

НОВЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ СИНОНТОГЕНЕЗА В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ (НА ПРИМЕРЕ *HOMOZYNE ALPINA* (L.) CASS.)

ГЕННАДИЙ ГЕОРГИЕВИЧ ЖИЛЯЕВ

Жиляев Г.Г. Новые аспекты изучения поливариантности синонтогенеза в природных популяциях травянистых многолетников (на примере *Homogyne alpina* (L.) Cass.) // Научные основы сохранения биоразнообразия. – 2018. – Том 9(16), № 1. – С. 9-24. – ISSN 2220-3087.

В статье обобщены результаты многолетних стационарных исследований явления поливариантности синонтогенеза в популяциях *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*). Они подтверждают взгляды на поливариантность развития, как имманентное свойство травянистых многолетних растений, в равной мере присущее простым особям (онтогенез) и синоорганизмам (синонтогенез). Результаты исследований свидетельствуют, что в каждой группе жизненности синонтогенез осуществляется по специфической для них схеме. То есть, на уровне популяций, его базовые варианты являются функцией их виталитетного состава. На этом основании предлагается новая интерпретация природы поливариантности, как следствия адаптивных изменений виталитетной структуры популяций. В качестве наглядной аналогии рассматривается принцип цветоделения RGB. Автор предлагает использовать его для создания цветowych эталонов и экспертной оценки состояния конкретных популяций травянистых многолетников, практике их реконструкции и организации мониторинга. Отдельно обсуждена функциональная роль особей, пребывающих в состоянии глубокого покоя. Сделан вывод, что, наряду с почвенными банками семян и почек возобновления, они являются чрезвычайно важным резервом для эффективного восстановления популяций, а также механизмом оперативной автокоррекции их структуры на изменение экологической среды. Показано, что массовый переход особей в состояние глубокого покоя является типичной реакцией популяций *H. alpina* в неблагоприятных условиях.

Ключевые слова: естественная популяция, онтогенез, синонтогенез, рамет, генет, жизненность

Результаты многочисленных популяционно-онтогенетических исследований свидетельствуют, что эффективная авторегуляция и поддержание жизнеспособности природных популяций травянистых многолетних растений базируются на их способности изменять программу своего развития. Хотя практическое разрешение этих вопросов открывает богатые возможности для всестороннего управления глубинными популяционными процессами, они остаются сложными для исследований.

Идея популяционно-онтогенетического похода, получила свое обоснование в середине прошлого столетия, благодаря работам проф. Т.А. Работнова, проф. А.А. Уранова, проф. К.А. Малиновского. В дальнейшем, она активно разрабатывалась их учениками и последователями (Берко, 1976; Жукова, 1983; © Г.Г. Жиляев

Нухимовский, 1997 и др.). На сегодняшний день закономерности развития растений в аспекте морфологических трансформаций от рождения до смерти особей (морфоонтогенез, морфогенез) и размещения их частей (побегов и корней) в пространстве, изучены достаточно полно. По инициативе проф. Л.А. Жуковой, большую часть этих результатов удалось обобщить в многотомных изданиях “Онтогенетического атласа лекарственных растений” и “Биологической флоры Московской области”. Эти фундаментальные сводки, с детальными описаниями онтогенетических состояний 607 видов высших растений, способствовали дальнейшему развитию популяционно-онтогенетического направления в экологии. Но, при несомненной научной значимости этих работ, в них слабо освещены вопросы надындивидуального (сложных индивидуумов, множественных индивидуумов, кондивидуумов, клонов и пр.) развития травянистых растений. Хотя исследователи единодушно признают, что без всестороннего освещения именно этих сторон популяционной жизни растений, проблемы сохранения биоразнообразия не могут иметь позитивного решения.

Таким образом, в этой области популяционной биологии сложилась достаточно противоречивая ситуация:

– с одной стороны, подробно разработаны приемы и методы полевых исследований, критерии оценки текущего состава и состояния природных популяций;

– с другой, закономерности и механизмы поливариантности развития на надындивидуальном уровне остаются недостаточно изученными. Хотя именно они определяют состояние и перспективы растительных популяций в конкретных местообитаниях.

Зачастую значимость особей в процессах обновления поколений обосновывают по их участию в спектре онтогенетических (возрастных) состояний популяций. Такой подход привлекает своей простотой и определённой критериев. Однако, в этом случае игнорируются последствия виталитетной дифференциации популяционной структуры.

В нашей статье обсуждаются результаты исследований закономерностей в изменениях вариантов синонтогенеза на надындивидуальном уровне и их значимости в жизнеобеспечении популяций травянистых многолетников.

Объекты и методы исследований

Исследования проведены на территории субальпийского луга (1360 м над ур. м.) в Черногоре (Карпаты). Они начаты в 1974 г., когда она получила статус заповедной и была изъята из хозяйственного оборота. Это вызвало демутиацию растительности и последовательную смену доминантов: *Nardus stricta* L., *Festuca rubra* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv., *Vaccinium myrtillus* L (Жиляев, 2018). В настоящее время здесь доминирует популяция *V. myrtillus*. Таким образом, общая продолжительность исследований составила почти сорок пять лет.

Объектом наших наблюдений была популяция подбельника альпийского *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*). Исследовались предпосылки к поливариантности ее развития при демутиациях. Это характерный представитель длиннокорневищных видов из обширного списка, ранее обоснованного нами как модельная группа подбельника (Жиляев, Царик, 2009). Такие виды растений обладают ярко выраженной способностью к вегетативному размножению, пространственному перемещению своего вегетативного потомства и клональным долголетием (Любарский, 1967).

