

Передумови збереження життєздатності природних популяцій *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) при демутаціях на субальпійських луках Карпат

ГЕННАДІЙ ГЕОРГІЙОВИЧ ЖИЛЯЄВ

ZHILYAEV G.G. (2014). The prerequisites for preserving the viability of natural populations of *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) during demutation in subalpine meadows of the Carpathians. *Chornomors'k. bot. z.*, **10** (2): 179-189. doi: 10.14255/2308-9628/14.102/3.

Results the progress of long-term monitoring (1974–2013) model population of *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*), during demutation change in subalpine meadows in the Carpathians are summarized. Main features of structural transformations and principles of self-regulation in this population were revealed. It was concluded that micropopulations have special role as centers of flow formation generation and conservation of heterogeneity of population elements.

Keywords: micropopulation, natural population, vitality, viability

Жиляєв Г.Г. (2014). Передумови збереження життєздатності природних популяцій *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) при демутаціях на субальпійських луках Карпат. *Чорноморськ. бот. ж.*, **10** (2): 179-189. doi: 10.14255/2308-9628/14.102/3.

Узагальнені результати багаторічного моніторингу (1974-2013 рр.) модельної популяції *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) в процесі демутаційних змін рослинності на субальпійських луках Карпат. Виявлено закономірності структурних трансформацій і засади авторегуляції цієї популяції. Зроблено висновок про особливу роль мікропопуляцій як осередків формування потоку поколінь і збереження гетерогенності популяційних елементів.

Ключові слова: мікропопуляція, природна популяція, життєвість, життєздатність

Жиляєв Г.Г. (2014). Предпосылки сохранения жизнеспособности природных популяций *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) при демутациях на субальпийских лугах Карпат. *Черноморск. бот. ж.*, **10** (2): 179-189. doi: 10.14255/2308-9628/14.102/3.

Обобщены результаты многолетнего мониторинга (1974-2013 гг.) модельной популяции *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) в процессе демутационных смен растительности на субальпийских лугах Карпат. Установлены закономерности структурных трансформаций и принципы авторегуляции этой популяции. Сделан вывод об особой роли микропопуляций как очагов формирования потоков поколений и сохранения популяционной гетерогенности популяционных элементов.

Ключевые слова: микропопуляция, природная популяция, жизнеспособность, жизнеспособность

Уявлення про природні (природно-історичні) популяції як систему спільних за своїм походженням супідрядних, але функціонально відокремлених одиниць, примушує визнати їх системну ієрархію фундаментальним організуючим принципом [MALINOVSKIY, TSARYK, ZHILYAEV, 1988]. В сучасній екології затвердилися погляди, згідно з якими, просторово-функціональна мозаїчність природних популяцій сприяє більш повному використанню ними життєвого простору згідно з дискретним розподілом в ньому екологічних чинників.

Втім, розуміння цих загальних засад, як і визнання потреби принципових змін ідеології і стратегії наших взаємовідносин з Природою, самі по собі не можуть слугувати базою для розробки дійових методів щодо збереження біорізноманіття і призупинення процесів подальшої деградації природних систем [ZLOVIN, 2009]. Адже від усвідомлення науковим товариством необхідності цілісного структурно-динамічного підходу до його практичної реалізації в популяційному аналізі зберігається величезна дистанція. Натомість знайти основу для подальшого розвитку теорії популяцій і вирішити практичні потреби адекватного нормування форм господарського використання природних популяцій можна виключно на таких засадах [MALINOVSKIY, 1986].

Але нерідко дослідження засад функціонування і життєзабезпечення природних популяцій обмежують нетривалими спостереженнями за найбільш наочними проявами популяційної гетерогенності або маршрутними обліками в довільно вибрані моменти популяційного життя. Цього замало, щоби побачити цілісну картину системного функціонування механізмів авторегуляції популяцій. До того ж варіативність популяційної структури, комплексність дії і розподілу субпопуляційних елементів за градієнтами екологічних чинників ще більше звужують можливості для адекватної інтерпретації дослідницьких результатів.

Багато з цих проблем можна вирішити на базі багаторічних стаціонарних досліджень і моніторингу характерних популяційних трансформацій на постійних пробних площах. Такі результати можуть слугувати підставою для прогнозування реальних наслідків від конкретних форм господарської діяльності і планування дієвих заходів по відновленню і підтриманню природних популяцій. Безумовно, що ці дослідження потребують відповідного матеріального забезпечення, але без них важко сподіватися на позитивне вирішення нагальних природоохоронних проблем збереження біорізноманіття на безпечному рівні.

У цій статті наведені і обговорюються деякі результати популяційного аналізу і багаторічного моніторингу природних популяцій трав'яних рослин на постійних пробних площах у Карпатах.

Матеріали і методи досліджень

Дослідження розпочаті на території біологічного стаціонару Інституту екології Карпат НАН України у 1974 р., продовжуються понині. За своєю тривалістю на незмінних модельних об'єктах і території це безпрецедентний випадок у науковій практиці популяційного аналізу.

Об'єктом моніторингу стала популяція підбілика альпійського *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*). Це трав'яний, довгокореневищний, вегетативнорухливий багаторічник і типовий представник явнополіцентричних біоморф [TSENOROPULIATSH..., 1976]. З початком вегетативного розмноження, яке у *H. alpina* розпочинається у віргінільному стані, вона існує як множинний індивідуум (складна особина), а надалі, після повної партікуляції, як сінорганізм (кондивід, в термінології Е.Л. Нухімовського [1997]). В усіх випадках це декілька (іноді десятки) дискретних центрів розростання і впливу на середовище – елементарних осередків фітогенного поля [URANOV, 1965].

