

Теоретичні та прикладні питання

Самовосстановление популяции *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) после локальных нарушений в экосистеме *Juniperus communis* L. (Карпаты)

ГЕННАДІЙ ГЕОРГІЙОВИЧ ЖИЛЯЄВ

Жиляев Г.Г. (2013). Самовідновлення популяції *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) після локальних порушень в екосистемі *Juniperus communis* L. (Карпати). *Чорноморськ. бот. ж.*, 9 (4): 474-484.

За результатами тривалого моніторингу (1974–2013 рр.) на постійних пробних площах Інституту екології Карпат НАН України, в екосистемі, де домінує *Juniperus communis*, досліджені закономірності самовідновлення (регенерації) популяційної структури *Soldanella hungarica* після локального знищення трав'яного покриву. Експериментально встановлено, що такі маломасштабні впливи не створюють передумов для подальшої дестабілізації популяції. Але вони ініціюють мобілізацію популяційного резерву *S.hungarica* на прилеглих ділянках. Показано співвідношення індивідуальних реакцій і групових ефектів в процесах самовідновлення. Зроблено висновок про імперативне значення віталітетного складу для локальної регенерації популяції *S.hungarica*. До того ж, вона залишається не до кінця прогнозованим процесом, який продовжується декілька десятиліть.

Ключові слова: природна популяція, субпопуляційний локус, життєвість, самовідновлення

ZHILYAEV G.G. (2013). Self-regeneration population *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) after local disturbances in the ecosystem of *Juniperus communis* L. (The Carpathians). *Chornomors'k. bot. z.*, 9 (4): 474-484.

According to the results of long-term monitoring (1974–2013) on permanent sample plots of the Institute of Ecology of the Carpathians National Academy of Sciences of Ukraine, in an ecosystem dominated by *Juniperus communis*, patterns of self-recovery (regeneration) of the population structure *Soldanella hungarica* after local destruction of herbaceous vegetation were examined. It was established experimentally that such small-scale effects do not create the preconditions for the further destabilization of the population. But they initiate the mobilization of reserve *S.hungarica* population in adjacent areas. The relationship of individual responses and group effects in the processes of self-recovery is shown. It is concluded about imperative importance of vitality of the local population regeneration of *S.hungarica*. Though it is still not fully predictable process that has been continuing for several decades.

Keywords: natural population, subpopulation locus, vital power, self-recovery

ЖИЛЯЕВ Г.Г. (2013). Самовосстановление популяции *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) после локальных нарушений в экосистеме *Juniperus communis* L. (Карпаты). *Черноморск. бот. ж.*, 9 (4): 474-484.

По результатам долговременного мониторинга (1974–2013 гг.) на постоянных пробных площадях Института экологии Карпат НАН Украины, в экосистеме, где доминирует *Juniperus communis*, исследованы закономерности самовосстановления (регенерации) популяционной структуры *Soldanella hungarica* после локального уничтожения травяного покрова. Экспериментально установлено, что подобные маломасштабные воздействия не создают предпосылок к дальнейшей дестабилизации популяции. Но они инициируют

мобилизацию популяционного резерва *S.hungarica* на смежных участках. Показано соотношение индивидуальных реакций и групповых эффектов в процессах самовосстановления. Сделан вывод об императивном значении виталитетного состава в локальной регенерации популяции *S.hungarica*. При этом она остается не до конца прогнозируемым процессом, продолжающимся несколько десятилетий.

Ключевые слова: природная популяция, субпопуляционный локус, жизнеспособность, самовосстановление

Тотальная деградация природных экосистем и катастрофические темпы снижения биоразнообразия на популяционном, таксономическом и экосистемном уровнях заставляют пересмотреть приоритеты многих исследовательских программ в популяционной экологии растений. За последнее десятилетие они очевидно сместились от анализа формального состава природных популяций к вопросам их системной организации и функционирования механизмов самовосстановления в естественных и антропогенноизмененных условиях. Неоспоримость существования подобных механизмов авторегуляции (поддержания, возобновления, восстановления) делает логичным поиск системных элементов, из которых происходит "самосборка" депрессивных популяций.

Хотя важность подобных исследований для развития теории популяций и практики хозяйственной деятельности не оспаривается научным сообществом, однако они все еще не имеют нужной финансовой и инструментальной поддержки, а нередко ограничиваются анализом характерных популяционных реакций на специфические антропогенные воздействия. Подобные исследования редко бывают продолжительными и не позволяют увидеть процессы естественной популяционной авторегуляции, скрытые за фоном антропогенных трансформаций. Это возможно на базе многолетнего мониторинга, который становится неотъемлемым приемом адекватного популяционного анализа природных популяций на постоянных пробных площадях. Но поскольку, даже технически, реализовать подобный мониторинг на массовых объектах невозможно, целесообразно ограничиться изучением популяций наиболее характерных ("модельных") объектов [MALINOVSKIY, 1987].

В этой статье подведены итоги многолетнего (1974–2013 гг.) мониторинга за параметрической динамикой и закономерностями самовосстановления популяции *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) на внутривидовом (элементном) уровне.

