

РОЛЬ МИКРОПОПУЛЯЦИЙ В АВТОРЕГУЛЯЦИИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *HOMOZYNE ALPINA* (L.) CASS. (*ASTERACEAE*) НА СУБАЛЬПСКОМ ЛУГУ ЧЕРНОГОРЫ (УКРАИНСКИЕ КАРПАТЫ)

ГЕННАДИЙ ГЕОРГИЕВИЧ ЖИЛЯЕВ

Жиляев Г. Г. Роль микропопуляций в авторегуляции природных популяций *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) на субальпийском лугу Черногоры (Украинские Карпаты) // Научные основы сохранения биоразнообразия. – 2013. – Том 4(11), № 1. – С. 29-42. – ISSN 2220-3087.

По результатам многолетнего (1974-2013 гг.) мониторинга на субальпийском лугу, расположенном на территории высокогорного биологического стационара Института экологии Карпат НАН Украины, обобщены закономерности структурных трансформаций популяции *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) в процессе демулационных смен. Установлено, что неизменность базовых признаков в подобных ситуациях делает микропопуляций очагами возобновления, способствующими трансляции потоков поколений и сбалансированности их замещения на все популяционное поле *H. alpina*. Подчеркнуто особое место виталитетной гетерогенности для сохранения жизнеспособности популяции *H. alpina* в широком эколого-ценотическом диапазоне.

Ключевые слова: микросайт, микропопуляция, природная популяция жизнеспособность, жизнеспособность

В настоящее время факты угрожающего нарушения экологического равновесия регистрируются везде, где давление окружающей среды превысило адаптивные возможности биологических систем. Есть насущная необходимость расшифровать специфику подобных явлений, выяснить причинно-следственные зависимости их возникновения и, таким образом, сделать реальным долгосрочный прогноз последствий в развитии негативных тенденций структурной деградации популяций и потери ими жизнеспособности.

Современная популяционная парадигма утверждает представления, согласно которым первичной предпосылкой мозаичности структуры популяций считается дискретность распределения и воздействий экологических факторов. Принцип пространственно-временной иерархии природных популяций предполагает, что во всем своем ареале они представляют собой и функционируют как некое интегральное единство соподчиненных единиц, связанных общностью происхождения (Малиновский, Царик, Жиляев, 1988). Это способствует более эффективному использованию экологических ресурсов и освоению популяциями новых местообитаний. Таким образом, очевидна необходимость анализа и систематизации не только формальных проявлений популяционной гетерогенности, но и принципов функционирования, роли подобных элементов, как базового механизма жизнеобеспечения природных популяций.

Подобные проблемы популяционной биологии можно смело отнести к наиболее сложным и категорически необходимым для принятия адекватных

решений, как при планировании допустимых форм хозяйственного использования, так и эффективных методов сохранения и восстановления биоразнообразия природных экосистем (Малиновский, 1986). Но между пониманием необходимости целостного структурно-динамического подхода, до его фактической реализации в популяционных исследованиях все еще сохраняется дистанция. Ведь многие, в том числе и такие, казалось бы, очевидные представления о том, что устойчивое существование природных популяций регламентируется потоками и скоростью замещения поколений, для своего объективного подтверждения требуют трудоемких многолетних исследований.

Обычно же подобный анализ ограничивают непродолжительными наблюдениями или маршрутными учетами разрозненных, частных фактов в произвольно выбранные моменты жизни популяций. Но на подобной основе трудно разглядеть целостную картину системного функционирования и все разнообразие проявлений в действии механизмов их авторегуляции. К тому же, многомерность вариаций популяционной структуры, взаимопереплетение воздействующих внутренних и внешних факторов, как и распределение популяций по их градиентам, еще больше сужают поле для однозначной интерпретации и широких обобщений полученных результатов.

Лишь согласованные, многолетние стационарные исследования и мониторинг позволяют выявить реальные структурно-динамические процессы и взаимоотношения между природными популяциями и объективно прогнозировать последствия тех или иных форм хозяйственной эксплуатации. Хотя подобные многолетние исследования требуют соответствующего материального обеспечения, но без них нет позитивного решения природоохранных проблем и сохранения естественного биоразнообразия в окружающем мире.

В статье представлены результаты популяционного мониторинга (1974-2013 гг.), который ведется нами на постоянных объектах и территориях.

Материалы и методика исследований

Исследования начаты в 1974 г. на территории биологического стационара Института экологии Карпат НАН Украины и продолжаются поныне. По продолжительности популяционных учетов на постоянных пробных площадях и модельных объектах это беспрецедентный случай не только в отечественной, но и мировой научной практике.