Популяції *H. alpina* є звичайними компонентами рослинних угруповань альпійського, субальпійського і лісового поясів від нижньої межі свого поширення (900–920 м над р.м.). Зазвичай *H. alpina* входить до складу доповнюючих, рідше стабілізуючих, але ніколи до провідних популяцій [ZHILYAEV, TSARYK, 1993].

Дослідницькі ділянки, розташовані на субальпійських луках північного схилу гори Пожижевська, вище верхньої межі смерекового лісу (1360 м. над р.м.). До початку 1974 р. тут були біловусові пасовища (*Nardetum strictae*). Після введення заповідання (1974 р.) і остаточного вилучення цієї території з господарського обороту (1976 р.) на

ній відбулися послідовні демутаційні зміни домінантів (едифікаторів): *Nardus stricta* L., *Festuca rubra* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Vaccinium myrtillus* L. Зараз, коли тут спостерігається природне відновлення смереки – *Picea abies* (L.) Karsten, багато популяцій трав'яних рослин, серед яких і *H. alpina*, втрачають свої позиції і набувають ознак неповночленних, інвазійно-регресивних.

На кожному з облікових квадратів (0,5×0,5 м) стрічкової трансекти площею 50 м² [YUNATOV, 1964], щорічно картували просторове розташування особин *H. alpina*, визначали їхню життєвість (віталітет), зміни у віковому (онтогенетичному) стані материнських особин, правила вікових трансформацій їх вегетативного потомства, швидкість і ефективність заміщення поколінь при насінневому або вегетативному розмноженні.

Загалом, ми спиралися на загальновідомі методи популяційного аналізу [RAVOTNOV, 1949, 1959a, 1960; MALINOVSKIY, RAVOTNOV, 1974; GRIGORIEVA, 1986; ZLOBIN, 1989; FALIŃSKA, 2002; ZHUKOVA, 1995]. Розвиваючи ідеї віталітетного аналізу Ю.А. Злобіна, ми розділяли поняття **життєвості**, як незворотну в онтоморфогенезі, дискретну ознаку індивідуумів, і **життєвого стану**, як їх континуальну, частково зворотну характеристику. Натомість **життєздатність** інтерпретували як інтегральну популяційну ознаку [ZHILYAEV, 2005b].

Оскільки в онтоморфогенезі *H. alpina* трансформується від простих до складних індивідів, ми оперували фітоценотичними одиницями обліку, які не завжди співпадають з фізично і фізіологічно відокремленими особинами [TSENOROPULIATSH..., 1976]. Онтогенетичний (віковий) стан особин позначали стандартними індексами: **p** – проростки (сходи), **j** – ювенільні, **im** – иматурні, **v** – віргінільні, **g₁** – молоді генеративні, **g₂** – дорослі (зрілі) генеративні, **g₃** – старі генеративні, **ss** – субсенільні, **s** – сенільні, а рівень їх життєвості: **Ж-1** – високий, **Ж-2** – середній, **Ж-3** – низький [RAVOTNOV, 1950b; URANOV, 1960, 1973].

Відомо, що функціональна цілісність життєздатних популяцій підтримується безліччю взаємопов'язаних між собою елементів субпопуляційного рангу (псевдопопуляцій, субпопуляційних локусів, мікропопуляцій, оселищ, сінузальних популяцій та ін.) [ZHILYAEV, 2011]. В цих дослідженнях саме аналізу компактних оселищ (мікропопуляцій) *H. alpina*, які сформувалися в мікросайтах, було приділено окрему увагу. Це дискретні групи особин, пов'язані між собою спільним походженням, відображують природну мозаїчність розподілу екологічних ресурсів в межах загального популяційного поля. Мікросайтами вважали невеликі (до декількох десятків м²) ділянки, специфічні за набором і співвідношеннями співіснуючих тут видів [УПТЕКЕР, 1980].

Відтак, всі прояви структурних трансформацій в популяції *H. alpina* зіставляли з відповідними змінами в мікропопуляціях. На підставі онтогенетичного і віталітетного складу їх стан оцінювали в категоріях регресивних, інвазійних або нормальних і процвітаючих, рівноважних або депресивних відповідно [URANOV, SMIRNOVA, 1969; TSENOROPULIATSH..., 1976; ZLOBIN, 1989].

Результати досліджень та їх обговорення

Як згадувалося вище, територія наших досліджень була виведена з господарського обороту і оголошена заповідною в 1974 р. Оскільки раніше її використовували як пасовище, тут сформувалися характерні пасторальні угруповання з домінуванням *N. stricta* [MALINOVSKIY, 1959, 1980]. Заповідання викликало тут цілий ряд демутаційних трансформацій і закономірну зміну домінантів [MALINOVSKIY et al., 1984]. Ці процеси відбувалися досить динамічно, і вже до 1980–1981 рр., популяція *N. stricta* втратила свій монодомінантний статус і розділила його з популяцією *F. rubra*. Деградація популяції *N. stricta* тривала ще через кілька років (1983–1984 рр.), після

чого єдиним домінантом тут стала *F. rubra*. Аналогічним чином відбувалися і подальші зміни домінуючих популяцій: *D. cespitosa* і *V. myrtillus* (рис. 1).