Материалы и методы исследований

Исследования проведены на пробных площадях биологического стационара "Пожижевская" Института экологии Карпат НАН Украины в период 1974–2013 гг. Объектом была выбрана локальная (экологическая) популяция *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*), входящая в состав континуальной природной (естественно-исторической) популяции с непрерывным ареалом от 960 до 1650 м над ур.м. Факт объединения множества локальных популяций в едином континуальном контуре был доказан специальными учетами дистанций распространения наследственной информации (семян и пыльцы) и по критериям фенетического (генетического) сходства [ZHILYAEV, 1994].

S. hungarica – это травянистое короткокорневищное многолетнее растение группы неявнополицентрических биоморф [TSENOPOLYATSII..., 1976] и обычный компонент экосистем лесного, субальпийского и альпийского поясов Карпат. Мониторинг локальных популяций *S. hungarica* осуществляется нами с 1974 г. на постоянных пробных площадях высотного профиля 960–1650 м над ур.м. В этой

статье речь идет об одной из таких популяций на восточном склоне г. Пожижевская в экосистеме с доминированием *Juniperus communis* L. (1450 м. над ур.м.).

Тут, на ленточной трансекте площадью 50 м², с соответствующим числом элементарных учетных площадок по 0,5 м² (1x0,5м), ежегодно картировали пространственные позиции субпопуляционных локусов и особей и регистрировали изменения индивидуальных и групповых признаков (виталитетных и демографических). В этом мы базировались на классических приемах популяционного анализа, не требующих отдельных пояснений [РАВОТНОВ, 1960 а,б; MALINOVSKIY, РАВОТНОВ, 1974; TSENOPOPULYATSI, 1976, 1988; GRIGORJEVA, 1986; ZLOBIN, 1989; ZHUKOVA, 1995; FALIŃSKA, 2002].

Жизненность трактовалась нами как дискретный, необратимый признак, характеризующий потенции особей к развитию в конкретных экосистемах [ZHILYAEV, 2005a,b]. Идентификацию особей по уровням жизненности и онтогенетическому (возрастному) состоянию проводили на основании ключевых признаков, обоснованных для *S. hungarica* [ZHILYAEV, 2005 a,b].

Уровни жизненности особей обозначали как: "Ж-1" (высокий); "Ж-2" (средний); "Ж-3" (низкий); а их онтогенетическое состояние: "se"- семена; "p"- всходы; "j"- ювенильные; "im"- имматурные; "v" – виргинильные; "g₁" – молодые генеративные; "g₂" – зрелые генеративные; "g₃" – старые генеративные; "ss" – субсенильные; "s" – сенильные [РАВОТНОВ, 1950, URANOV, 1960, 1973]. По соотношениям особей разной жизненности вычисляли Q-индекс (индекс качества), на основании которого дифференцировали субпопуляционные локусы на депрессивные, равновесные и процветающие типы [ZLOBIN, 1989, 2009]. Известно, что в зависимости от жизненности продолжительность жизни материнских генет *S. hungarica* в исследуемой популяции, составляет 40–70 лет [ZHILYAEV, 1986].

Объектами мониторинга были внутривидовые (субпопуляционные) локусы *S. hungarica* как конструктивные элементы природных популяций, представляющие собой дискретные скопления особей, сформировавшиеся естественным путем в границах общего популяционного поля.

Кроме многолетних учетов развития популяции *S. hungarica* на трансекте, для исследований закономерностей самовосстановления ее субпопуляционной структуры была заложена специальная трансекта 5x13 м (65 м²), с соответствующим числом элементарных квадратов по 1 м² (рис.1). После учета стандартных демографических и виталитетных показателей, а также картирования пространственных позиций субпопуляционных локусов *S. hungarica*, в 1975 г. травяной покров на центральных квадратах был уничтожен. Подобная ситуация имитирует естественные повреждения вследствие роющей деятельности диких животных или ветровалов.

Таким образом, на экспериментальной трансекте образовалась зона без растительного покрова (Т-1), включающая в себя элементарные квадраты С – III; С – V; С – VII; С – IX; С – XI. Каждый из них оказался в окружении неповрежденных участков четырех типов:

Т-2 (З-V, С – VI, С – VIII, С – X) – контактируют с квадратами Т-1 по двум сторонам;

Т-3 (В – III, В – V, В – VII, В – IX, В – XI, С – II, С – XII, D – III, D – V, D – VII, D – IX, D – XI) – контактируют с квадратами Т-1 одной стороной;

Т-4 (В – II, В – IV, В – VI, В – VIII, В – X, В – XII, D – II, D – IV, D – VI, D – VIII, D – X, D – XII) – контактируют квадратами Т-1 по угловым точкам;

Т-5 (от А – I до А – XIII; от Е – I до Е – XIII; В – I, С – I, D – I, В – XIII, С – XIII, D – XIII) – не контактируют квадратами участка Т-1.

В процентном соотношении площади этих участков составляют 8%, 6%, 18%, 18% и 50% соответственно.

За исключением внешнего, пространственно непрерывного типа (Т-5), все остальные участки являются дискретными, регулярными фрагментами. Такая схема экспериментальной трансекты, при ее небольшой площади, позволила наблюдать характерные этапы локального самовосстановления и оценить участие в этом всей популяции *S. hungarica*.

