

Механізми саморегуляції розвитку природних популяцій *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) в Карпатах

ГЕННАДІЙ ГЕОРГІЙОВИЧ ЖИЛЯЄВ
ВОЛОДИМИР БОРИСОВИЧ ГІССОВСЬКИЙ

ZHILYAEV G.G., GISOVSKIY V.B. (2020). **Mechanisms of self-regulation of the development of natural populations of *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) in the Carpathians.** *Chornomors'k. bot. z.*, **16** (1): 62–73. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2020-16-1-4

The article summarizes the results of population analysis that were proved on the test platform of the biological laboratory of the Institute of Ecology named by K.A. Malinowski in Carpathians Mountains. Since 1974, the authors conducted stationary observations and field experiments in populations of *Homogyne alpina* (L.) Cass, at an altitude of 920–2050 m above the sea level. Preconditions causing the emergency of the multivariate phenomenon of plant population development in different ecological-coenotic situations are discussed. There are convincing arguments that multivariate is the result of adaptive transformations. There are operative changes of partial strategies of populations under the influence of natural and anthropogenic factors on these principles. To our opinion, there isn't multivariate at the level of vitality groups. Accordingly, in each of the three vitality groups are implemented its specific and qualitatively unchanged basic variant in the whole range of *H. alpina*. The population of *H. alpina* contain one, two or all three vitality synthogenesis schemes depending on the presence of types of vitality groups. The priority can be given to any of these vital groups, depending on their numerical composition. Authors propose to label each of these groups with an appropriate color based on the RGB color separation principle. It allows creating color markers for prosperous, equilibrium or depressed population that are easy to expert assessments of their viability and perspective for self-healing. The possibility of using computer models for *H. alpina* synthogenesis algorithms in the vital groups are discussed. The results of experiments with the computer model are presented. Authors concluded, that an incomplete set of vitality schemes occurring in suboptimal conditions limits the range and plasticity of changes in self-support strategies of *H. alpina* population and increases the risk of their systemic degradation. The interpretation of the vitality structure opens up new opportunities for managing them, through a purposeful correction of their vitality structure.

Keywords: vitality, synotogenesis, autoregulation, prolonged dormancy, natural population, population-ontogenetic approach, the conservation of biodiversity

ЖИЛЯЄВ Г.Г., ГІССОВСЬКИЙ В.Б. (2020). **Механізми саморегуляції розвитку природних популяцій *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) в Карпатах.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **16** (1): 62–73. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2020-16-1-4

У статті узагальнені результати популяційного аналізу на пробних площах біологічного стаціонару Інституту екології ім. К.А. Малиновського в Чорногорі (Карпати). Тут, на висотному профілі 920 - 2040 м н. ур. м., автори понад сорок п'ять років проводять багаторічні стаціонарні спостереження і польові експерименти в популяціях *Homogyne alpina* (L.) Cass. Це трав'яна багаторічна рослина являє собою зручний об'єкт для всебічних популяційних досліджень. У статті обговорюється питання про передумови явища поліваріантності розвитку рослинних популяцій в різних еколого-ценотичних ситуаціях. Обґрунтовується погляд на поліваріантність як наслідок адаптивних трансформацій віталітетного складу популяцій. Саме на цих



© Zhilyaev G.G., GisoVskiy V.B.

¹Institute of Ecology of the Carpathians, 4, Kozelnytska Str., Lviv, Ukraine, 79026

²Lviv branch, Kyiv National University culture and art, 4, Kushvich Str., Lviv, Ukraine, 79020

e-mail: ggz.lviv@gmail.com

Submitted 21 August 2019 Recommended by V. Shapoval Published 18 April 2020

підставах здійснюються оперативні зміни в популяційних стратегіях за різних умов існування. Автори вважають, що на рівні віталітетних груп поліваріантність не має місця. І в усьому ареалі *H. alpina* в кожній з них здійснюється свій окремий, якісно стереотипний базовий варіант. Таким чином, в залежності від наявності та фактичних співвідношень віталітетних груп, на популяційному рівні поліваріантність розвитку *H. alpina* є сумарним результатом від накладання одного, двох або всіх трьох консервативних варіантів. У відповідності за своєю кількісною участю за конкретних обставин, будь-яка з віталітетних груп може відігравати пріоритетну роль. Автори пропонують позначати кожну групу життєвості відповідним кольором і на засадах кольороподілу RGB створити універсальні кольорові маркери процвітаючих, рівноважних і депресивних популяцій. У статті звергнуто увагу на можливості комп'ютерних моделей, що функціонують відповідно до алгоритмів базових варіантів синонтогенезу *H. alpina*. Зроблено висновок, що незалежно від причин віталітетної неповночленності, вона обмежує можливості для оптимізації стратегії розвитку природних популяцій *H. alpina* і підвищує вирогідність їх подальшої деградації. Інтерпретація віталітетного складу як імперативної передумови функціонування і авторегуляції відкриває додаткові можливості для управління природними популяціями трав'яних рослин шляхом цілеспрямованої корекції їх віталітетної структури. За результатами досліджень автори обґрунтовують необхідність обов'язкового використання віталітетного аналізу в дослідницькій і природоохоронній практиці.

Ключові слова: життєвість, синонтогенез, авторегуляція, продовжений спокій, природна популяція, популяційно-онтогенетичний підхід, біорізноманіття

Жиляев Г.Г., Гиссовский В.Б. (2020). **Механизмы саморегуляции развития природных популяций *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) в Карпатах.** *Черноморск. бот. ж.*, **16** (1): 62–73. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2020-16-1-4