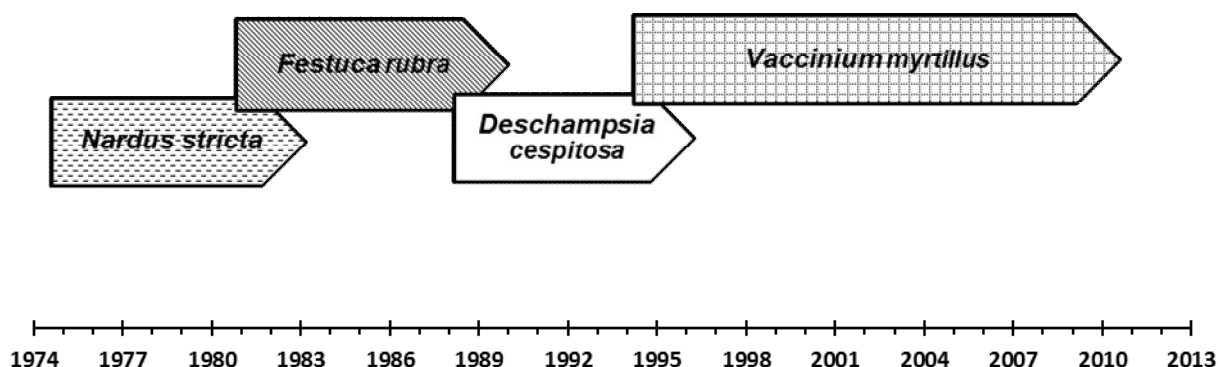


Рис. 1. Хронологія і послідовність демутаційних змін домінантів на субальпійській луці Карпат (1974-2013 г.).

Fig.1. Chronological sequence of demutations changes dominants on subalpine meadow in Carpathians (1974-2013).

Хоча зараз на цій території спостерігається самовідновлення смерекового лісу, популяція *V. myrtillus* продовжує утримувати статус домінуючої і розширює свій ареал. Таким чином, за сорок років, що минули, тут було чотири монодомінантних і три швидкоплинних (до трьох років) перехідних періодів. У рамках цієї статті ми розглядаємо лише популяційні трансформації *H. alpina*, які відбувалися під час одноосібного домінування.

Природно, що ці демутаційні процеси викликали цілком прогнозовані зміни серед провідних, стабілізуючих, доповнюють і випадкові популяції [ZHILYAEV, TSARYK, 1993]. Є популяції, які цілком зникли або деградували до рівня невеликих фрагментів (популяційних залишків або поодиноких особин) і втратили закономірну перспективу.

Це не стосується популяції *H. alpina*, яка хоча і зазнала серйозних змін, проте не втратила своєї життєздатності. І лише в останні чотири-п'ять років ситуація погіршилася, а системна деградація популяції наблизилася до загрозливого стану. Одна з ймовірних причин цього полягає у від'ємній спряженості підросту *H. alpina* з особинами прогресуючої популяції – *V. myrtillus*. Тому попередні зміни домінантів не позначалися критичним чином на позиціях і життєздатності популяції *H. alpina*, але вони погіршилися з розвитком популяційного поля *V. myrtillus*.

Хоча зовні, за своїми демографічними і віталітетними ознаками популяція *H. alpina* і зараз залишається нормальною, зрілою, рівноважною. Однак більш глибокий аналіз свідчить про високу вірогідність подальших негативних змін і деградації онтогенетичної структури популяції *H. alpina* до регресивного типу. Зокрема, диференційовані обліки кожної з вікових груп показують, що тенденція до зниження чисельності ювенільних особин, яка виникла в 2000 р., вже призвела до їх фактичного зникнення зі складу популяції. Головна причина не тільки в підвищенні рівня смертності серед сходів або ювенільних особин, а й в критичному (майже в стократному) зниженні насінневого урожаю внаслідок збільшення пулу пасивних (тимчасово нецвітучих, в стані вимушеного спокою, квазісенільних та ін.) генеративних особин. Це порушило засади безперервності насінневого поновлення популяції *H. alpina*, яке стало епізодичним або випадковим. Зараз вже йдеться про остаточне блокування або зниження притоку нових генет до рівня, недостатнього для повноцінного заміщення поколінь. Хоча завдяки поліваріантному синонтогенезу і

здатності *H. alpina* до його модифікацій обмеженість поповнення генетами частково компенсує приплив глибоко омолоджених рамет. Але це не є повноцінною заміною і забезпечує лише тимчасовий баланс поколінь у популяції [ZHILYAEV, 1986].

До того ж потік вегетативно омолодженого потомства в популяціях трав'яних багаторічників формується не всіма репродуктивними особинами, а переважно однією (рідко двома) ключовими групами. У *H. alpina* це віргінільні, а пулі Ж-1, ще й зрілі генеративні особини. Тому в разі обмеження процесів насінневого омолодження, завдяки активному поповненню вегетативно омолодженим потомством від ключових груп, можлива їх тимчасова популяційна стабілізація [ZHILYAEV, 2005a]. Зараз такої активізації не спостерігається, і можна думати, що можливості цього механізму життєзабезпечення популяції *H. alpina* вичерпані. Останнє підтверджується і тим фактом, що навіть при високому (75 %) вмісті ключової (v) групи вміст генеративних особин в популяції неухильно падає. І не через їхню репродуктивну пасивність, а внаслідок критично низького притоку з боку віргінільних особин (рис. 2).

В мікропопуляціях *H. alpina* ця картина виглядає інакше. Хоча склад деяких з них знаходиться за межами середньостатистичних, на загал всі попередні роки він майже не змінювався. Тобто, на тлі істотних змін, які відбулися в популяційній структурі, демутаційні процеси не порушили балансу в заміщенні поколінь мікропопуляцій.