Одним из модельных объектов этого мониторинга была популяция подбельника альпийского – *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*). Это многолетнее травянистое длиннокорневищное растение является типичным представителем явнополицентрических биоморф (Ценопопуляции растений, 1976). Это означает, что с началом вегетативного размножения, которое у *H. alpina* начинается в виргинильном состоянии, формируется неразделенный множественный индивидуум (сложная особь), а в дальнейшем, после полной партикуляции – синорганизм (кондивидуум) в терминологии Е. Л. Нухимовского (1997). В любом случае, это несколько (иногда, десятки) отдельных центров

разрастания и воздействия на среду – элементарных источников фитогенных полей (Уранов, 1965). Этот вид, представляющий собой удобный модельный объект для популяционных исследований, обычен в растительных сообществах альпийского, субальпийского и лесного поясов вплоть до нижней границы своего распространения – 900-920 м н.у.м.

Пробные площади были выбраны выше верхней границы елового леса (1360 м н.у.м.) на участке субальпийского луга северного склона горы Пожижевская. На тот момент (1974 г.) здесь сформировалось монодоминантное растительное сообщество белоуса торчащего (*Nardetum strictae*). Но исключение из хозяйственного оборота и введение заповедного режима на этой территории в 1976 г. вызвало демулационные трансформации и последовательную смену доминантов (эдификаторов): белоус торчащий – *Nardus stricta* L., овсяница красная – *Festuca rubra* L., луговик дернистый – *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., черника обыкновенная – *Vaccinium myrtillus* L. В настоящее время здесь происходит естественное восстановление ельника, а многие популяции травянистых растений, в том числе *Homogyne alpina*, приобрели черты регрессивных, неполноценных, теряя устойчивость своих позиций.

На ленточной трансекте площадью 50 м² (Юнатов, 1964) ежегодно картировали пространственное расположение особей *H. alpina*, отмечая их жизненность (виталитет) и возрастное состояние, закономерности возрастных переходов в синонтогенезе, скорость и эффективность замещения поколений при семенном и вегетативном размножении. В своих исследованиях мы опирались на общепринятые методы популяционного анализа (Работнов, 1949, 1950 а, 1960; Малиновский, Работнов, 1974; Григорьева, 1986; Злобин, 1989, 2009; Жукова, 1995; Falińska, 2002 и др.). В развитие идей Ю. А. Злобина, при интерпретации результатов виталитетного анализа жизненность мы понимали как необратимый, дискретный признак особи, а жизненное состояние как ее континуальную и частично обратимую характеристику. Жизнеспособность понималась как интегральная характеристика популяционного уровня. Эти вопросы и приемы соответствующих исследований детально обоснованы в специальных публикациях (Жиляев, 2005; Жиляев, 2005 и др.). В рисунках и тексте статьи использована общепринятая индексация онтогенетических (возрастных) состояний особей: всходы (**p**), ювенильные (**j**), имматурные (**im**), виргинильные (**v**), молодые генеративные (**g₁**), зрелые генеративные (**g₂**), старые генеративные (**g₃**), субсенильные (**ss**), сенильные (**s**), и уровней их жизненности: высокий (**Ж-1**), средний (**Ж-2**) и низкий (**Ж-3**) (Работнов, 1950 б; Уранов, 1960, 1973).

Каждый показатель регистрировали отдельно для микропопуляций и популяционного поля в целом. К микропопуляциям мы относили сформировавшиеся в микросайтах группы особей *H. alpina*, связанные между собой общностью происхождения. Как проявление естественной мозаичности растительного покрова, возникающей в ответ на неоднородность микроусловий внутри растительных сообществ, микросайтами (фото) мы считали группы, специфичные по набору сосуществующих видов и доминантам, и

обитающие на небольшом (обычно, в несколько десятков м²) четко ограниченном пространстве (Уиттекер, 1980). Природная популяция вместе со своими зависимыми элементами (псевдопопуляциями, субпопуляционными локусами, микропопуляциями) образует единый функциональный комплекс (Zhilyaev, 2011).



Фото. Фрагменты микропопуляции *Homogyne alpina* (L.) Cass. (показаны стрелками) в микросайте на субальпийском лугу (2013 г.).

Все проявления структурных трансформаций популяции *H. alpina* сопоставляли с соответствующими показателями в микропопуляциях. По стандартным критериям онтогенетического и виталитетного состава их оценивали в категориях регрессивных, инвазионных или нормальных (Уранов, Смирнова, 1969; Ценопопуляции растений, 1976), и процветающих, равновесных или депрессивных, соответственно (Злобин, 1989).