В статье обобщены результаты популяционного анализа на пробных площадях биологического стационара Института экологии им. К.А. Малиновского в Черногоре (Карпаты). Здесь, на высотном профиле 920–2040 м н.у.м., с 1974 года авторы проводят многолетние стационарные наблюдения и полевые эксперименты в популяциях *Homogyne alpina* (L.) Cass. Обсуждается вопрос о предпосылках, обуславливающих явление поливариантности развития растительных популяций в различных эколого-ценотических ситуациях. Обосновываются выводы на поливариантность как следствие адаптивных трансформаций виталитетного состава популяций. Именно на этих основаниях осуществляются оперативные изменения популяционных стратегий в различных местообитаниях. Авторы считают, что на уровне виталитетных групп поливариантность отсутствует. Во всем ареале *H. alpina* в каждой из них поддерживается единый, качественно стереотипный базовый вариант. Таким образом, в зависимости от наличия и фактических сочетаний виталитетных групп, поливариантность развития на уровне популяций *H. alpina* представляется как суммативный результат от наложения одного, двух или всех трех консервативных вариантов. В соответствии со своим количественным участием в конкретных обстоятельствах любая из виталитетных групп может сыграть приоритетную роль. Авторы предлагают обозначать каждую группу жизненности соответствующим цветом и на принципах цветоделения RGB создать универсальные цветовые маркеры для процветающих, равновесных и депрессивных популяций. В статье упомянуты возможности компьютерных моделей, функционирующих по алгоритмам базовых вариантов синонтогенеза *H. alpina*. Сделано заключение, что независимо от причин виталитетной неполночленности, она ограничивает возможность оптимизации стратегии развития природных популяций *H. alpina* и увеличивает вероятность их дальнейшей деградации. Подобная интерпретация виталитетного состава как императивной предпосылки функционирования и авторегуляции, открывает дополнительные возможности для управления природными популяциями травянистых растений приемами целенаправленной коррекции их виталитетной структуры.

Ключевые слова: жизнённость, синонтогенез, авторегуляція, продлений покой, природная популяция, популяционно-онтогенетический подход, биоразнообразия

Інтенсивна урбанізація і глобальна деградація природних екосистем становлять реальну загрозу існуванню людства. Усвідомлення реальних масштабів, ймовірних наслідків від втрати природних оселищ і популяційно-видового різноманіття, потребує розуміння можливостей і засад їх природного відновлення [UFIMTSEVA, TERCKHINA, 2005]. Відтак дослідження саме цих аспектів стають значущими в популяційній екології.

Їх ефективною основою є популяційно-онтогенетичний аналіз. Концептуально він був обґрунтований у другій половині ХХ століття [RAVOTNOV, 1950 А,Б; URANOV, 1960]. Від того часу його широко застосовують в ботанічних і фітоценотичних дослідженнях. Видані фундаментальні зведення з детальними описами життєвих циклів більш як в п'ятисот рослин [ONTOGENIC ..., 2007–2017].

На жаль, оцінки їх ресурсного потенціалу зроблені переважно за критеріями індивідуального розвитку (онтоморфогенезу). Натомість синонтогенез і функціонування рослин як складних (множинних) особин, синкондивидів, клонів і т.д., все ще залишаються без належної уваги. Фрагментарність відомостей про ці інтегровані сукупності є однією з причин незавершеності загальної теорії рослинних популяцій. А на її нагальну необхідність постійно вказували засновники популяційно-онтогенетичного підходу.

Навряд чи проблеми збереження біорізноманіття та раціонального природокористування будуть мати ефективне вирішення без з'ясування засад саморегуляції і відновлення природних популяцій трав'яних багаторічників. Адже саме їх здатність до динамічних змін темпів і шляхів свого розвитку (поліваріантність синонтогенезу), визнають пріоритетним адаптаційним механізмом збереження популяційної життєздатності [NUKHUMOVSKYY, 1997; ZHUKOVA, 2001; NOTOV, ZHUKOVA, 2013]. Саме це визначає стан і подальші перспективи рослинних популяцій в антропогенно трансформованому середовищі [ZHILYAEV, 1997].

Відтак, всебічні дослідження явища поліваріантності і засад його реалізації виглядають вкрай важливими не тільки для об'єктивної оцінки поточного стану прогнозування і подальшого розвитку природних популяцій, але й вирішення нагальних задач їх відновлення. Саме на такій основі можлива штучна активізація процесів самовідновлення деградованих, нежиттєздатних популяцій шляхом корегування їхнього синонтогенезу (сценарію розвитку, за К.А. Куркіним) [KURKIN, 1976].

Втім за очевидної перспективності таких досліджень, механізм поліваріантності рослин не є цілком з'ясованим. А навіть питання щодо правил, за якими в популяціях здійснюється оперативний вибір адекватних варіантів розвитку, залишається дискусійним. Саме на вивчення цих сторін популяційного життя трав'яних багаторічників спрямовані наші багаторічні дослідження. Деякі їх результати висвітлюються в цій статті.

Матеріали і методи досліджень

Наші стаціонарні дослідження природних популяцій трав'яних багаторічників розпочалися у 1974 році і тривають донині. Пробні площі знаходяться в Карпатах на північному макросхилі Чорногорського хребта, від нижньої межі поширення підбілика альпійського, *Homogyne alpina* (L.) Cass., (920 м н.р.м.) до 2040 м н.р.м. Ця рослина є звичайним компонентом в угрупованнях альпійського, субальпійського та частково, лісового рослинних поясів. Її вибір як модельного об'єкту, пояснюється зручністю для всебічного популяційного аналізу і можливістю екстраполяції результатів і на інші види рослин модельної групи *H. alpina* [ZHILYAEV, TSARYK, 2009].

Цей довгокореневищний трав'яний багаторічник є типовим представником явнополіцентричних біоморф [CENOPULATION OF PLANTS, 1976]. Велику частину свого

життя (клональний період, за Й. Н. Берко [BERCO, 1976]) рослини функціонують як складні (множинні) особини або синкондивидуми (синкондивиди). Вони мають довге гіпогеогенне кореневище, на якому формуються парціальні кущі або партикули. Після його відмирання вони продовжують свій розвиток самостійно, як фізично відокремлені нащадки вегетативного походження. Таким чином виникає відповідна кількість відносно або повністю незалежних центрів розростання і впливу на середовище (джерел мінімальних фітогенних полів) [URANOV, 1965]. Відтак повний цикл розвитку (синонтогенез) особин насінневого походження (генет) *H. alpina* включає етапи з переходами від простої особини, складного індивіду до синкондивіду.

Хоча закономірності явища поліваріантності широко досліджуються на організмовому (поліваріантність онтоморфогенезу), синорганізмовому (поліваріантність синонтогенезу) і популяційному рівнях (поліваріантність сценаріїв популяційного розвитку), між науковцями немає однастайності щодо інтерпретації змісту базових понять [CONSIDINE, CONSIDINE, 2016].