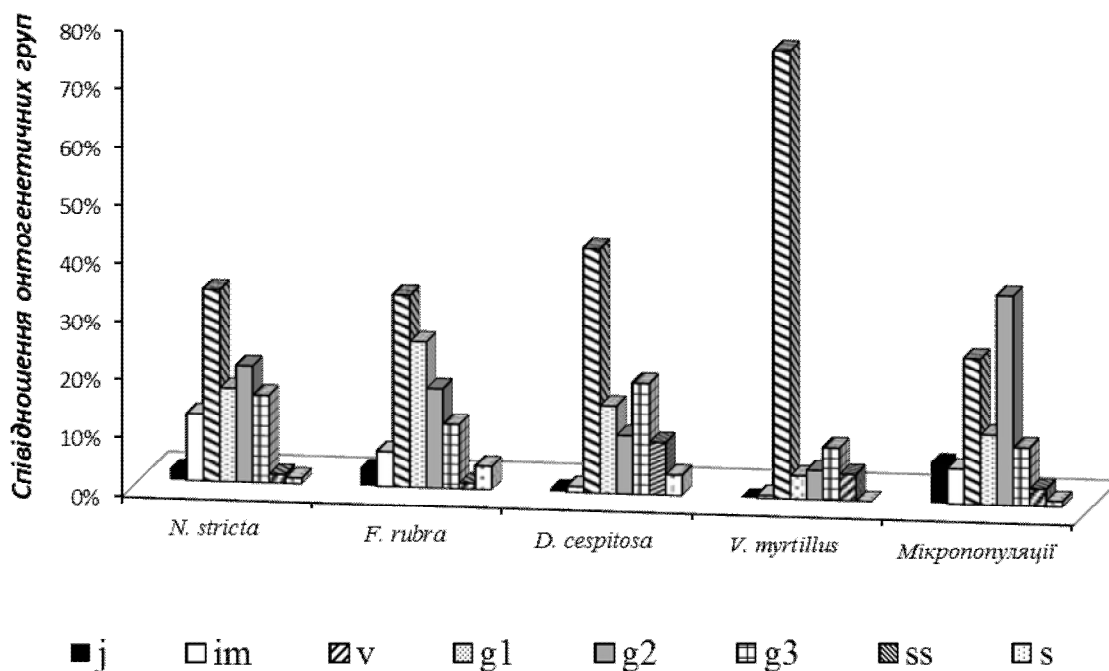


Рис. 2. Зміна онтогенетичного складу популяції та мікропопуляцій *H. alpina* в період домінування: *N. stricta* (1974–1981 pp.); *F. rubra* (1983–1988 pp.); *D. cespitosa* (1990–1994 pp.); *V. myrtilus* (1996–2013 pp.).

Fig. 2. Changes in the ontogenetic composition of the population and micropopulations of *H. alpina* during dominance: *N. stricta* (1974 - 1981); *F. rubra* (1983–1988); *D. cespitosa* (1990–1994); *V. myrtilus* (1996–2013).

Характерно, що абсолютний максимум їх онтогенетичних спектрів припадає не на віргінільні, а виключно на зрілі генеративні особини. Загальна ж частка фракції генеративних особин ($g_1 + g_2 + g_3$) ще вища – близько 60 %. В результаті, насінневий урожай в мікропопуляціях завжди перевищує рівень, що необхідний для збереження

позитивного балансу заміщення генет [ZHILYAEV, 2013]. Важливо, що надмірність насінневої продукції сприяє успіху в розселенні і насінневому омолодженні за межами мікропопуляцій *H. alpina*. Це особливо помітно на границях мікросайтів.

Цікаво, що зміна ефективності відновлення в цілій популяції *H. alpina* відбувається диференційовано, згідно з віковою і віталітетною диференціацією особин. І це стосується не тільки масштабів, але і векторів такого процесу. Тобто ефективність механізмів авторегуляції популяції *H. alpina* безпосередньо детермінує її віталітетний і онтогенетичний склад.

Прийнявши репродуктивну активність як критерій оптимальності еколого-ценотичних умов, було виявлено, що для популяції *H. alpina* це був час домінування популяції *F. rubra* (1982–1988 рр.). По мірі її заміщення на *D. cespitosa*, а в подальшому і на *V. myrtillus*, репродуктивна активність *H. alpina* знижалася практично у всіх вікових групах. Але, знову-таки, неоднаково, а відповідно до їх віталітетної градації (рис. 3).

Якщо цей показник нормувати як одиницю на час домінування *F. rubra* і співставити з показниками в інші роки, можна побачити певні закономірності:

По-перше, оскільки в період домінування *V. myrtillus* активність відновлення в усіх групах популяції *H. alpina* знижується до свого мінімуму, ці умови для неї слід вважати критично несприятливими.

По-друге, оскільки за своїм екологічним оптимумом особини високої, середньої і низької життєвості помітно відрізняються, їх реакції на варіації зовнішніх чинників є неоднаковими. Відповідно, на етапах демутації внесок тих чи інших груп у підтримку життєздатності популяцій буде змінюватися. Наприклад, від початку домінування популяції *V. myrtillus* репродуктивна активність віргінільних особин в групах **Ж- 1, Ж- 2, Ж- 3** зменшилася в 2,1; 1,6; 1,4, рази відповідно. Аналогічна реакція і в інших вікових групах. Але, оскільки особини низькою життєвості в таких умовах змінили свою активність менше за інших, їх роль у процесах заміщення поколінь в популяції підвищилася (рис. 3).

По-третє, реакції різновікових особин, навіть однакової життєвості, також є диференційованими. Наприклад, під час домінування популяції *V. myrtillus* спостерігалось суттєве зменшення репродуктивної активності *H. alpina* усіх вікових груп, крім групи молодих генеративних особин. В останніх вона навпаки – активізувалася до максимального рівня, який був при домінуванні популяції *F. rubra*.

Такі явні відмінності реакцій таких особин свідчать про розбіжність в їх екологічних оптимумах і діапазонах толерантності до діючих факторів. Треба відзначити, що ефекти вікової та віталітетної градації особин діють не у відриві один від одного, а комплексно, в незліченній кількості можливих комбінацій, складних для адекватних обліків та інтерпретації.

В цілому ж, всі наведені факти підтверджують висновки про те, що гетерогенність онтогенетичного і віталітетного складу є базовою передумовою ефективного функціонування та авторегуляції природних популяцій [ZHILYAEV, 2005a].