Результаты исследований и их обсуждение

После организации в 1974 г. Карпатского заповедника, на территории наших исследований была прекращена всякая хозяйственная деятельность и поддерживается режим заповедания. Это вызвало демулационные трансформации и смену доминирующих (эдификаторных) видов (Малиновский и др., 1984). Если в 1974 году это был белоус торчащий – *Nardus stricta*, то уже к 1978 г. он доминировал наряду с овсяницей красной – *Festuca rubra*, а еще спустя 4-5 лет (1982-1983 гг.) вовсе утратил доминирующие позиции. Очередная смена завершилась к 1993 г., когда доминантной стала популяция луговика дернистого – *Deschampsia cespitosa*. Так оставалось до 2001-2005 гг., когда роль доминанта перешла к популяции черники обыкновенной – *Vaccinium myrtillus*. И по сей день, когда на этой территории заметно активизировались процессы восстановления ельника, популяция *V. myrtillus* не только удерживает, но и расширяет свои границы.

За сменой доминантов последовали вполне прогнозируемые изменения видового состава и соотношений между ведущими стабилизирующими, дополняющими и случайными популяциями (Жиляев, Царик, 1993). Некоторые из них исчезли, а часть деградировала до уровня небольших фрагментов (популяционных остатков или одиночных особей) без закономерной перспективы.

Что касается популяции *H. alpina*, то все это время она не утратила жизнеспособности, хотя претерпела заметные изменения (рис. 1, 2). И лишь за последние 4-5 лет ее системная деградация приблизилась к уровню, угрожающему ее дальнейшему существованию. Одна из вероятных причин такой ситуации может заключаться в угнетении (отрицательной сопряженности) подроста *H. alpina* доминантом сообщества – *V. myrtillus*. Поэтому, если первые смены доминантов мало сказались на позициях и состоянии популяции *H. alpina*, то развитие популяционного поля *V. myrtillus* вызвало ее деградацию.

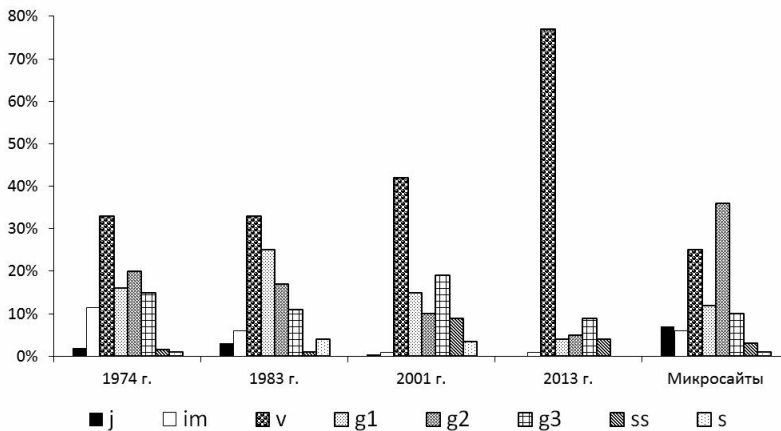


Рис. 1. Онтогенетический состав популяции и микропопуляций *Homogyne alpina* на этапах демулационных смен доминантов на пробной площади субальпийского луга: *Nardus stricta* (1974 г.); *Festuca rubra* (1983 г.); *Deschampsia cespitosa* (2001 г.); *Vaccinium myrtillus* (2013 г.).

В первом приближении кажется, что при всех видимых изменениях тип онтогенетических (возрастных) спектров подбелника остался неизменным, присущим нормальным зрелым популяциям. Однако более глубокий анализ позволяет увидеть негативные тенденции, дальнейшее развитие которых сопряжено с последующей деградацией онтогенетической структуры до регрессивного типа и необратимой утратой жизнеспособности популяции *H. alpina*. В частности, учеты, дифференцированные по каждой из возрастных групп, показали, что в результате нарастающей с 2000 г. тенденции к снижению численности ювенильных особей, сейчас они фактически вовсе исчезли из состава популяции. Первопричина этого процесса заключается не столько в критическом увеличении смертности среди ювенильных особей, а в критическом снижении урожая семян вследствие увеличения пула пассивных

особей, не участвующих в размножении: временно нецветущих, покоящихся, квазисенильных и пр. В итоге, семенное возобновление в популяции *H. alpina* утратило непрерывный принцип и стало эпизодическим или случайным. Фактически, это означает блокирование или ограничение притока свежих генет ниже уровня, необходимого для полноценного замещения поколений. Сложная поливариантная схема синонтотенеза, характерная для *H. alpina*, позволяет частично компенсировать подобное ослабление притока генет за счет вегетативного размножения и пополнения популяции глубоко омоложенными ракетами. Но это неравнозначная замена, способствующая лишь временной нормализации популяционного баланса поколений (Жиляев, 1986).