Зазвичай постембріональний онтогенез розглядають як послідовну зміну онтогенетичного (вікового) стану індивідуумів від виникнення з насінневих або вегетативних зачатків до їх старечої загибелі. За такої інтерпретації більш доречним здається термін онтоморфогенез (або морфогенез). Втім за такого підходу поза увагою залишається період коли рослини функціонують як синорганізми (множинні або складні особини, синкондивиди, клони та ін.), які зберігають свою генетичну тяглість в подальших вегетативних поколіннях. Синонтогенез (великий життєвий цикл) ми приймали як суму онтоморфогенезів особини насінневого походження та її вегетативних нащадків.

Вегетативне розмноження і формування множинних особин *H. alpina* розпочинається вже у віргінільному стані. В подальшому зрілому або старому генеративному стані відбувається їх часткова, а згодом і повна дезінтеграція, *H. alpina* існує як синкондивідуум (за Г.Г. Левіним [LEVIN, 1961, 1963]) або синорганізм (за Е.Л. Нухімовським [NUKHIMOVSKIY, 1973]). В англійській літературі в аналогічному розумінні застосовують терміни "генета" (genet) і "рамета" (ramet), як генетично ідентичні частини генет [HARPER, 1977]. Відтак об'єми понять генета і синкондивідуум, а також рамета і парціальний кущ, партикула співпадають.

В наших дослідженнях ми спробували диференціювати рамети першого, другого і т.д. порядків. Раметами першого порядку вважали безпосереднє вегетативне потомство особин насінневого походження. Натомість рамети другого порядків є вегетативними потомками рамет першого порядків і т.д. Оскільки впродовж сорока п'яти років ми щорічно проводили обліки просторові позицій і відмічали появу нових особин *H. alpina* на трансектах, така диференціація рамет не становила для нас великих труднощів.

В дослідженнях ми спиралися на традиційні методики популяційного аналізу, які не потребують додаткових пояснень [RABOTNOV, 1950A, B, 1975; MALYNOSKIY, RABOTNOV, 1974; CENOPULATION OF PLANTS, 1976; FALIŃSKA, 1996 та ін.]. На чотирнадцяти стрічкових трансектах по 25–50 м² з обліковими квадратами 0,5 x 0,5 м, ми щорічно картували всі наявні особини *H. alpina*. Їх диференціювали за життєвістю (висока – Ж-1; середня – Ж-2; низька – Ж-3) [ZLOBYN, 1989]; онтогенетичним (віковим) станом – насіння (se); сходи (p), ювенільні (j), іматурні (im), віргінільні (v), молоді генеративні (g₁), зрілі генеративні (g₂), старі генеративні (g₃), субсенільні (ss), сенільні (s); походженням – насіннєве або вегетативне.

Кодекс ознак та прийоми ідентифікації життєвості саме на прикладі *H. alpina* неодноразово розглядалися в спеціальних публікаціях [ZHILYAYEV, 2005 A, B та ін.; ZHILYAYEV, TSARYK, 2009]. Відповідно до факторів середовища в дослідженому ареалі кожний параметр життєвості змінюється в деякому діапазоні і становить варіаційний

ряд. На його основі за формулою Стерджесса виділяли групи високої, середньої і низької життєвості. Згідно до поглядів проф. О.В. Смірної [SMIRNOVA, 1987], яка аргументувала поняття "потенцій" і "позицій" видів в рослинних угрупованнях, максимальні значення диференційних показників кожної групи життєвості ми вважали їх потенціями, а параметри в конкретних оселищах, позиціями.

Окрему увагу ми приділили вивченню відновлювального резерву популяцій і здатності особин різних віталітетних груп до переходу до тимчасово нецвітучих, квазісенільних, або в стан подовженого (глибокого) вегетативного спокою. Це дозволило об'єктивно оцінювати їх участь і місце в процесах самовідновлення природних популяцій *H. alpina*.

Результати досліджень та їх обговорення

Явище поліваріантності розвитку у трав'яних рослин відоме. Його прояви і наслідки можна бачити на всіх рівнях популяційної організації. Проте довгий час дослідники зосереджувалися на вивченні індивідуальної поліваріантності (онтоморфогенезі). Обґрунтовано п'ять його типів [ZHUKOVA, 1995]. Натомість ці інтерпретації не враховують ефектів надіндивідуальної інтеграції рослин. Характерні варіанти синонтогенезу в популяціях *H. alpina* Карпат вже опубліковані [ZHILYAYEV, 2018] немає потреби знову повертатися до них в цій статті.

На підставі наших досліджень виявилось, що конкретні варіанти синонтогенезу *H. alpina* на популяційному рівні обумовлюються виключно варіаціями віталітетного складу. Оскільки за еколого-ценотичними умовами оселища на висотному профілі не бувають цілком ідентичними, то і віталітетна структура популяції також має відповідні відмінності. Навіть демутаційні зміни рослинних угруповань, які викликають трансформацію віталітетного складу, супроводжуються змінами синонтогенезу на популяційному рівні [ZHILYAYEV, 2015A]. Більше того, аналогічні ефекти можна спостерігати під час нормальних природних флуктуацій віталітетного складу.

Оскільки кількість теоретично можливих варіантів синонтогенезу у трав'яних багаторічників є надзвичайно великою [ZHUKOVA, 1995], їх нереально відстежити в повному обсязі. Проте важливіше з'ясувати яким чином виникають варіанти, оптимальні для збереження життєздатності конкретних популяцій.

Малоймовірно що це відбувається перебором варіантів, що створює ризики їх невідповідності змінам умов середовища. Втім здатність популяцій трав'яних рослин до швидкої оптимізації шляхів свого розвитку є незаперечним фактом [ZHUKOVA, 1995].

Проте цього протиріччя немає, якщо закономірності синонтогенезу *H. alpina* проаналізувати по кожній з віталітетних груп. Виявилось, що всі вони мають окремі базові схеми. За якісними ознаками (початок вегетативного розмноження, глибина омолодження і онтогенетичний стан рамет, ефекти квазісенільності, формування ґрунтового резерву особин в стані продовженого спокою, тощо) ці схеми є сталими. Відтак зміни стратегії популяційного розвитку виникає як наслідок трансформацій віталітетної структури. Такий висновок потребує деякої корекції традиційних поглядів щодо засад і чинників явища поліваріантності синонтогенезу.

В рамках цих базових схем, в конкретних оселищах спостерігаються розбіжності за їх кількісними показниками. Наприклад, в Карпатах, на верхній або нижній межі ареалу насіннєве розмноження в популяціях *H. alpina* є нерегулярним, випадковим, а вегетативне потомство відмирає ще в репродуктивному періоді. Відтак в цих популяціях пострепродуктивний період відсутній.