Виходячи з таких уявлень, знову повернемося до мікропопуляцій, але вже як до елементів просторової організації популяційного поля. Починаючи дослідження, ми очікували, що заповідання викличе відповідні реакції популяції *H. alpina*, які будуть повторюватися і в мікропопуляціях. Виявилось, що це не зовсім так. Більше того, протягом сорока років мікропопуляції *H. alpina* мало змінилися за ознаками своєї віталітетної і онтогенетичної організації. Їх стабільність пояснюється незмінністю еколого-ценотичних умов в мікросайтах, де не відбувалося змін домінантів, як на решті території.

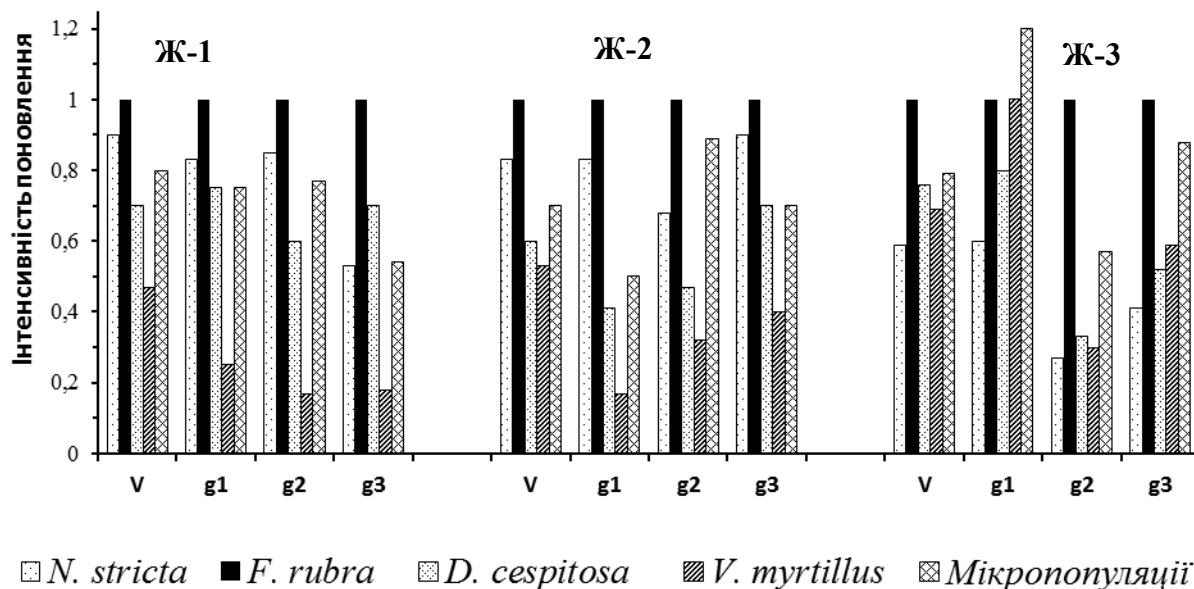


Рис. 3. Інтенсивність вегетативного поновлення онтогенетичних (v, g₁, g₂, g₃) і віталітетних (Ж-1, Ж-2, Ж-3) груп в популяції і мікропопуляціях *H. alpina* при зміні домінантів на субальпійській луці Карпат (1974–2013 рр.): *N. stricta*, *F. rubra*; *D. cespitosa*; *V. myrtillos*. За нормовану одиницю прийнято кількість парціальних пагонів, що сформували особини протягом сезонної вегетації в період домінування *F. rubra*.

Fig. 3. The intensity of vegetative renovation of ontogenetic (v, g₁, g₂, g₃) and vitality (Ж-1, Ж-2, Ж-3) groups in the population and micropopulations of *H. alpina* as a result of changes of the dominant on subalpine meadow of Carpathians (1974–2013): *N. stricta*, *F. rubra*; *D. cespitosa*; *V. myrtillos*. For the normalized unit accepted partial amount of shoots that formed specimens for seasonal vegetation during the dominance of *F. rubra*.

У підсумку, мікропопуляції *H. alpina* весь час залишалися тими осередками стабільності, від яких йшло підживлення насінням решти популяції. У загальних рисах, це відомий донорно-акцепторний принцип, за яким відбувається континуальна інтеграція локальних природно-історичних популяцій [ZHILYAEV, 1994]. Зовні такий механізм острівного самозбереження нагадує і метапопуляційний, коли на тлі загальної рухливості ознак, в метапопуляціях зберігаються окремі осередки стабільності. Періодичні сплески їх активності призводять до їх тимчасового фізичного об'єднання в загальному просторі і генетичному обміну між ними.

Звісно, що це лише поверхнева аналогія. Насправді ж мікропопуляції хоча і зберігають стабільність своїх структурних ознак, є порівняно невеликими за геометричними розмірами, випадкові за розподілом в популяційному полі і різноваріантні за складом. Але незважаючи на те, що окремі мікропопуляції можуть знаходитися на різних етапах свого розвитку і бути тимчасовою неповночленними, за середньостатистичними показниками вони стабільніші, ніж популяція на загал.

Той факт, що реакції особин мікропопуляцій часто відрізняються від популяційних, свідчить, що вони функціонують за відмінними алгоритмами. Приміром зараз, коли домінує *V. myrtillos*, в залежності від онтогенетичного стану особин *H. alpina*, їх репродуктивна активність в групі Ж-1 популяції становить 14–47 % від максимуму, а в мікропопуляції 54–80 %. Аналогічно реагують і особини середньої і високої життєвості – 17–53 % і 50–89 % відповідно. Натомість в групі Ж-3 репродуктивна активність помітно (до 30 %) зменшується лише серед зрілих генеративних особин (в мікропопуляції – до 57 %). Тим часом активність молодих

генеративних особин в популяції повернулася до свого максимуму, який був у 1982–1983 рр., а в мікропопуляціях навіть перевищила його на 20 %.