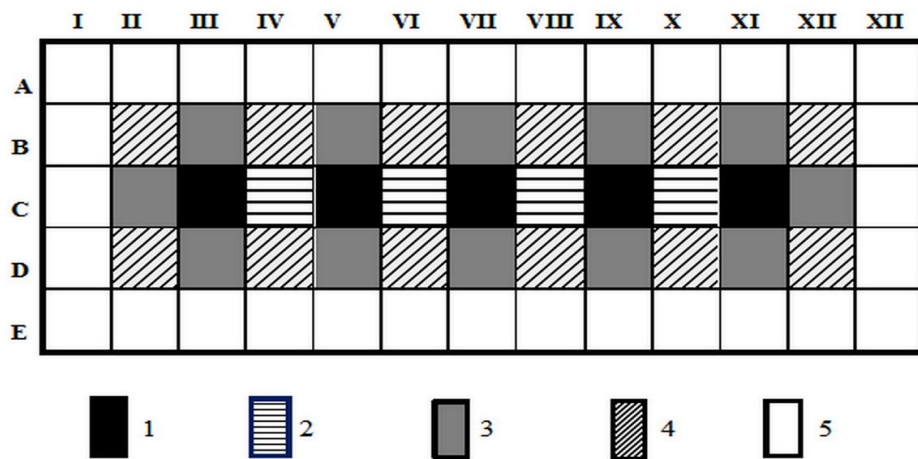


Рис. 1. Схема экспериментальных участков трансекты по изучению локальной регенерации популяции *Soldanella hungarica* в экосистеме с доминированием *Juniperus communis*. Типы участков: 1 – Т-1; 2 – Т-2; 3 – Т-3; 4 – Т-4; 5 – Т-5; Координатная сетка участков обозначена горизонтальным цифровым (I – XIII) и вертикальным буквенным рядом (А–Е).

Fig. 1. Scheme of experimental transect plots for the study the local regeneration of *Soldanella hungarica* population in an ecosystem dominated by *Juniperus communis*. Types of plots: 1– Т-1; 2– Т-2; 3 – Т-3; 4– Т-4; 5– Т-5. Coordinate grid of plots is denoted by horizontal numerical row I–XIII and vertical letter row А–Е.

Для компактности в тексте и рисунках использовали вышеприведенные обозначения типов участков, уровней жизненности и онтогенетического (возрастного) состояния особей.

Результаты исследований и их обсуждение

На момент начала эксперимента (1974 г.) популяция *S. hungarica* характеризовалась невысокой (6 шт/м²) численностью взрослых (v-s) особей, полночленным, бимодальным онтогенетическим спектром с пиками на виргинильных (29%) и зрелых генеративных (26,5%) особях. В виталитетном составе преобладали особи Ж-3 (83%). Доля особей Ж-2 и Ж-1, составляла 13% и 1% соответственно. Формально это заставляет отнести популяцию к депрессивным. Но по своему фактическому состоянию она таковой не является. Ведь в ней осуществляется регулярное семенное и вегетативное возобновление, а все виталитетно-демографические параметры хотя и подвижны (с периодом флуктуаций 6–9 лет), но в режиме заповедания не выходят за рамки соответствующих базовых показателей [ZHILYAEV, 2005a]. По своему функциональному положению среди остальных популяций этой экосистемы, популяция *S. hungarica* относится к группе дефинитивных стабилизирующих популяций дополняющего типа [ZHILYAEV, TSARYK, 1993]. И это вполне согласуется с выводом, что механизмы авторегуляции природных популяций не теряют своей эффективности при фоновых колебаниях природных факторов [ZHUKOVA, 1995].

Исследования последних лет показали, что надежное функционирование подобных механизмов возможно лишь при соблюдении принципа асинхронности развития между субпопуляционными локусами [ZHILYAEV, 2011]. Именно локусы первыми реагируют на перераспределение микроусловий в популяционном поле и регламентируют возможность самовосстановления частично деградированных популяций. Конечно, теоретически нельзя категорически отрицать возможность самовосстановления популяции даже от единичной особи или семени, но фактических подтверждений этому нет. В этой связи возникает вопрос о закономерностях и принципах самовосстановления собственно самих субпопуляционных локусов после их уничтожения.

Перед началом весенней вегетации 1975 г. на квадратах **Т-1** были выкопаны и удалены все особи *S. hungarica*, но уже осенью последовали реакции особей с соседних, неповрежденных участков (**Т-2, Т-3, Т-4**). Еще до ухода под снег у генеративных особей сформировалось цветочных почек значительно больше (на 37% – **Ж-1**; на 27% – **Ж-2**; на 22% – **Ж-3**) их статистической нормы. Это стало первой заметной реакцией на фрагментарные разрушения популяционного поля, которая в 1976 году привела к соответствующему увеличению локального урожая семян и их инвазии на поврежденные участки **Т-1**. С начала 1976 г. на всей площади трансекты отмечался факт мобилизации и других особей репродуктивного резерва, в первую очередь из пула временно нецветущих и квазисенильных. Этот центробежный процесс постепенно (1977–1979 гг.) распространился на отдаленные квадраты **Т-5** трансекты и даже на полтора–два метра этих границ.

Это говорит о надежности и темпах распространения в популяционном поле информации о локальных нарушениях. Но поскольку мы не располагаем сведениями о принципах, механизмах и агентах ее трансляции, то не хотим высказывать своих предположений по этому поводу, а ограничиваемся лишь констатацией самого факта и стереотипности подобной реакции как на ближних, так и отдаленных участках трансекты.