В інших ситуаціях до його скорочення призводять вибіркові реакції, притаманні окремим онтогенетичним групам. Наші дослідження свідчать, що в разі критичного зниження рівня насіннєвого відновлення, скорочення синонтогенезу *H. alpina* має місце не тільки в депресивних, а й в дефінітивних популяціях нормального типу.

Таким чином все розмаїття варіантів синонтогенезу є наслідком віталітетної організації конкретних популяцій *H. alpina* [ZHILYAYEV, 2018]. Притому, що кожна віталітетна група функціонує за своєю специфічною схемою (рис.1). Можна бачити що кожна з них суттєво відрізняється за своїми магістральними шляхами, а відтак і участю в процесах популяційного відновлення. І оскільки віталітетна структура популяцій *H. alpina* формується у відповідності до умов середовища, участь віталітетних груп в процесах авторегуляції популяцій змінюється.

Наприклад, вегетативне розмноження в групі Ж-1 часто супроводжується глибоким (до іматурного стану) і неглибоким омолодженням вегетативного потомства генет (рис. 1А). В репродуктивний період (v-g3) до таких форм активного омолодження надаються всі генети.

Разом з тим, лише невелика їх кількість (до 3%) має участь в формуванні популяційного резерву і може переходити до стану продовженого спокою. Таким чином для функціонування цього механізму авторегуляції природних популяцій *H. alpina* генети високою життєвості мають лише другорядне значення. Втім вони є пріоритетними для збереження необхідного рівня вегетативного омолодження і оновлення популяцій.

Саме це робить групу Ж-1 основою формування потоків заміщення поколінь популяцій в оптимальних екологічних умовах. Нагадаємо, що здатність до глибокого вегетативного омолодження є найбільш суттєвою рисою особин високої життєвості. Адже, за результатами наших досліджень, 67% їх рамет виникає у вигляді глибоко або неглибоко омолодженого потомства материнських генет. Тільки вкрай незначна його частина (близько 1%) є старшою за материнські особини.

Очевидно що в популяціях з регулярним і ефективним насінневим розмноженням, наявність вегетативного омолодження є не менш актуальним. Проте річ в тому, що в переважній більшості випадків насіннєве відновлення в популяціях *H. alpina* є вкрай обмеженим – епізодичним, випадковим або нерегулярним [ZHILYAYEV, 2005, 2015в]. Відтак саме глибоке омолодження вегетативного потомства, запобігає їх швидкій структурній деградації.

На відміну від генет високої життєвості, в групі середньої життєвості переважають процеси вегетативного розмноження неомолодженим потомством. Інтенсивність їх глибокого і неглибокого вегетативного омолодження є значно (в 3-5 разів) нижчою, ніж була в групі високої життєвості. До того ж, здатність до вегетативного омолодження до іматурного стану в цій групі притаманне лише молодим генеративним генетам (g₁). Згадаємо, що в групі Ж-1 такі ефекти спостерігаються впродовж усього репродуктивного періоду (v, g₁,g₂,g₃). В результаті 47% вегетативних нащадків середньої життєвості складають власне неомолоджені рамети (рис. 1Б).

Натомість за своїм онтогенетичним станом суттєва (до 26%) частина вегетативного потомства (рамети першого порядку) є старшими за свої материнські генети. Ще біля 10% таких рамет є постарілими і поповнюють пострепродуктивну групу (ss і s) особин. Відтак, вони не беруть участі у подальшому відновленні популяцій, а незабаром відмирають. Тобто, навіть за чисельного паритету між групами високої та середньої життєвості, притаманного врівноваженим або процвітаючим популяціям [ZLOBYN, 1989, 2018], їх роль в формуванні потоків оновлення і заміщення поколінь буде різною.