Але якщо траєкторія зміни репродуктивної активності груп **Ж-1** і **Ж-2** в мікропопуляціях суттєво відрізняється від популяційної, то в групі низької життєвості вони ідентичні. Цей факт, який підтверджує реальність диференціації особин високої, середньої і низької життєвості за екологічними оптимумами і специфічність їх розподілу по градієнтах екологічних факторів, змушує визнати віталітетний склад базовим механізмом авторегуляції і життєзабезпечення природних популяцій.

Кількість парціальних кущів, які щорічно виникають у різновікових материнських особин ($v - g_3$) високої, середньої і низької життєвості, є об'єктивним критерієм їхньої (материнських особин) участі в оновленні поколінь у популяції *H. alpina*. І хоча цей показник є досить плинним, у віргінільних особин низької життєвості він більш стабільний, ніж в інших. Наприклад, в період домінування *F. rubra* такі особини *H. alpina* з групи **Ж-3** щорічно формували максимальну кількість парціальних кущів – 2,9 шт. А під час домінування *N. stricta* ця цифра була нижчою в 1,7 рази. Вегетативна ж активність віргінільних особин середньої і високої життєвості найбільше (в 1,85 і 2,14 разів відповідно) знижується в умовах домінування *V. myrtillus*.

Відповідно до реакцій в тих чи інших групах, їх участь і роль в організації потоків заміщення поколінь і як механізмів авторегуляції популяції *H. alpina* змінюється. Оскільки віргінільні особини у своїх реакціях є більш стабільними, вони завжди залишаються ключовими в збереженні балансу поновлення поколінь в межах, що перешкоджають загибелі популяції *H. alpina* [ЗНИЛЯЕВ, 1986]. І хоча реакції генеративних особин більше, ніж віргінільних, пов'язані з життєвістю, але й в них групи низької життєвості є найбільш стабільними. Наприклад, репродуктивна активність (насінна і вегетативна) зрілих генеративних особин низької життєвості за весь час змінилася в 3,7 рази, а в особин середньої і високої життєвості – в 6 і 7 разів відповідно.

Тобто, з погіршенням еколого-ценотичної ситуації заміщення поколінь в популяції *H. alpina* все більшою мірою зміщується на групи низької життєвості. З цього випливає висновок, що саме віталітетний склад (спектр) – це та первинна, базова ознака, яка детермінує інші ознаки демографічної структури природних популяцій.

Щоби не виходити за тематичні рамки цієї статті, ми розглядаємо найбільш характерні трансформації віталітетної структури популяції *H. alpina* лише на етапних періодах демутації (рис. 4). Той факт, що порівняно з іншими вміст особин середньої життєвості за весь час змінювався в порівняно невеликих (16 %) межах, свідчить про їхню високу екологічну толерантність і незмінну участь у популяційній авторегуляції.

Цілком очевидно, що саме в такій ситуації роль мікропопуляцій, як особливих і незалежних осередків відновлення, підвищується. Незважаючи на те, що структура окремих мікропопуляцій може значно відрізнятися від структури інших, це мало впливає на загальні статистичні показники.

Відповідно, навіть в найбільш критичні моменти урожай насіння в мікропопуляціях незмінно є достатнім для насінневого поповнення інших частин популяції *H. alpina*. Саме тоді, коли вона починає втрачати свої позиції (залежна популяція, за В.М. Беклемішевим [1964]), мікропопуляції стають не просто дискретними одиницями просторової мозаїки популяцій, які депонують всі варіанти популяційної гетерогенності, а життєво необхідними системними елементами їх структурно-функціональної стабільності.

Цілком ймовірно, що фактична роль мікропопуляцій у процесах авторегуляції залежить і від ієрархічної градації (ступеня складності або конструктивного рангу, за В.М. Беклемішевим [1964]) власне самих природних популяцій. Але це окрема проблема, на якій ми плануємо зосередити увагу в наших подальших дослідженнях.

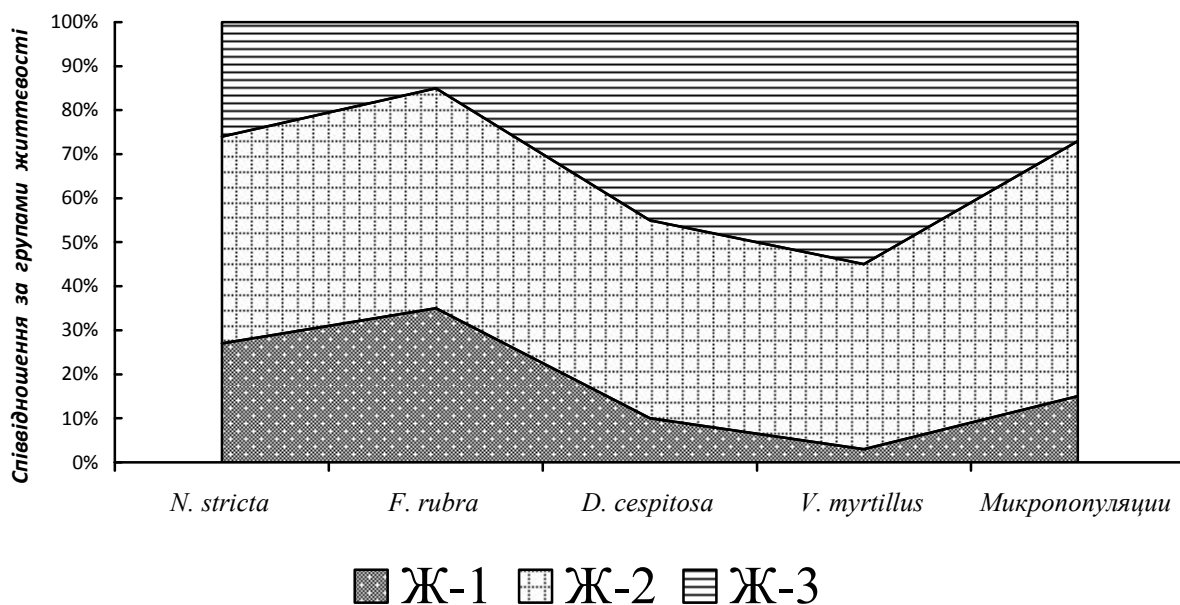


Рис. 4. Трансформація віталітетної структури популяції і мікропопуляцій *H. alpina* в процесі демутації на субальпійській луці Карпат. Домінанти: *N. stricta* (1974–1981 рр.); *F. rubra* (1983–1988 рр.); *D. cespitosa* (1990–1994 рр.); *V. myrtillus* (1996–2013 рр.); Мікропопуляції (1974–2013 рр.)

