол.*, **116** (2): 133-146]
- ZLOBIN U.A. (2009). *Populyatsionnaia ekologiia rastenii. Sovremennoe sostoianie i tochki rosta*: Sumy: Universitetskaia kniha: 264 p. [ЗЛОБИН Ю.А. (2009). Популяційна екологія рослин. *Современное состояние и точки роста*: Сумы: Университетская книга: 264 с.]

Рекомендує до друку
М.Ф. Бойко

Отримано 02.06.2015

Адреса автора:

Жиляєв. Г.Г.
Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4
м. 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