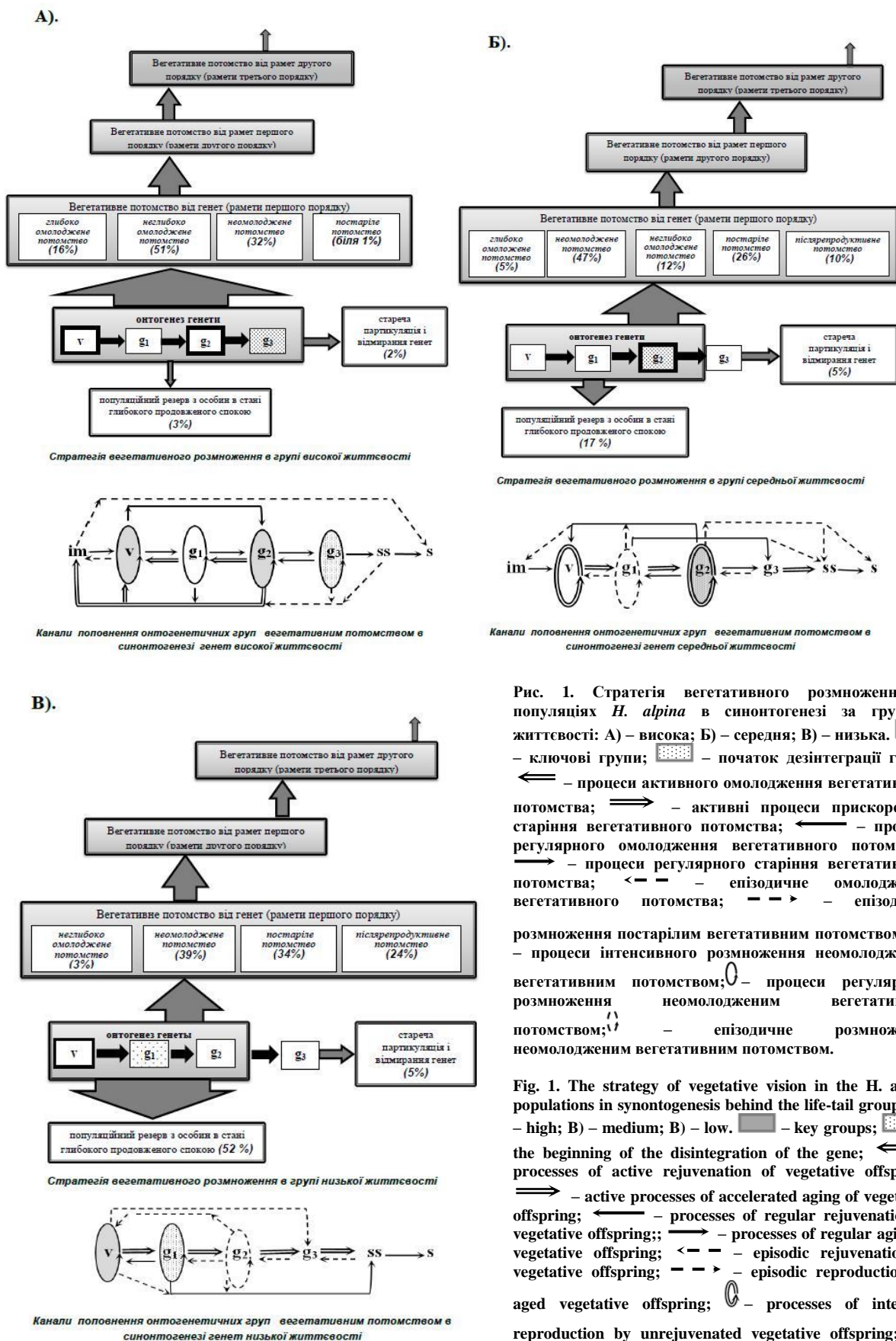


Рис. 1. Стратегія вегетативного розмноження в популяціях *H. alpina* в синотогенезі за групами життєвості: А) – висока; Б) – середня; В) – низька. – ключові групи; – початок дезінтеграції генет; \leftarrow – процеси активного омолодження вегетативного потомства; \Rightarrow – активні процеси прискореного старіння вегетативного потомства; \leftarrow – процеси регулярного омолодження вегетативного потомства; \Rightarrow – процеси регулярного старіння вегетативного потомства; \leftarrow – епізодичне омолодження вегетативного потомства; \leftarrow – епізодичне розмноження постарілим вегетативним потомством; \circ – процеси інтенсивного розмноження неомолодженим вегетативним потомством; \circ – процеси регулярного розмноження неомолодженим вегетативним потомством; \circ – епізодичне розмноження неомолодженим вегетативним потомством.

Fig. 1. The strategy of vegetative vision in the *H. alpina* populations in syntotogenesis behind the life-tail groups: А) – high; Б) – medium; В) – low. – key groups; – the beginning of the disintegration of the gene; \leftarrow – processes of active rejuvenation of vegetative offspring; \Rightarrow – active processes of accelerated aging of vegetative offspring; \leftarrow – processes of regular rejuvenation of vegetative offspring; \Rightarrow – processes of regular aging of vegetative offspring; \leftarrow – episodic rejuvenation of vegetative offspring; \leftarrow – episodic reproduction by aged vegetative offspring; \circ – processes of intensive reproduction by un-rejuvenated vegetative offspring; \circ – regular reproduction processes by non-rejuvenated vegetative offspring; \circ – episodic propagation by undeveloped vegetative offspring.

Але даючи таку оцінку, слід зважати ще й на інший аспект. Адже до 17 % вегетативного потомства від генет середньої життєвості, на досить тривалий час (звичайно до чотирьох років) припиняє свій розвиток і не мають сезонної вегетації. Відтак з початком вегетаційного сезону вони не формують надземних пагонів, хоча їх підземні органи, залишаються живими. Таким чином значна кількість рамет середньої життєвості накопичується і формує відновлювальний резерв популяцій. Його наявність є вирішальною і створює додаткові можливості відновленню депресивних популяцій, які втрачають свою життєздатність. Нагадаємо, що в групі високої життєвості не більше 3% рамет здатні довший час зберігатися в стані глибокого спокою. До того ж цей період в них коротший і не перевищує двох років. У популяційній екології це відоме явище було названо продовженим спокоєм (prolonged dormancy) [LESICA, STEELE, 1994]. В аналогічному розумінні дослідники оперують і поняттям глибокого спокою.

Оскільки особини, що перебувають в стані продовженого спокою є малопомітними, їх можна врахувати методами багаторічних стаціонарних спостережень, але не короткотривалих або маршрутних популяційних обліків. Притому що здатність до формування такого резерву документально підтверджена вже для 112 видів трав'яних рослин [ZHMYLEV et al., 2018] причини і механізми тривалого зниження рівня метаболічної активності таких особин потребують окремих досліджень.

Залежно від своєї життєвості продовжений спокій у рамет *H. alpina*, становить 2–5, зрідка до семи років. Після цього рослина активізується і формує мережу надземних пагонів. Слід зауважити, що за час свого життя, як синкондивидууми, так і окремі рамети *H. alpina*, можуть по декілька разів переходити до стану продовженого спокою.

Зовсім інакшою виглядає базова схема синонтогенезу групи Ж-3 (рис. 1В). На відміну від інших, їх генетам не властиве глибоке омолодження вегетативних нащадків до іматурного стану. А навіть неглибоке омолодження притаманне лише окремим молодим генеративним генетам (**g₁**). В результаті рамети низької життєвості бувають неомолодженими (39%) або старшими (34%) за свої материнські особини.

До того ж, до 24% таких рамет першого порядку мають ознаки субсенільних або сенільних особин. Відтак, вони поповнюють пул післярепродуктивних особин і не мають позитивного впливу на подальше популяційне життя. Ці факти можуть створювати помилкове враження, про другорядність групи Ж-3 для оновлення і збереженні життєздатності популяцій *H. alpina*.

І це не завжди так. Адже більше половини (до 52%) вегетативного потомства низької життєвості перманентно перебувають в стані продовженого спокою і до часу не беруть активної участі в житті популяцій. Але відтак вони відіграють пріоритетну роль в формуванні ґрунтового резерву як основи для регенерації регресивних популяцій до більш прийняттого стану.

І саме в таких випадках (рис 1В) базова схема синонтогенезу групи Ж-3, набуває пріоритетного значення [PFEIFER et al., 2006; DEPRENGER-LEVIN et al., 2013]. Його характерні модифікації вже обговорювалася [ZHILYAYEV, 2018]. У контексті цієї статті ми згадали про це лише як аргумент на користь висновку про стратегію розвитку (поведінку) популяцій *H. alpina* як похідної від їх віталітетної структури

Якщо показники інтенсивності вегетативного омолодження і старіння генет середньої життєвості прийняти як нормовану одиницю, то за відхилення від неї можна оцінити відносну ефективність вегетативного відновлення за базовими схемами синонтогенезу в групах високої і низької життєвості (рис. 2).