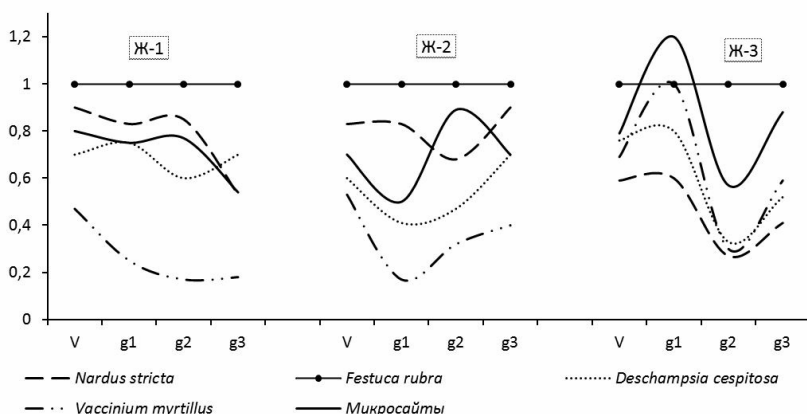


Рис. 2. Изменения вегетативной активности возрастных (v, g₁, g₂, g₃) и виталитетных (Ж-1, Ж-2, Ж-3) групп особей в популяции и микропопуляциях *Homogyne alpina* (L.) Cass. после смены доминантов на субальпийском лугу (1974-2013 гг.).

К тому же, основной приток омоложенного и глубоко омоложенного вегетативного потомства в популяциях травянистых растений обеспечивают одна-две возрастные группы особей (ключевые группы). У *H. alpina* это виргинильные, а, частично, еще и зрелые генеративные особи высокой жизнеспособности. Лишь при условии сохранения их репродуктивной активности группа подростка пополняется ракетами и наступает временная стабилизация онтогенетических спектров популяции (Жиляев, 2005).

Однако, на сегодняшний день возможности этого механизма жизнеобеспечения исследованной популяции уже практически исчерпаны и путей для их дальнейшей активизации нет. Об этом свидетельствует тот факт, что при столь высоком (75%) содержании особей ключевой группы (виргинильных), которое неуклонно увеличивалось по мере ослабления притока новых генет, участие генеративных особей в популяции *H. alpina* снижалось. И этот очевидный результат свидетельствует о недостаточности ее пополнения вегетативным потомством со стороны особей ключевой группы (рис. 1).

Принципиально иная ситуация в микросайтах. Хотя отдельные обитающие в них микропопуляции *H. alpina* заметно отличаются своим онтогенетическим

составом, это не сказывается на среднестатистических показателях. То есть, изменения в действии эколого-ценотических факторов, вызванные демутиационными процессами, отчетливо сказались на остальной части популяции, они не повлияли на сбалансированность состава и уровня замещения поколений в микропопуляциях *H. alpina*.

Интересно, что лишь в микропопуляциях абсолютный максимум в спектрах онтогенетических состояний сформирован не виргинильными, а зрелыми генеративными особями. Доля же всей фракции генеративных особей ($g_1 + g_2 + g_3$) еще выше, около 60%. В итоге урожай семян в микропопуляциях оказывается на уровне, достаточном для формирования устойчивого притока молодых особей и сохранения позитивного баланса замещения генет (Zhilyaev, 2013). Важно, что избыточность урожая семян и их расселение за пределы микропопуляций способствует их инвазии и семенному омоложению в остальной части популяции *H. alpina*. Особенно хорошо это заметно на участках, граничащих с микросайтами.

Любопытно, что на фоне общего снижения эффективности вегетативного и семенного возобновления *H. alpina*, которое особенно заметно на нынешнем этапе демутации, масштабы и векторы этого процесса по возрастным и виталитетным группам разные (рис. 2). Иными словами, характер, диапазон и эффективность механизмов авторегуляции детерминируются виталитетной и онтогенетической структурой популяции.

Если репродуктивную активность особей принять за критерий оптимальности экологических условий, то, в целом, для популяции *H. alpina* это был период доминирования *F. rubra* (приблизительно 1982-1988 гг.). По мере ее замещения на *D. cespitosa*, а затем на *V. myrtillus*, репродуктивная активность *H. alpina* снижалась практически по всем возрастным группам. Но, опять таки, неодинаково и в соответствии с их виталитетной принадлежностью (рис. 2).

Если показатели репродуктивной активности *H. alpina* в этот период принять за единицу, рассмотреть дифференцированно по каждой возрастной группе и сопоставить с показателями за остальные годы, несложно разглядеть определенные закономерности:

- *во-первых*, поскольку в условиях доминирования *V. myrtillus* активность возобновления в популяции *H. alpina* во всех своих составляющих снижается до минимальных значений, их (условия) следует расценить как критически неблагоприятные;

- *во-вторых*, поскольку экологические оптимумы виталитетных групп **Ж-1, Ж-2, Ж-3** не совпадают, их реакции на вариации воздействующих факторов также не идентичны друг другу. Соответственно на разных этапах демутации вклад этих групп в поддержание жизнеспособности популяций будет разным. К примеру, с момента, когда на исследованной территории стала доминировать *V. myrtillus*, репродуктивная активность виргинильных особей в группах **Ж-1, Ж-2, Ж-3** снизилась в 2,1; 1,6; 1,4, раза соответственно. Аналогичным образом отреагировали и другие возрастные группы. Но поскольку особи низкой жизненности в этих условиях изменили вегетативную

активность меньше остальных, их роль в обеспечении процессов обновления поколений популяции возросла;

- *в-третьих*, реакции разновозрастных особей даже при условии их одинаковой жизненности также различаются между собой (рис. 2).