Показательно, что почти трехкратное увеличение урожая семян в эксперименте, обеспечивается не изменениями таких индивидуальных показателей, как потенциальная или реальная семенная продуктивность, число генеративных побегов на особь и пр., а эффектами группы [ТИТОВ, 1976]: активизацией пула генеративных, квазисенильных, временно нецветущих и покоящихся особей. Притом, что подобные эффекты не были высокими и стабильными весь период наблюдений, они всегда преобладали над индивидуальными показателями [ZHILYAEV, 2005a].

Со временем наблюдалось постепенное смещение приоритетов формирующих параметров инвазионных потоков семян на участки **Т-1**. Это наглядно видно по генеративным особям участков **Т-2–Т-5**, которые после 3–5 лет активности возвращаются к обычному чередованию периодов цветения и покоя. Поскольку аналогичная реакция наблюдалась в других экосистемах [ZHILYAEV, 2013], о ней можно говорить как о типичном, базовом механизме самовосстановления природных популяций *S. hungarica*.

Вначале активность генеративных особей снижается на ближних участках **Т-2, Т-3, Т-4**, контактирующих с поврежденными. На большем же удалении (**Т-5**), где их активизация началась позднее, дезактивация также задерживается на 2–4 года. В то же время, урожай семян на участках **Т-5** лишь частично (на 20%) покрывает его снижение на участках **Т-2, Т-3, Т-4**. В целом, это негативно сказывается на балансе и притоке новых семян к местам локальных повреждений. Итак, по прошествии нескольких лет, когда на трансекте повсеместно поддерживался высокий урожай семян, их инвазионный приток постепенно слабеет, теряя свою эффективность (рис. 2).

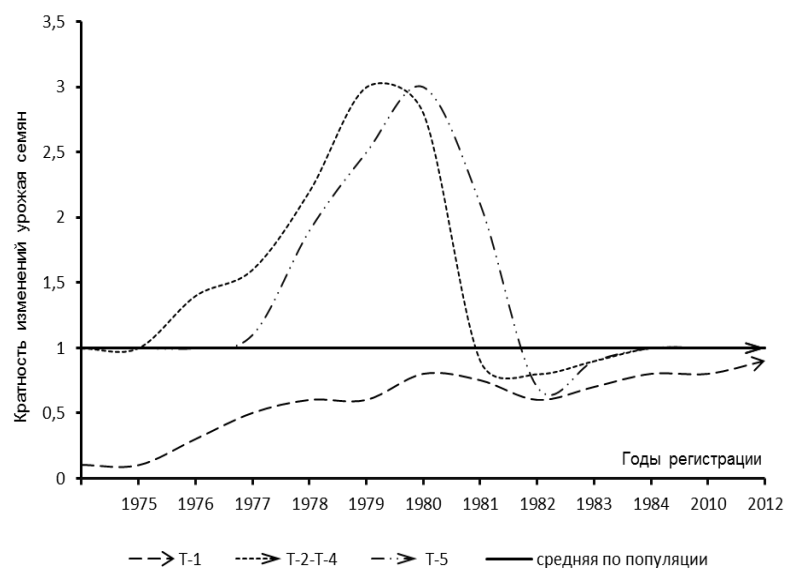


Рис. 2. Диапазон изменения урожая семян *Soldanella hungarica* на экспериментальных участках трансекты в экосистеме *Juniperus communis*.

Fig. 2. The range of crop seeds *Soldanella hungarica* in experimental plots transects in the ecosystem of *Juniperus communis*.

Несмотря на непродолжительную (1981–1983 гг.) депрессию особей с участков Т-2, Т-3, Т-4, Т-5, последовавшую за периодом их активности, число семян *S. hungarica*, попадающих на участки Т-1, продолжает увеличиваться. Это становится возможным потому что уже к пятому-шестому годам здесь успевают сформироваться первые генеративные особи, которые в нарастающей мере компенсируют дефицит семян в инвазионном притоке.

Еще раньше, через 4–5 лет, начинается вегетативное размножение виргинильных генет, что в еще большей мере компенсирует затухание инвазионного притока семян и частично смещает приоритет к вегетативному возобновлению. Хотя в отличие от остальной популяции на поврежденных участках Т-1 численность генет и сейчас (2012–2013 гг.) почти втрое превышает численность рамет. Это следствие специфических процессов, происходивших на начальном этапе реколонизации участков Т-1.

Быстрое появление собственных репродуктивных особей на поврежденных участках Т-1 осуществляется механизмами темпоральной регуляции постэмбрионального онтогенеза *S. hungarica* [ZHILYAEV, 1986a, 2005a], благодаря которой время, за которое особи достигают репродуктивного состояния, снижается с обычных 16–20 лет до 7–8 лет. Это означает соответствующее ускорение скорости формирования полноценного онтогенетического состава. Но даже несмотря на это онтогенетическая структура *S. hungarica* на экспериментальных участках Т-1 еще долго несет в себе признаки инвазионной (рис. 3).

И только на 14–15 год в ней появляются элементы спектра нормального типа. Хотя даже на момент последних учетов (2013 г.) он все еще отличался от контрольных.