Відповідно в різні моменти популяційного життя (великої хвилі відновлення, в термінології Л.А. Жукової [СЕНОПОПУЛЯЦИОН ..., 1976] функціональна роль конкретних груп життєвості змінюється.

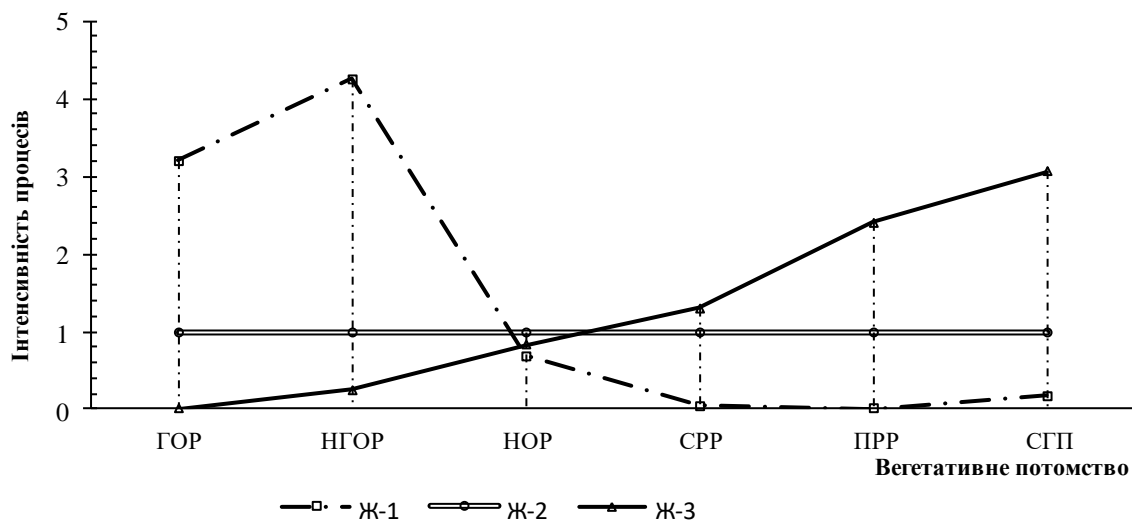


Рис. 2. Закономірності вегетативного поповнення онтогенетичних груп в популяціях *H. alpina* за групами життєвості.

ГОР – глибоко омолоджені рамети; НГОР – неглибоко омолоджені рамети; НОР – неомолоджені рамети; СРР – постарілі репродуктивні рамети; ПРР – пострепродуктивні рамети; СГП – резерв особин в стані глибокого продовженого спокою.

Fig. 2. Patterns of vegetative replenishment of ontogenetic groups in *H. alpina* populations by groups of vitality.

ГОР – deeply rejuvenated ramet; НГОР – shallowly rejuvenated ramet; НОР – unmarked rameta; СРР – aging reproductive ramet; ПРР – postreproductive ramety; СГП – a reserve of individuals in a state of deep dormancy.

Наприклад, глибоке омолодження вегетативного потомства є більш ефективним на основі схеми групи високої життєвості. Відтак її роль для омолодження і швидкого обороту поколінь є вирішальною в випадках критичного послаблення рівня насінневого омолодження нестабілізованих популяцій.

Натомість група середньої життєвості має дещо інші властивості. Їх синонтогенез залишає мало можливостей для глибокого вегетативного омолодження, а більшість вегетативного потомства залишається неомолодженим. Натомість саме така форма вегетативного розмноження забезпечує збереження стійкого балансу заміщення поколінь в стабілізованих дефінітивних популяціях *H. alpina*.

За базової схеми групи низької життєвості немає ані глибокого вегетативного омолодження, як в групі Ж-1, ані активного розмноження неомолодженим вегетативним потомством, як в групі Ж-2. Тим часом група Ж-3 має перевагу при формуванні популяційного резерву (грунтового банку) життєздатних особин в стані глибокого продовженого спокою. Саме його наявність має вирішальне значення і уможливорює самовідновлення регресивних популяцій *H. alpina*, яким загрожує остаточна втрата життєздатності.

Безумовно що така оцінка ролі віталітетних груп не є абсолютною. Адже кожна з них функціонує не ізольовано від інших, а як частина інтегрального механізму авторегуляції популяцій. Втім в різні періоди популяційного життя роль кожної віталітетної групи змінюється відповідно умовам середовища їх існування. В цьому контексті слід нагадати, що віталітетні групи не є ідентичними за екологічними оптимумами і толерантністю до зовнішніх факторів [ZHILYAYEV, 2005A]. Відтак віталітетні групи не завжди співпадають між собою за реакціями, а іноді і їх вектором [ZHILYAYEV, 2015B].

Оскільки віталітетна структура популяцій формується відповідно до умов середовища, алгоритм їх поведінки в кожному випадку буде специфічним. Він може ґрунтуватися на одній, двох, а частіше, всіх трьох базових схемах синонтогенезу. Відтак роль кожної віталітетної групи в збереженні життєздатності популяцій змінюється.

Слід сказати, що на дослідженому висотному профілі існує декілька популяцій *H. alpina*, в складі яких немає однієї, а навіть, двох віталітетних груп. Така неповночленність віталітетного складу зазвичай спостерігається на межі екологічного ареалу *H. alpina* або в деградованих інвазійно-регресивних і регресивних популяціях [RYSIN, KAZANTSEVA, 1975; ЗНІЛУАҀЄВ, 2005А]. Натомість в деяких випадках віталітетна неповночленність має місце в нормальних дефінітивних популяціях верхнього субальпійського і альпійського поясів.

В кінцевому результаті наші дослідження підтверджують обґрунтованість інтерпретацій явища поліваріантності синонтогенезу, як фундаментального механізму популяційної авторегуляції. Але за нашими дослідженнями все розмаїття його варіантів це результат варіацій віталітетного складу адекватних середовищу існування природних популяцій. При цьому, що базові схеми синонтогенезу кожної віталітетної групи принципово не змінюються. Тобто саме варіантність віталітетної структури обумовлює ефекти поліваріантного розвитку на популяційному рівні. Принагідно нагадаємо, що оперативні зміни віталітетного складу серед репродуктивних особин регулюються не через дисбаланс їх смертності і народжуваності, а завдяки їх здатності до переходу в стан продовженого спокою і навпаки [ЗНІЛУАҀЄВ, 2018]. Адже за будь-яких природних змін крім катастрофічних, смертність дорослих особин в популяціях *H. alpina* залишається вкрай незначною [ЗНІЛУАҀЄВ, 2015В].