Fig. 4 Transformation of vitality in the population structure and micropopulations of *H. alpina* during demutation subalpine meadows in the Carpathians. Dominant species: *N. stricta* (1974–1981); *F. rubra* (1983–1988); *D. cespitosa* (1990–1994); *V. myrtillus* (1996–2013); Micropopulations (1974–2013)

Висновки

Проведені дослідження свідчать, що просторово-функціональна гетерогенність елементів є базовою передумовою популяційної авторегуляції і сприяє карусельному оновленню складу природної популяції *H. alpina*. Резерви її життєздатності є достатніми для запобігання її загибелі з природних причин. Формування потоку поколінь і збереження життєздатності модельної популяції *H. alpina* є ефектом віталітетно-вікової гетерогенності і просторової мозаїчності популяційного поля.

Діапазон безпечних станів популяції *H. alpina*, ефективність, масштаби і вектор її відповіді на зовнішні впливи визначаються специфічністю реакцій особин високої, середньої і низької життєвості. Власне їх реальні співвідношення (віталітетного спектри) є тим первинним імперативом, яким визначаються всі подальші форми популяційної структури і поведінки. Відтак, віталітетний аналіз повинен стати не просто одним з аспектів популяційних досліджень, а їх необхідною і першочерговою складовою. Без цього проблематично об'єктивно аргументувати безпечні форми господарського використання, планувати рівні допустимої експлуатації популяцій і розв'язати насущні природоохоронні проблеми.

Демутаційні процеси, які виникають на субальпійських луках Карпат внаслідок заповідання, можуть негативно позначатися на стані популяцій окремих видів рослин. В таких ситуаціях мікропопуляції, які зберігають стабільність свого складу, широкий спектр різноякісних особин і регулярне відновлення, стають резервом і осередками ефективною авторегуляції та збереження популяційної життєздатності.

Заходи зі збереження та відновлення біорізноманіття та структури природних популяцій рекомендується доповнити прийомами штучного відтворення складу і просторових розмірів мікропопуляцій відповідних видів рослин.