В период доминирования *V. myrtillus* имеет место значительное снижение репродуктивной активности среди особей всех возрастных групп, кроме группы молодых генеративных особей. У последних же она не только не подавляется, а наоборот, активизируется до максимального уровня двадцатилетней давности, когда доминировала популяция *F. rubra*.

Столь явные различия в реакциях особей свидетельствует если и не о полном расхождении по экологическим нишам, то, как минимум, о дифференциации их экологических оптимумов и диапазонов толерантности к действующим факторам. Надо отметить, что эффекты, вызванные возрастной и виталитетной градацией, действуют не в отрыве друг от друга, а комплексно, предопределяя бесчисленность возможных комбинаций, сложных для адекватных учетов и интерпретации.

В целом же, вышеизложенные факты подтверждают, что гетерогенность онтогенетического и виталитетного состава следует относить к базовым предпосылкам в обеспечении эффективного функционирования механизмов авторегуляции природных популяций (Жиляев, 2005).

Базируясь на этих представлениях, вновь обратимся к микропопуляциям, но уже в контексте пространственной организации популяционного поля. В начале исследований ожидалось, что заповедание вызовет определенные реакции в популяции *H. alpina*, которые будут повторяться и в микропопуляциях. Но оказалось не так! Более того, на протяжении сорока лет микропопуляции *H. alpina* слабо изменились в плане своей виталитетной и онтогенетической организации. Подобную стабильность можно объяснить неизменностью эколого-ценотических условий в микросайтах, где отсутствовали соответствующие смены доминантов, имевшие место на остальной территории.

Постоянно оставаясь очагами стабильности, микропопуляции *H. alpina* выступали в качестве доноров, подпитывающих семенами остальную часть популяционного поля. В общих чертах это повторяет известный донорно-акцепторный принцип континуальной интеграции локальных естественно-исторических популяций (Жиляев, 1994). В определенном смысле подобный механизм самосохранения имеет место в метапопуляциях, когда на фоне общей подвижности признаков в них сохраняются разобщенные очаги стабильности, периодические всплески активности которых приводят к их временному физическому объединению в едином пространстве. Безусловно, это лишь поверхностная аналогия. На самом же деле, микропопуляции, хотя и остаются очагами стабильности, но крайне незначительными по своим геометрическим размерам. Они характеризуются случайным распределением в популяционном поле и многовариантным составом. То есть, по среднестатистическим показателям, микропопуляции стабильнее остальной популяции, притом, что они могут находиться на разных этапах своего развития и

характеризуватися временной неполноценністю виталітетного і візрасного складу.

І факт, що реакції особей в мікропопуляціях не завжди ідентичні їх реакціям в іншій популяції, свідчить, що в цьому немає єдиного і закономірного принципу (рис. 2). К прикладу, зараз, коли в суспільстві домінує популяція *V. myrtillus*, репродуктивна активність особей високої життєвості, в залежності від їх вікового стану, знизилася в популяції по порівнянню з максимальним показателем до 14-47%, а в мікропопуляціях тільки до 54-80%. Аналогічним чином реагували особи з групи **Ж-2**: 17-53% і 50-89% відповідно. А в групі **Ж-3** свою репродуктивну активність помітно (до 30%) знизили тільки зрілі генеративні особи (в мікропопуляціях до 57%). Крім того, що активність молодих генеративних особей повернулася до свого максимального показателя, зареєстрованому в 1982-1983 гг., а в мікропопуляціях навіть перевищила його на 20%.

Інтересно, що якщо в групах **Ж-1** і **Ж-2** загальна траєкторія змін показателя репродуктивної активності в мікропопуляціях *H. alpina* не збігається з популяційною, то в групі низької життєвості вони ідентичні на всіх етапах демутації. Ці факти, підтверджуючі диференціацію особей різних вікових і виталітетних груп по діапазонам їх толерантності діючим факторам і в відношенні до екологічному оптимуму, змушують оцінювати виталітетний склад як базову передумову життєзабезпечення популяцій в конкретних умовах.