На жаль аспекти авторегуляції, що пов'язані з участю квазісенільних, тимчасово неkvітучих особин і особин в стані продовженого спокою, ще не отримали належної уваги дослідників. Оскільки зовні такі особини є малопомітними, їх нечасто враховують в популяційному аналізі та експертних оцінках стану природних популяцій. Натомість, наші дослідження свідчать, що за відповідних обставин саме вони швидко активізуються і створюють передумови необхідні для ефективного самовідновлення популяцій. На таких засадах відбувається швидка регенерація їх структури і оновлення.

Наша інтерпретація явища поліваріантності синонтогенезу як наслідку варіативності віталітетного складу популяцій може мати практичне застосування. Адже його нескладно продемонструвати на засадах кольороподілу RGB. Згідно до них вся нескінченна палітра відтінків визначається співвідношеннями трьох базових кольорів: червоного (R), зеленого (G) і блакитного (B). Відтак можна позначити рівні життєвості окремими базовими кольорами (наприклад: Ж-1 – червоним; Ж-2 – зеленим; Ж-3 – блакитним) і відповідно до віталітетного складу візуалізувати процвітаючі, рівноважні і депресивні популяції. Такі маркери можливо застосувати для експертної діагностики стану і перспектив природних популяцій трав'яних рослин.

Концепція віталітетної обумовленості синонтогенезу дозволила нам застосувати його базові алгоритми для побудови імітаційних моделей природних популяцій *H. alpina*. Вони дозволяють імітувати впливи на популяцію і на моніторах спостерігати їх наслідки в довільних інтервалах часу [GISSOVSKY, 2012]. Незабаром ми плануємо обговорити ці експерименти. Безумовно, така модель є формалізованою і не може відтворити всі комбінації факторів впливу. В нинішньому вигляді вона відтворює особливості формування синкондивидів *H. alpina*. і підтверджує висновки віталітетної обумовленості явища поліваріантності розвитку популяцій.

Хочемо наголосити, що така інтерпретація не суперечать традиційним поглядам на поліваріантність синонтогенезу як фундаментального механізму авторегуляції

природних популяцій трав'яних багаторічників. Але всупереч ним, це досягається не шляхом проб і помилок перебором масиву можливих варіантів, а завдяки оперативним трансформаціям віталітетного складу адекватних конкретним умовам середовища існування. Такі засади, поєднують в собі надзвичайну простоту і ефективність, обумовлюють явище поліваріантності розвитку популяцій в цілому.

За нашою думкою ця парадигма створює додаткові можливості для управління і відновлення депресивних, нежиттєздатних популяцій шляхом цілеспрямованої корекції їх віталітетного складу.

Наші дослідження були зосереджені переважно на процесах вегетативного поновлення популяцій. Але це лише один з аспектів багаторівневої системи їх авторегуляції. Тому багато питань щодо правил, за якими функціонують природні популяції трав'яних рослин залишаються відкритими. Для відповіді на них необхідно всебічно оцінити місце і роль ґрунтового резерву життєздатних діаспор і особин в стані глибокого продовженого спокою. Деякі з цих сторін популяційного життя ми плануємо обговорити найближчим часом, а аналіз інших залишаємо на майбутнє.

Аргументи, що були викладені в цій статті свідчать на користь поглядів про явище поліваріантності розвитку як функцію варіацій віталітетної структури популяцій. Рекомендуємо враховувати це в оцінках їх поточного стану і перспектив. За нашим переконанням віталітетний аналіз повинен стати обов'язковою передумовою популяційних досліджень і потребує нагального впровадження в природоохоронну практику.

Висновки

Поліваріантність розвитку (синонтогенезу) як механізму збереження системної стійкості природних популяцій трав'яних багаторічних рослин є функцією віталітетної гетерогенності їх складу і варіативності віталітетної структури.

Явище поліваріантності розвитку природних популяцій, обумовлюється розмаїттям можливих варіантів віталітетної структури. Віталітетна неповночленність популяцій підвищує ризики їх деградації.

Базові схеми синонтогенезу за віталітетними групами можна використовувати як програмний алгоритм комп'ютерних моделей природних популяцій.

Результати досліджень свідчать про принципову можливість управління популяційними процесами, шляхом штучної корекції віталітетного складу.

Відтак віталітетний аналіз слід вважати необхідним етапом популяційних досліджень і основою природоохоронної практики.

References

- BERKO Y.M. (1976). To the question of studying and classifying of large life cycle of vegetatively mobile plants. *Ukr. Bot. J.*, **33**(6): 604–610. (in Ukrainian)
- CENOPOPULATION of plants (basic concepts and structure). (1976). Uranov A.A., Serebryakova T.Y. (Ed). Moscow: Nauka, 216 p. (in Russian)
- CONSIDINE M.J., CONSIDINE J.A. (2016). On the language and physiology of dormancy and quiescence in plants. *J. Exp. Bot.*, **67**: 3189–3203.
- DEPRENGER-LEVIN M.E., NEALE J.M.R., GRANT T.A., DAWSON C., BAYTOK Y.E. (2013). Life history and demography of *Astragalus microcymbus* Barneby (Fabaceae). *Nat. Areas J.*, **33**: 264–275.
- GISSOVSKY V.B. (2012). Prerequisites for the loss of viability of a herb population. *Visnyk of Lviv National University, Dep. byol.*, **60**: 198–202. (in Ukrainian)
- FALIŃSKA K. (1996). *Ekologia roślin*. Warszawa: PWN: 545 p. (in Polish)
- HARPER J.L. (1977). *Population Biology of Plants*. N.Y: Acad. Press, 892 p.
- KURKIN K. A. (1976) *System studies of meadow dynamics* Moscow: Science, 284. (in Russian)
- LESICA P., STEELE B.M. (1994). Prolonged dormancy in vascular plants and implications for monitoring studies. *Nat. Areas J.*, **14**: 209–212.
- LEVIN G.G. (1961). The problem of identity in plants. *Bot. J.*, **46**(3): 432–447. (in Russian)
- LEVIN G.G. (1963). Plant life cycles, their relationships and evolution. *Bot. J.*, **48** (7): 1039–1059. (in Russian)