Еще одной важной предпосылкой к самовосстановлению на экспериментальных участках является численность особей. В отличие от многих иных признаков, она весьма динамична. Уже через год после начала эксперимента здесь появляются первые всходы из семян инвазионного притока. И несмотря на то что на единицу площади таких семян попадает почти на порядок меньше, чем в среднем по популяции, численность появившихся всходов, а в дальнейшем ювенильных и имматурных особей, много выше популяционной. Это даже не коррелирует с флуктуациями соответствующих популяционных параметров.

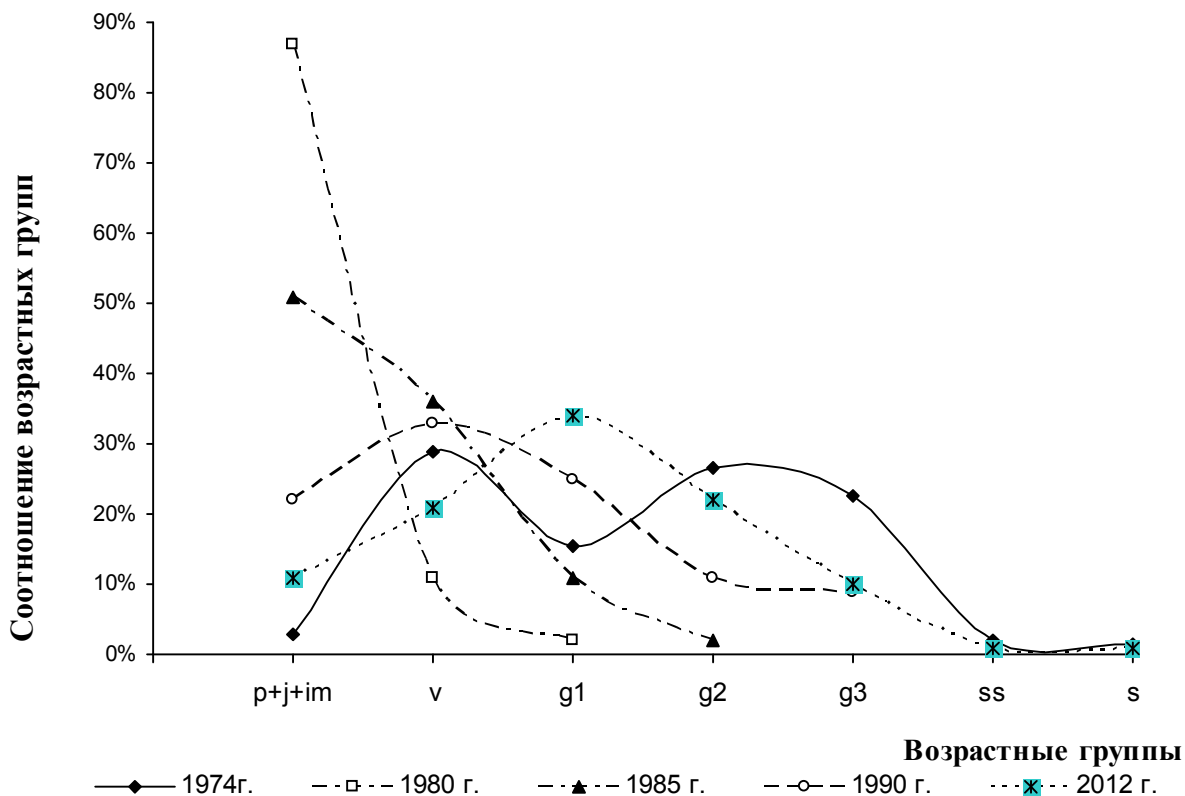


Рис. 3. Формирование онтогенетической структуры *Soldanella hungarica* на экспериментальных участках Т-1.

Fig. 3. Formation of the ontogenetic structure of *Soldanella hungarica* in experimental plots of T-1.

К примеру, в 1976–1979 гг. численность указанных особей на участке Т-1 возрастала, несмотря на их пессимум в остальной популяции. Этому феномену есть простое объяснение: снижение смертности подростка в отсутствие конкуренции со стороны взрослых особей. И действительно, несмотря на возрастающий урожай семян, по мере оформления онтогенетического состава нормального типа смертность подростка здесь увеличивается, хотя и ныне остается ниже, чем в популяции. Именно поэтому, хотя семенное возобновление на участках Т-1 постепенно уступает свой приоритет вегетативному размножению, оно (семенное возобновление) остается регулярным и сохраняет свое значение в процессах самовосстановления популяционной структуры.

Безусловно, активное пополнение молодыми генетами – это позитивный фактор, способствующий регенерации и стабилизации основных популяционных параметров *S. hungarica* после нарушений. Но лишь первые несколько лет эти эффекты определяются исключительно уровнем инвазионного притока семян с соседних, неповрежденных участков популяционного поля. Когда же он снижается до статистической нормы, пополнение генетами не прекращается, но уже базируется на собственном пуле репродуктивных особей.