Середнє число новостворених парціальних кущів, які щорічно формують материнські особи з різних груп, відображає їх участь в процесах відродження. І хоча діапазон змін цього показателя неоднаковий, у віргінійських особей низької життєвості він стабільніше, ніж у інших. К прикладу, число парціальних кущів досягає свого максимуму (2,9 шт.) в умовах домінування *F. rubra*, а тільки в 1,7 рази в період *N. stricta*. У віргінійських особей **Ж-2** він знизився в 1,85 рази, досягаючи свого мінімуму при домінуванні *V. myrtillus*, а у особей **Ж-1**, в 2,14 рази (рис. 3). В відповідності з реакціями цих або інших груп особей на різних етапах демутації їх роль в популяції змінюється. При цьому віргінійські особи, які, незалежно від своєї життєвості, консервативніше інших, демонструючи більш "сдержанні" реакції, продовжують грати ключову роль для забезпечення балансу оновлення поколінь в межах, перешкоджають вимиранню популяції *H. alpina* (Жилиєв, 1986).

В той же час реакції генеративних особей детермінуються їх життєвостю в більшій мірі, ніж віргінійських. Але і тут особи низької життєвості менше інших реагують на демутаційні зміни домінування. К прикладу, їх загальна (насінна і вегетативна) репродуктивна активність за весь час спостережень змінювалася в 3,7 рази (g_2), в той час як у особей середньої і високої життєвості в 6 (g_2) і 7 (g_2) рази відповідно.

Тобто, з погіршенням еколого-ценотичної ситуації базова роль в формуванні заміщаючого потоку поколінь в популяції *H. alpina* все

больше переходит к репродуктивным особям низкой жизненности. Это еще раз подтверждает вывод, что реальные соотношения особей разной жизненности (виталитетный спектр) являются важнейшей и базовой характеристикой, определяющей практически все (кроме генетической) остальные аспекты популяционной структуры.

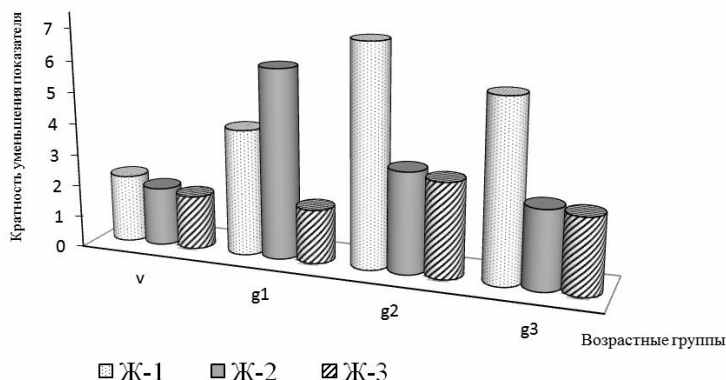


Рис. 3. Диапазоны изменений активности вегетативного размножения в возрастных и виталитетных группах популяции и микропопуляциях *Homogyne alpina* (L.) Cass. на субальпийском лугу (1974-2013 гг.).

В рамках тематики и регламента этой статьи мы не станем анализировать закономерности формирования виталитетной структуры в популяции *H. alpina*, а остановимся лишь на ее характерных трансформациях после заповедания территории наших исследований (рис. 4).

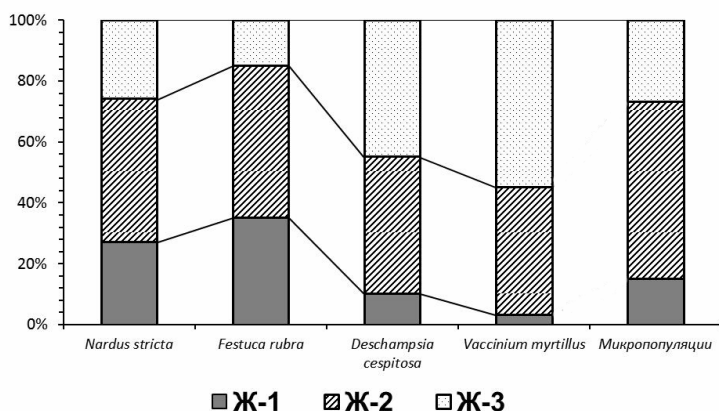


Рис. 4. Характерные изменения виталитетного состава в популяции и микропопуляциях *Homogyne alpina* (L.) Cass. в результате демулационных смен доминантов субальпийского луга: *Nardus stricta* (1974 г.); *Festuca rubra* (1983 г.); *Deschampsia cespitosa* (2001 г.); *Vaccinium myrtillus* (2013 г.).

Тот факт, что содержание особей Ж-2 от максимального (в период доминирования популяции *F. rubra*) до минимального (при доминировании

популяції *V. myrtillus*) варьировало в узких пределах (около 16%), свидетельствует об их толерантности к экологическим факторам и императивном значении как элемента популяционной авторегуляции.

А участие особей остальных групп жизненности в той же ситуации существенно менялось, иногда даже с противоположным вектором. К примеру, за годы наблюдений разница между максимальным (при доминировании *F. rubra*) и минимальным (при доминировании *V. myrtillus*) содержанием особей **Ж-1** была почти двенадцатикратной. Еще интереснее то, что в отличие особей **Ж-1** и **Ж-2**, участие особей из группы **Ж-3** увеличивается и достигает своего максимума в условиях доминирования *V. myrtillus* (рис. 4).