References

- BEKLEMISHEV V.N. (1964). *Biul. MOIP, otd. biol.*, **69** (2): 22-38. [БЕКЛЕМИШЕВ В.Н. (1964). Об общих принципах организации жизни. *Бюл. МОИП, отд. биол.*, **69** (2): 22-38]
- FALIŃSKA K. (2002). *Przewodnik do badań biologii populacji roślin*. Warszawa: PWN. 588 p.
- GRIGORIEVA N.M. (1986). *Izuchenie struktury i vzaimootnosheniia tsenopopuliatsii*. М.: MGPI: 48-58. [ГРИГОРЬЕВА Н.М. (1986). Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. МГПИ: 48-58]
- MALINOVSKIY K.A., RABOTNOV T.A. (1974). *Programma i metodika biogeotsenologicheskikh issledovanii*. М.: Nauka. 318-331. [МАЛИНОВСКИЙ К.А., РАБОТНОВ Т.А. (1974). Изучение луговых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – С. 318–331]
- MALINOVSKIY K.A., TSARYK I.V., ZHILYAEV G.G. (1988). *Zhurn. obsch. biol.*, **49** (1): 5-12. [МАЛИНОВСКИЙ К.А., ЦАРИК И.В., ЖИЛЯЕВ Г.Г. (1988). О границах природных популяций растений. *Журн. общ. биол.*, **49** (1): 5-12]
- MALINOVSKIY K.A., TSARYK Y.V., KORZHINSKIY YA.V., ZHILYAEV G.G. (1984). *Digressiia biogeotsenoticheskogo pokrova na kontakte lesnogo i subalpiiskogo poiasov v Chernogore*. К.: Nauk. dumka. 208 p. [МАЛИНОВСКИЙ К.А., ЦАРИК И.В., КОРЖИНСКИЙ Я.В., ЖИЛЯЕВ Г.Г. (1984). Дигрессия биогеоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре. К.: Наук. думка. 208 с.]
- MALYNOVSKIY K.A. (1959). *Bilovusovi pasovyshcha subalpiiskoho poiasa Ukrayinskykh Karpat*. К.: AN USSR, 204 p. [МАЛИНОВСКИЙ К.А. (1959). Біловусові пасовища субальпійського пояса Українських Карпат. К.: АН УРСР. 204 с.]
- MALYNOVSKIY K.A. (1980). *Roslynist vysokohirya Ukrayinskykh Karpat*. К.: Nauk. dumka. 277 p. [МАЛИНОВСКИЙ К.А. (1980). Рослинисть високогір'я Українських Карпат. К.: Наук. думка. 277 с.]
- MALYNOVSKIY K.A. (1986). *Ukr. botan. zhurn.*, **50** (2): 5-12. [МАЛИНОВСКИЙ К.А. (1986). *Укр. ботан. журн.*, **50** (2): 5-12]
- NUHIMOVSKIY E.L. (1997). *Osnovy biomorfologii semennykh rastenii. Teoriia organizatsii biomorf*. М.: Izd-vo "Nedra", **1**: 632 p. [НУХИМОВСКИЙ Е.Л. (1997). Основы биоморфологии семенных растений. Теория организации биоморф. – М.: Изд-во «Недра». **1**: 632 с.]
- RABOTNOV T.A. (1949). *Nauchn.-metod. zap. Gl. upr. po zapov. RSFSR*, **12**: 41-48. [РАБОТНОВ Т.А. (1949). Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений. *Научн.-метод. зап. Гл. упр. по запов. РСФСР*, **12**: 41-48]
- RABOTNOV T.A. (1950a). *Problemy botaniki*. М.: Nauka. **1**: 465-483. [РАБОТНОВ Т.А. (1950а). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. *Проблемы ботаники*. М.: Наука, **1**: 465-483]
- RABOTNOV T.A. (1950b). *Tr. BIN AN SSSR. Geobotanika*. М., Л.: AN SSSR. **3**(6): 7-204. [РАБОТНОВ Т.А. (1950б). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Тр. БИН АН СССР. Геоботаника*. М., Л.: АН СССР, **3** (6): 7-204]
- RABOTNOV T.A. (1960). *Polevaia geobotanika*. М., Л.: AN SSSR. **2**: 249-278. [РАБОТНОВ Т.А. (1960). Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений. *Полевая геоботаника*. М., Л.: АН СССР. **2**: 249-278]
- TSENOPOPULYATSII rastenii (osnovnye poniatia i struktura) (1976). Pod red. A.A. Uranova, T.I. Serebryakovoi. М.: Nauka. 217 p. [ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ растений (основные понятия и структура) (1976). Под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М.: Наука. 217 с.]
- UITTEKER R.H. (1980). *Soobshchestva i ekosistemy*. М.: Progress. 327 p. [УИТТЕКЕР Р.Х. (1980). Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.]
- URANOV A.A. (1960). *Biul. MOIP., otd. biol.*, **67** (3): 77-92. [УРАНОВ А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. *Бюл. МОИП, отд. биол.*, **67** (3): 77-92]
- URANOV A.A. (1965). *Fitogennoe pole. Probl. sovr. bot. M., L.: Nauka.*, **1**: 251-254. [УРАНОВ А.А. (1965). Фитогенное поле. *Пробл. совр. бот. М., Л.: Наука.*, **1**: 251-254]
- URANOV A.A. (1973). *Bolshoi zhiznennyi tsikl i vozrastnoi spektr tsenopopuliatsii tsvetkovykh rastenii. Tez. dokl. V delegatskogo siezda VBO*. Kiev: Nauk. dumka. 217-219. [УРАНОВ А.А. (1973). Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений. Тез. докл. V делегатского съезда ВБО. Киев: Наук. думка. 217-219]
- URANOV A.A., SMIRNOVA O.V. (1969). *Biul. MOIP, otd. biol.*, **74** (1): 119-134. [УРАНОВ А.А., СМІРНОВА О.В. (1969). Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. *Бюл. МОИП, отд. биол.*, **74** (1): 119–134]
- YUNATOV A.A. (1964). *Polevaia geobotanika*, **3**: 8-30. [ЮНАТОВ А.А. (1964). Заложение экологических профилей и пробных площадей. *Полевая геоботаника*, **3**: 8-30]
- ZHILYAEV G.G. (2011). *Vitality Composition and Role in Subpopulation Loci of Soldanella hungarica Simink. (Primulaceae) in the Carpathians. Contemporary Problems of Ecology*, **4** (6): 651-657.

- 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.
- ZHUKOVA L.A. (1995). Populiatsionnaia zhizn lugovykh rastenii. Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar". 23 p. [ЖУКОВА Л.А. (1995). Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар». 223 с.]
- ZHILYAEV G.G. (1994). *Zhurn. obsch. biol.*, **55** (1): 128-139. [Жиляєв Г.Г. (1994). Генетические взаимодействия и фенетическое отношения популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в Карпатах. *Журн. общ. биол.*, **55** (1): 128-139]
- ZHILYAEV G.G. (2005a). Zhiznesposobnost populiatsii rastenii. Lvov: LPM NANU, 304 p. [Жиляєв Г.Г. (2005a). Жизнеспособность популяций растений. Львов: ЛПМ НАНУ. 304 с.]
- ZHILYAEV G.G. (2005b). *Ukr. botan. zhurn.*, **62** (5): 687-698. [Жиляєв Г.Г. (2005b). Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників. *Укр. ботан. журн.*, **62** (5): 687-698]
- ZHILYAEV H.H. (1986). *Ukr. botan. zhurn.*, **43** (5): 32-37. [Жиляєв Г.Г. (1986). Поліваріантність онтогенезу як механізм регуляції складу популяцій трав'янистих багаторічників в рослинних угрупованнях Чорногори. *Укр. ботан. журн.*, **43** (5): 32-37]
- ZHILYAEV H.H., TSARYK Y.V. (1993). Struktura vysokohirnykh fitotsenoziv Ukrainy Karpat. K.: Nauk. dumka. 33-49. [Жиляєв Г.Г., Царик Й.В. (1993). Структурно-функціональна організація фітоценозів Карпат // Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат. К.: Наук. думка. 33-49]
- ZLOBIN YU.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 YU.A. (2009). Populiatsionnaia ekolohia rastenii. Sovremennoe sostoianie i tochki rosta. Sumy: Universitetskaia kniga. 264 p. [Злобин Ю.А. (2009). Популяционная экология растений. Современное состояние и точки роста. Сумы: Университетская книга. 264 с.]

Рекомендує до друку
В.В. Корженевський

Отримано 05.05.2014

Адреса автора:

Г.Г. Жиляєв.
Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельниця, 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 st.
Lviv, 79026
Ukraine
e-mail: ggz.lviv@gmail.com