В этой связи следует остановиться на роли особей разной жизненности, участвующих в реколонизации. На ее начальных этапах заметное преимущество получают особи высокой жизненности, которые преобладают на участках Т-1. Постепенно их участие снижается, хотя и сейчас она намного выше своей статистической нормы (рис. 4). Поскольку соотношение семян по уровням жизненности в их инвазионном потоке можно считать равнопропорциональным, то столь значительное преобладание особей Ж-1 в группе подростка объясняется их (семян

высокой жизненности) способностью к более быстрому прорастанию и дальнейшему развитию в онтогенезе, чем семян Ж-2 и Ж-3 [ZHILYAEV, 2005a, 2011]. Однако эти функциональные преимущества особей высокой жизненности полнее реализуются в первые годы после эксперимента, в условиях низкой конкуренции за ресурсы. Именно тогда их преобладание становится подавляющим (рис. 4).

Затем эти различия в виталитетной структуре на участках Т-1 и остальной популяции смягчаются, хотя не исчезают полностью. И на сегодняшний день соотношение 3:2:1, которое установилось здесь между особями Ж-1: Ж-2: Ж-3, существенно отличается от популяционного, которое обсуждалось в начале этой статьи. Последнее фактически все годы оставалось неизменным к уровню 1974 г. (рис. 4).

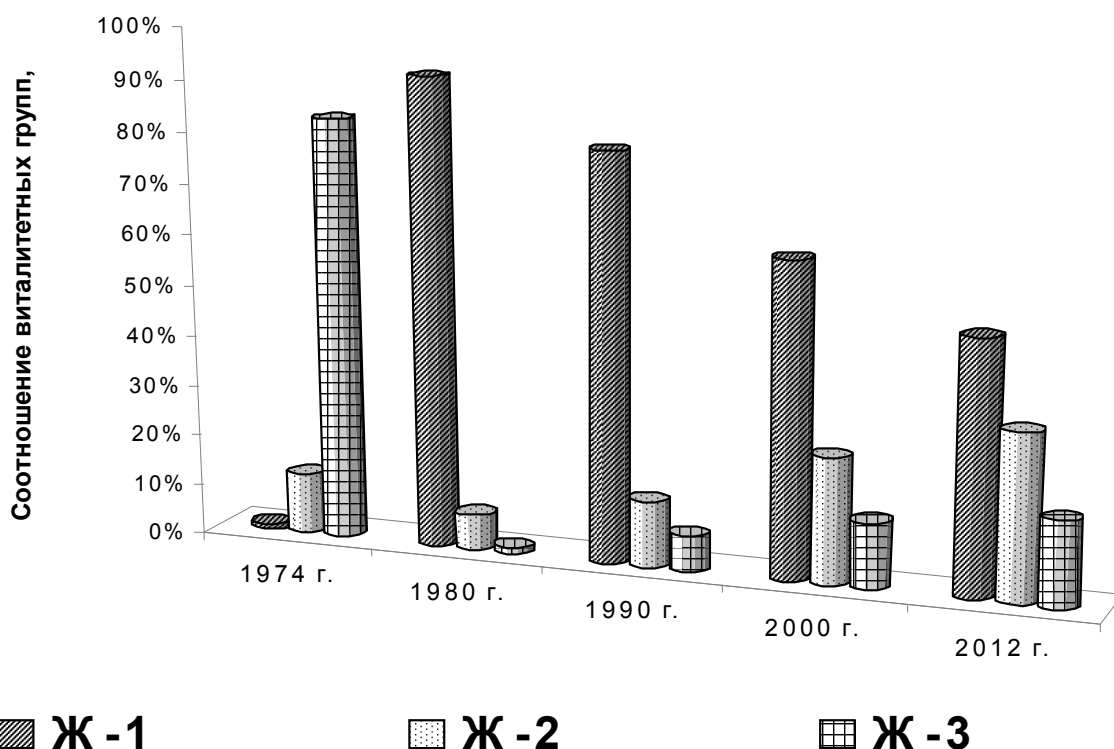


Рис. 4. Самовосстановление виталитетного состава после локальных повреждений популяции *Soldanella hungarica* в экосистеме с доминированием *Juniperus communis*.

Fig. 4. Self-regeneration of vitality composition after local damage of *Soldanella hungarica* population in an ecosystem dominated by *Juniperus communis*.

Известно [ZHILYAEV, 2005a], что виталитетные соотношения, близкие к 3:2:1, свойственны популяциям *S. hungarica*, не испытывающим дефицита жизненного пространства. Поэтому по мере его исчерпания на участках Т-1 следует ожидать дальнейшего восстановления виталитетной структуры до исходного состояния.

Резюмируя изложенные факты, можно утверждать: при всем многообразии частных проявлений в действии механизмов авторегуляции локальная структура в поврежденных фрагментах не восстановилась даже сейчас, спустя почти сорок лет. Отличия остаются практически во всех базовых демографических и виталитетных параметрах. Возможно, что в дальнейшем они сгладятся до среднепопуляционных значений, но пока этого не произошло, остается признать, что даже в самых благоприятных условиях самовосстановление природных популяций – это процесс многих десятилетий. Учитывая нынешние масштабы разрушения природных популяций, подобный вывод представляется очень тревожным.

Если говорить о роли конкретных механизмов самовосстановления популяции *S. hungarica* после локальных повреждений, то за весь период наблюдений (1974–2013 гг.), безусловный приоритет оставался за семенным возобновлением. В стартовый момент его обеспечивает инвазионный приток семян с соседних участков популяционного поля. Но при более значительных повреждениях, чем это было в эксперименте, вероятно возникновение проблем с формированием эффективных инвазионных потоков семян. Уже только это способно блокировать сценарий самовосстановления в нашем эксперименте.