Тем не менее, на сегодняшний день в популяции *H. alpina* уже отсутствует регулярное семенное омоложение и сбалансированное замещение поколений генет. В сложившейся ситуации возрастает значение микропопуляций как дополнительных, независимых очагов возобновления. И, несмотря на то, что виталитетная структура микропопуляций *H. alpina* достаточно вариативна, ее усредненные показатели оставались неизменными. Соответственно стабильными были урожаи семян, а эффективность семенного возобновления достаточной, чтобы они оставались источниками расселения семян на остальную часть популяционного поля *H. alpina*.

Это убеждает в том, что при всей обособленности микропопуляций, их следует расценивать как одну из важных предпосылок к интеграции популяции *H. alpina* как сосуществующих и взаимодополняющих элементов. Потоки поколений, которым принадлежит организующая роль в процессах авторегуляции популяций, представляются эффектом единства виталитетной и возрастной гетерогенности особей, с одной стороны, а с другой – пространственной мозаичности самого популяционного поля. Различия между такими особями в отношении комплекса фактических воздействий определяют реальный диапазон сохранения жизнеспособности популяциями *H. alpina*.

При этом микропопуляции – это не просто формальные элементы пространственной мозаики популяций, а очаги структурно-функциональной стабильности, депонирующие все формы популяционной гетерогенности. В силу этого, значение микропопуляций как элементов авторегуляции особенно возрастает в критические моменты, когда популяции приобретают статус зависимых (Беклемишев, 1964) и не обеспечивают себе достаточного притока свежих генет. Притом, что всякая отдельная микропопуляция подвержена влиянию случайных причин, они способствуют обновлению поколений и сохранению жизнеспособности природных популяций *H. alpina* в случае ухудшения эколого-ценотической обстановки.

Вероятно, что дальнейшие исследования в этом направлении заставят обратить внимание и проследить зависимость между иерархической градацией (степенью сложности или конструктивным рангом, по В. Н. Беклемишеву, 1964) микропопуляций и их фактической ролью в авторегуляции природных популяций травянистых многолетников.

Выводы

Исследования свидетельствуют, что пространственно-функциональная гетерогенность элементов природных популяций *H. alpina* способствует асинхронности функционирования и многоуровневому, карусельному принципу обновления их состава как базовой предпосылки популяционной авторегуляции. Подобные резервы жизнеспособности столь велики, что большинство естественных воздействий не вызывает окончательной гибели популяций травянистых растений.

Эффективность, масштабы и вектор популяционных реакций на воздействия детерминируются в соответствии с реакциями особей высокой, средней и низкой жизнеспособности. Поэтому их реальные соотношения (виталитетные спектры) следует квалифицировать как ту первичную, императивную характеристику, предопределяющую все производные стороны популяционной структуры и поведения. Следовательно, виталитетный анализ должен стать не просто одним из аспектов популяционных исследований, а их необходимой и первоочередной составляющей. Без этого невозможны ни рациональное обоснование хозяйственной эксплуатации, ни адекватный прогноз ее последствий для любых природных комплексов.

Демутационные процессы и смены доминантов в результате заповедания на субальпийских лугах не носят стрессового характера, но могут угрожать структурной деградацией отдельных популяций и снижением потока поколений ниже критического уровня (зависимые популяции). В подобных ситуациях микропопуляции, сохраняющие стабильность своего состава и полный спектр разнокачественных особей, становятся очагами возобновления и резервом эффективной авторегуляции и восстановления жизнеспособности популяции *H. alpina*.

Результаты проведенных исследований свидетельствуют, что без всестороннего системного анализа популяций невозможно рациональное планирование форм их хозяйственной эксплуатации и решение насущных природоохранных проблем.

Приемы по искусственному воссозданию состава и пространственных размеров микропопуляций рекомендуется включать в мероприятия по сохранению и восстановлению биоразнообразия и структуры природных популяций.

-
- ГРИГОРЬЕВА Н. М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: МГПИ, 1986. – С. 48-58.
- БЕКЛЕМИШЕВ В. Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1964. – 69, вып. 2. – С. 22-38.
- ЖИЛЯЄВ Г. Г. Поліваріантність онтогенезу як механізм регуляції складу популяцій трав'янистих багаторічників в рослинних угрупованнях Чорногори // Укр. ботан. журн. – 1986. – 43, № 5. – С. 32-37.