- MALYNOVSKYY K.A., RABOTNOV T.A. (1974). *Study of meadow biogeocenoses*. In: Program and method of biogeocenological research. Moscow: Nauka, 318–331. (in Russian)
- NOTOV A.A., ZHUKOVA L.A. (2013). On the role of population–ontogenetic approach in the development of modern biology and ecology. *Byul. of Tver State University, Dep. byol & ecol.*, **32**(31): 293–330. (in Russian)
- NUKHIMOVSKYY E.L. (1997). *Fundamentals of biomorphology of spermiophytes. Theory of biomorph organization*. Moscow: Nedra, 630 p. (in Russian)
- NUKHIMOVSKIY E.L. (1973). On the correlation of the concepts of "particularization" and "vegetative propagation." *Byul.MOIP. Otd. biol.*, **78**(5): 107–120. (in Russian)
- ONTOGENIC atlas of plants (2007-2017). Zhukova, L. A. (Ed) **5-8** Yoshkar-Ola: Lanar. (in Russian)
- PFEIFER M., WIEGAND K., HEINRICH W., JETSCHKE G. (2006). Longterm demographic fluctuations in an orchid species driven by weather: implications for conservation planning. *J. Appl. Ecol.*, **43**: 313–324
- RABOTNOV T.A. (1950A). *Questions of the studying of the composition of the populations for the purposes of the phytocenology*. In: Problems of Botany. Moskva: Nauka, **1**: 465–483. (in Russian)
- RABOTNOV T.A. (1950B). *Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenosis*. In: Geobotany, **3**. Moscow, Leningrad: AN SSSR, 7–204. (in Russian)
- RABOTNOV T.A. (1975). The study of coenotic populations in order to clarify the "life strategy" of plant species. *Byul. MOIP, Dep. byol.*, **80**(2): 5–17. (in Russian)
- RYSIN L.P., KAZANTSEVA T.N. (1975) Method of coenopopulation analysis in geobotanical studies. *Bot. J.*, **60**(2): 199–207 (in Russian)
- SMIRNOVA O.V. (1987) *The structure of grass cover of deciduous forests*. Moscow: Nauka, 208 p. (in Russian)
- URANOV A.A. (1960). The life status of the species in the plant community. *Byul. MOIP, Dep. byol.*, **67**(3): 77–92. (in Russian)
- URANOV A.A. (1965). *Phytogenic field*. In: The problems of modern botany. Moscow: Nauka, 465–483. (in Russian)
- UFIMTSCVA M. D., TERCKHINA N. V. (2005) *Phytometry of the ecological state of Saint Petersburg's urban ecosystems*. Saint Petersburg: Science, 399 p. (in Russian)
- ZHYLYAEV G. G. (1997). Multivariate ontogenesis as a mechanism for regulating the composition of herbaceous populations of herbivores in plant communities of Chornogora. *Ukr. botan. zhurn.*, **43**(5): 32–37. (in Ukrainian)
- ZHILYAYEV G.G (2005A). *Viability of populations of plants*. Lvov: DPM NANU, 304 p. (in Ukrainian)
- ZHILYAYEV G.G. (2005B). Identification of vitality levels in the ontomorphogenesis of herbal perennials. *Ukr. Bot. J.*, **62**(5): 687–698. (in Ukrainian)
- ZHILYAYEV G.G. (2018). Vitalitative differentiation as a prerequisite for the polyalternativeness of development in natural populations *Homogyne alpina* (Asteraceae) of Chernogora (Carpathians). *Chornomors'k. bot. z.*, **14** (3): 227–239. (in Ukrainian) doi: 10.14255/2308-9628/18.143/3.
- ZHILYAYEV G.G. (2015A). Changes in the Population Structure of *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) on Carpathian Subalpine Meadows during the Demutation of Plant Communities. *Contemporary Problems of Ecology*, **8**(6): 715–721. (in Russian) doi: 10.1134/S199542551506016
- ZHILYAYEV G.G (2015B). The role of the vitality of differentiation in populations of seed renewal *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) in the subalpine meadows Chornogory (Ukrainian Carpathians). *Chornomors'k. bot. z.*, **11**(2): 165–177. (in Ukrainian) doi:10.14255/2308-9628/15.112/4.
- ZHILYAYEV G.G., TSARYK Y.V. (1993). Structural and functional organization of phytocenoses of the Carpathians. In: *Structure of high-mountainous phytocenoses of the Ukrainian Carpathians*. Kiev: Nauk. dumka, 39–49. (in Ukrainian)
- ZHILYAYEV G.G., TSARYK Y.V. (2009). *The concept of viability of populations*. In: The viability of populations of high-mountain plants of the Ukrainian Carpathians. Lviv: Mercator, 7–17. (in Ukrainian)
- ZHMYLEV P.YU., TATARENKO I.V., VAKHRAMEEVA M.G., VORONINA E.YU., LAZAREVA G.A., PROHOROV V.P. (2018). "Sleeping Beauties": a Review of Diversity of Prolonged Dormancy in Plants. *Byul. MOIP. Dep. biol.*, **123**(3): 107–120. (in Russian)
- ZHMYLEV P.YU., ALEKSEEV YU.E., KARPUKHINA E.A., BALANDIN S.A. (2005). *Biomorphology of Plants: An Illustrated Dictionary*. Moscow: Nauka, 256 p. (in Russian)
- ZHUKOVA L.A. (2001). The variety of pathways of ontogenesis in plant populations. *Ekologiya*, **3**: 169–176. (in Russian)
- ZHUKOVA L.A. (1995). *Population life of meadow plants*. Yoshkar-Ola: Lanar, 224 p. (in Russian)
- ZLOBYN YU.A. (1989). Theory and practice of assessing the vital composition of plant coenopopulations. *Bot. J.*, **74**(6): 769–784. (in Russian)
- ZLOBYN YU.A. (2018). An algorithm for assessing the vitality of plant individuals and the vitality structure of phytopopulations. *Chornomors'k. bot. z.*, **14** (3): 213–226. (in Ukrainian) doi: 10.14255/2308-9628/18.143/2