В целом, эксперимент показал, что реколонизация *S. hungarica* на поврежденных участках проходит в несколько этапов и со сменой приоритетов в механизмах самовосстановления. Успех на этапе стартового заселения участков **T-1** в полной мере определяется параметрами инвазионного притока семян *S. hungarica*, который формируется генеративными особями соседних неповрежденных участков популяционного поля **T-2 – T-5**. Активизация их (генеративных особей) семенного размножения свидетельствует о системном и целостном характере реакции популяции *S. hungarica* на воздействия такого рода. Подобная ситуация сохраняется до момента (в нашем эксперименте 4-5 лет), пока в поврежденных фрагментах не появятся собственные виргинильные, а затем и генеративные особи. Таким образом, эффективность на этапе стартового заселения целиком и полностью определяется параметрами инвазионного потока, его стабильностью и продолжительностью.

До времени, пока не сформируется достаточно многочисленная группа репродуктивных особей ($v-g_3$), и сохраняется императивная зависимость от инвазионного притока семян, самовосстановление как независимое, сбалансированное обновление поколений регламентируется исключительно механизмами внешней общепопуляционной авторегуляции.

Лишь после того, как число генеративных особей на поврежденных участках станет достаточным для поддержания собственного семенного пополнения, инвазионный приток теряет свою исключительность. И с этого момента уже правомерно рассматривать локальное самовосстановление как индифферентный процесс.

Поскольку на участке **T-1** у *S. hungarica* все еще преобладают растения дорепродуктивной группы, локальная численность особей здесь намного (в 6-9 раз) превышает популяционную. Однако по мере их развития и массового перехода во взрослое состояние демографическое давление, как конкуренция между особями за жизненное пространство, становится чрезмерным. Последствием подобной ситуации становится уход значительной (до 60%) части генеративных особей в неактивное состояние временно нецветущих, покоящихся или квазисенильных.

Известно [ЖИЛЯЕВ, 2005а], что при низкой конкуренции за жизненное пространство смена, а затем и особи высокой жизненности, сполна используют свое преимущество в скорости смены онтогенетических состояний и уровне выживания. Это те предпосылки, которые ведут к численному доминированию особей **Ж-1** уже в самом начале реколонизации. Но в условиях перенаселенности, когда особи высокой жизненности постепенно уступают свои позиции в пользу особей средней и низкой, следуют соответствующие изменения виталитетного состава (рис. 4). На этом же этапе онтогенетическая структура на участках **T-1** окончательно трансформируется в нормальную, временно неполночленную, хотя в деталях все еще отличается от популяционной (рис. 2).

Следует упомянуть о еще одном, достаточно неожиданном факте, установленном в ходе нашего эксперимента. Изменение виталитетного состава и дезактивация части генеративных особей на участке **T-1**, последовавшие после превышения их оптимальной численности, произошло и на смежных участках **T-2, T-**

3, Т-4, которые не испытали воздействий, а численность особей на них оставалась неизменной. Но на них подобные структурные возмущения непродолжительны, а через год–два все возвращается к популяционной норме.

Вероятностный принцип расселения и распределения инвазионных семян, попадающих на квадраты С – III, С – V, С – VII, С – IX, С – XI, создает предпосылки для возникновения незначительных различий между ними по демографическим и виталитетным параметрам. Но позднее они нивелируются, подчиняясь общему алгоритму самовосстановления. Безусловно, что он не универсален и соответствует популяциям травянистых растений с невысокой вегетативной подвижностью и регулярным семенным возобновлением. В луговых и субальпийских экосистемах, где семенное возобновление *S. hungarica* нерегулярное или эпизодическое, регенерация, видимо, будет базироваться на иных механизмах популяционной авторегуляции.

Выводы

Выживание и устойчивое развитие природных популяций у *S. hungarica* в Карпатах обеспечивается комплексом механизмов самовосстановления, базирующихся на поливариантности онтогенетических стратегий, виталитетной и возрастной гетерогенности особей.

Эффективность локального самовосстановления во многом определяется адекватностью поддержки со стороны остальной популяции *S. hungarica*, формирующей инвазионный приток семян на поврежденные территории.

Проведенные эксперименты позволяют констатировать, что природные популяции *S. hungarica* в экосистемах *Juniperus communis* Карпат достаточно уязвимы к масштабным воздействиям. Ведь даже в оптимальных условиях заповедания и при фрагментарных повреждениях их восстановление до исходного состояния оказалось длительным процессом с не вполне очевидным позитивным итогом. Даже сегодня, спустя почти сорок лет от начала эксперимента, на поврежденных участках все еще не произошло полного самовосстановления популяционной структуры до ее исходного уровня. Реколонизированные участки по-прежнему отличаются от остальной популяции своими демографическими и виталитетными параметрами. И этим аргументом, а не соображениями о вероятных хозяйственных выгодах, видимо, следует руководствоваться в принятии решений о возможности, формах и допустимых пределах эксплуатации природных популяций в Карпатах.