- Жиляев Г. Г. Генетические взаимодействия и фенетические отношения популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в Карпатах // Журн. общ. биол. – 1994. – 55, № 1. – С. 128-139.
- Жиляев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов: ЛПМ НАНУ, 2005. – 304 с.
- Жиляев Г. Г. Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників // Укр. ботан. журн. – 2005. – 62, № 5. – С. 687-698.
- Жиляев Г. Г., Царик Й. В. Структурно-функціональна організація фітоценозів Карпат // Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 33-49.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. – 223 с.
- Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. – 1989. – 74, № 6. – С. 769-784.
- Злобин Ю. А. Популяционная экология растений. Современное состояние и точки роста. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 264 с.
- Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Теория организации биоморф. – М.: Изд-во “Недра”, 1997. – 1. – 632 с.
- Малиновський К. А. Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи // Укр. ботан. журн. – 1986. – 50, № 2. – С. 5-12.
- Малиновский К. А., Работнов Т. А. Изучение луговых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – С. 318-331.
- Малиновский К. А., Царик Й. В., Коржинский Я. В., Жиляев Г. Г. и др. Дигрессия биогеоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре. – К.: Наук. думка, 1984. – 208 с.
- Малиновский К. А., Царик И. В., Жиляев Г. Г. О границах природных популяций растений // Журн. общ. биол. – 1988. – 49, № 1. – С. 5-12.
- Работнов Т. А. Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений // Научн.-метод. зап. Гл. упр. по запов. РСФСР. – 1949. – Вып. 12. – С. 41-48.
- Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – М.: Наука, 1950 а. – Вып. 1. – С. 465-483.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. – М., Л.: АН СССР, 1950 б. – 3, вып. 6. – С. 7-204.
- Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. – М., Л.: АН СССР, 1960. – 2. – С. 249-278.
- Уиттекер Р. Х. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
- Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1960. – 67, № 3. – С. 77-92.
- Уранов А. А. Фитогенное поле // Пробл. совр. бот. – М., Л.: Наука, 1965. – 1. – С. 251-254.
- Уранов А. А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // Тез. докл. V делегатского съезда ВБО. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 217-219.
- Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1969. – 74, вып. 1. – С. 119-134.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

- ЮНАТОВ А. А. Заложение экологических профилей и пробных площадей // Полевая геоботаника. – 1964. – 3. – С. 8-30.
- FALIŃSKA K. Przewodnik do badań biologii populacji roślin. – Warszawa: PWN, 2002. – 588 s.
- ZHILYAEV G. G. Vitality, Composition and Role in Subpopulation Loci of *Soldanella hungarica* Simink. (*Primulaceae*) in the Carpathians // Contemporary Problems of Ecology. – 2011. – 4, № 6. – P. 651-657.
- ZHILYAEV G. G. Regeneration Patterns of Natural Populations of Herbaceous Perennials in Spruce Forests of the Carpathians // Contemporary Problems of Ecology. – 2013. – 6, № 4. – P. 402-408.

РОЛЬ МІКРОПОПУЛЯЦІЙ В АВТОРЕГУЛЯЦІЇ ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЙ *HOMOZYNE ALPINA* (L.) CASS. (*ASTERACEAE*) НА СУБАЛЬПІЙСЬКІЙ ЛУЦІ В ЧОРНОГОРІ (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)

Г. Г. Жиляєв

За результатами багаторічного (1974-2013 рр.) моніторингу на субальпійській луці, що знаходиться на території високогірного біологічного стаціонару Інституту екології Карпат НАН України, були досліджені закономірності й визначені характерні трансформації популяційної структури *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) у процесі демутаційних змін рослинності в субальпійських лучних угрупованнях Чорногори (Українські Карпати). За таких умов мікропопуляції зберігають стабільність свого складу і стають осередками, що можуть забезпечити авторегуляцію та ефективну зміну поколінь у популяції *H. alpina*. Зроблено висновок про особливе місце віталітетної гетерогенності для збереження її життєздатності за різних еколого-ценотичних ситуацій.

Ключові слова: мікросайт, мікропопуляція, природна популяція, життєвість, життєздатність

ROLE OF MICROPOPULATIONS IN SELF-CONTROL OF NATURAL POPULATIONS OF *HOMOZYNE ALPINA* (L.) CASS. (*ASTERACEAE*) IN SUBALPINE MEADOW IN CHORNOHORA (UKRAINIAN CARPATHIANS)

G. G. ZHILYAEV

According to the results of long-term (during 1974-2013) monitoring the regularities and characteristic transformations of the population structure of *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) have been studied during demutation of plant communities in subalpine meadows of Chornohora (Ukrainian Carpathians). In such situations, micropopulations that maintain stability among their members, serve the centres contributing to self-control and effective replacement of generations in a population of *H. alpina*. The particular place of vitality heterogeneity to maintain its viability in various ecological situations is showed.

Key words: microsite, micropopulation, natural population, vitality, viability

Надійшла 23.07.2013

Прийнята до друку 02.09.2013

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

ZHILYAEV G. G. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ggz.lviv@gmail.com