В то же время, даже тотальные нарушения небольших участков популяционного поля *S. hungarica* не несут угрозы для всей популяции, которая продолжает функционировать в своем фоновом режиме. Более того, можно думать, что подобные воздействия, часто возникающие и по естественным причинам (ветровалы, роющая деятельность диких животных), благоприятствуют локальному омоложению и сохранению принципа асинхронности в функционировании субпопуляционных локусов.

References

- FALIŃSKA K. (2002). Przewodnik do badań biologii populacji roślin. Warszawa: PWN. 588 s.
- GRIGORJEVA N.M. (1986). Metodika izucheniya prostranstvennoy strukturyi tsenopopulyatsiy. Izuchenie strukturyi i vzaimootnosheniya tsenopopulyatsiy. M.: MGPI: 48-58. [ГРИГОРЬЕВА Н.М. (1986). Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М.: МГПИ: 48-58]
- MALINOVSKIY K.A., RABOTNOV T.A. (1974). *Programma i metodika biogeotsenologicheskikh issledovaniy*. M.: Nauka. 318–331. [Малиновский К.А., РАБОТНОВ Т.А. (1974). Изучение луговых биогеоценозов. Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука. 318-331]
- RABOTNOV T.A. (1950). Tr. BIN AN SSSR. *Geobotanika*. M-L: AN SSSR. 3 (6): 7-204. [РАБОТНОВ Т.А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Tr. БИН АН СССР. Геоботаника. М-Л: АН СССР. 3 (6): 7-204]

- РАВОТНОВ Т.А. (1960a). *Polevaya geobotanika*. М., Л.: AN SSSR. **2**: 249-278. [РАВОТНОВ Т.А. (1960a). Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений. *Полевая геоботаника*. М., Л.: АН СССР. **2**: 249-278]
- РАВОТНОВ Т.А. (1960b). *Polevaya geobotanika*. М., Л.: AN SSSR. **2**: 278-332. [РАВОТНОВ Т.А. (1960b). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. *Полевая геоботаника*. М., Л.: АН СССР. **2**: 278-332]
- ТИТОВ Ю.В. (1976). *Problemy allelopatii*. Kiev: Naukova. dumka: 96-98. [ТИТОВ Ю.В. (1976). Изучение взаимоотношений в элементарных группах. *Проблемы аллелопатии*. Киев: Наукова. думка: 96-98]
- TSENOPOPYLYATSII rasteniy (oчерki populyatsionnoy biologii) (1988). Pod red. T.I. Serebryakovoy, T.G. Sokolova. М.: Nauka. 184 p. [ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ (ОЧЕРКИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ) (1988). Под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколова. М.: Наука. 184 с.]
- TSENOPOPYLYATSII rasteniy (osnovnyie ponyatiya i struktura) (1976). Pod red. A.A. Uranova, T.I. Serebryakovoy. М.: Nauka. 217 p. [ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ (ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И СТРУКТУРА) (1976). Под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М.: Наука. 217 с.]
- URANOV A.A. (1960). *Vyul. MOIP., otd. biol.*, **67** (3): 77-92. [УРАНОВ А.А. (1960). Жизненное состояние вида в растительном сообществе. *Бюл. МОИП., otd. биол.*, **67** (3): 77-92]
- URANOV A.A. (1973). Bolshoy zhiznennyiy tsikl i vozrastnoy spektr tsenopopylyatsiy tsvetkovykh rasteniy. Tez. dokl. V delegatskogo sjezda 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]
- ZHILYAEV G.G. (1986a). *Ukr. botan. zhurn.*, **43** (5): 32-37. [ЖИЛЯЄВ Г.Г. (1986a). Поліваріантність онтогенезу як механізм регуляції складу популяцій трав'янистих багаторічників в рослинних угрупованнях Чорногори. *Укр. ботан. журн.*, **43** (5): 32-37]
- ZHILYAEV G.G. (1994). *Zhurn. obsch. biol.*, **55** (1): 128-139. [ЖИЛЯЄВ Г.Г. (1994). Генетические взаимодействия и фенетическое сходство популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в Карпатах. *Журн. общ. биол.*, **55** (1): 128-139]
- ZHILYAEV G.G. (2005a). Zhiznesposobnost populyatsiy rasteniy. 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 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.
- ZHILYAEV G.G., TSARYK Y.V. (1993). *Struktura vysokohirnykh fitotsenoziv Ukrayinskykh Karpat*. К.: Naukova dumka: 33-49. [ЖИЛЯЄВ Г.Г., ЦАРИК Й.В. (1993). Структурно-функціональна організація фітоценозів Карпат. *Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат*. К.: Наукова думка: 33-49]
- ZHUKOVA L.A. (1989). Populyatsionnaya zhizn lugovykh rasteniy. Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar". 223 p. [ЖУКОВА Л.А. (1989). Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК "Ланар". 223 с.]
- 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). Populyatsionnaya ekologiya rasteniy. Sovremennoe sostoyanie i tochki rosta. Sumy: Universitetskaya kniga. 264 p. [ЗЛОБИН Ю.А. (2009). Популяционная экология растений. Современное состояние и точки роста. Сумы: Университетская книга. 264 с.]

Рекомендує до друку
М.Ф. Бойко

Отримано 23.07.2013

Адреса автора:

Г.Г. Жиляєв
Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4
м. Львів
79026
E-mail: ggz.lviv@gmail.com

Author's address:

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