Как вегетативно подвижный травянистый многолетник *H. alpina*, относится к явноплицентрическим биоморфам (Ценопопуляции растений, 1976). Их внешний облик обусловлен морфологической дезинтеграцией и обособлением элементов, способных к дальнейшему самостоятельному существованию. В таком варианте – сложного онтогенеза (Левин, 1961) или синонтогенеза (Нухимовский, 1973) – *H. alpina* может продолжить свое существование в виде клона, синкондивидуума (кондивида, кондивидуума, синкондивида) или множественной особи (сложного индивида). В англоязычной научной литературе подобная дифференциация включает две единицы: генет (*genet*) – организм или совокупность организмов, возникших из одной зиготы и рамет (*ramet*) – часть индивида или самостоятельный индивид вегетативного происхождения. То есть, раметы – это лишь генетически идентичные части (потомство) генеты (Harper, 2010). Все они, как и их последующие вегетативные потомки (раметы второго, третьего и т. д. порядков), продолжают свое существование как элементы клонов, синкондивидуумов или множественных особей.

Наши исследования базировались на традиционных методах популяционного анализа (Работнов, 1949, 1950 а, б, 1960; Малиновский, Работнов, 1974; Ценопопуляции растений, 1976; Григорьева, 1986; Злобин, 1989; Жукова, 1995; Falińska, 2002 и др.). На ленточной трансекте, площадью 50 м² с учетными квадратами по 0,5 м², маркировались все особи *H. alpina* с указанием их онтогенетического состояния и жизненности. Ежегодно отмечали произошедшие изменения их репродуктивной активности, онтогенетического (возрастного) состояния, перехода в состояние временного или глубокого покоя и прочее. На этих данных были обоснованы базовые схемы синонтогенеза *H. alpina* на каждом из уровней жизненности.

Весь ряд возможных онтогенетических состояний *H. alpina* обозначали как: **se** – семена, **p** – всходы, **j** – ювенильные, **im** – имматурные, **v** – виргинильные, **g₁** – молодые генеративные, **g₂** – зрелые генеративные, **g₃** – старые генеративные, **ss** – субсенильные, **s** – сенильные. Репродуктивно пассивные группы (временно нецветущие и покоящиеся) индексировали как: **v₀** – виргинильные покоящиеся, **g₁v** – покоящиеся молодые генеративные, **g₂v** – покоящиеся зрелые генеративные, **g₃v** – покоящиеся старые генеративные, и квазисенильные, как **ks** (Жукова, 2001).

Виталитетный состав популяций дифференцировали по группам (уров-

ням) жизненности: **Ж-1** – высокая, **Ж-2** – средняя, **Ж-3** – низкая (Уранов, 1960, 1973; Злобин, 1981, 1989). Жизненность мы интерпретировали как дискретный и необратимый признак, а жизненное состояние – как континуальную и частично обратимую характеристику особей (Жиляев, 2005 а, б).

По критериям онтогенетического или виталитетного состава популяции дифференцировали как регрессивные, инвазионные, нормальные и процветающие, равновесные депрессивные, соответственно (Уранов, Смирнова, 1969; Ценопопуляции растений, 1976; Злобин, 1989).

Результаты исследований и их обсуждение

Современные представления о поливариантности развития травянистых многолетников как определяющей предпосылке системного гомеостаза их популяций, сложны и многомерны. Это могут быть морфологические изменения, вариации типов размножения, темпоральные перемены и пр. (Жукова, 1995, 2008). Они проваляются изменениями последовательности возрастных этапов, ритмов и темпов развития, продолжительности онтогенетических состояний, эффективности размножения и пр. Модульный принцип формирования тела и относительная автономность структурных модулей у травянистых растений (Harper, 2010) не позволяет обосновать универсальных критериев для их учета. Поэтому, в зависимости от конкретных объектов и круга поставленных задач, такими единицами исследователи считают особи семенного происхождения (генеты), особи вегетативного происхождения (раметы, партикулы), отдельные источники минимальных фитогенных полей, всю совокупность вегетативного потомства генет (клоны, синкондивиды), части особей (фитомеры, побеги, лист, парциальные кусты и др.). Это ограничивает возможности для сравнения, интерпретации результатов и моделирования популяционных процессов по алгоритмам синонтогенеза.

Известные расчеты (Жукова, Комаров, 1990) свидетельствуют, что число теоретически возможных комбинаций (вариантов) синонтогенеза *D. cespitosa* превышает многие десятки тысяч. Хотя реальная цифра в природных популяциях на несколько порядков меньше, основания, на которых в естественной среде осуществляется выбор наиболее адекватного варианта, остается неясным.

Это не может быть их перебор на принципах проб и ошибок, поскольку требует времени, несоразмерного с высокой фактической скоростью и глобальностью экологических изменений. То есть, популяции попросту не успевали бы к ним адаптироваться.

Руководствуясь такими соображениями, синонтогенез в популяциях *H. alpina* изучались нами не традиционно, на основании общей выборки особей, а дифференцированно по каждой группе жизненности отдельно. И оказалось, что их самоподдержание основывается на отдельных специфических вариантах синонтогенеза (рис. 1).

А что еще важнее, во всех популяциях *H. alpina* по высотному профилю Черногоры и независимо от демутиационных смен доминантов на пробных площадях (Жилиев, 2005 а, 2018), эти варианты были однотипными и практически неизменными. Хотя количественно, в пределах каждой из таких стереотипных схем, интенсивность процессов старения или омоложения колебалась весьма заметно.

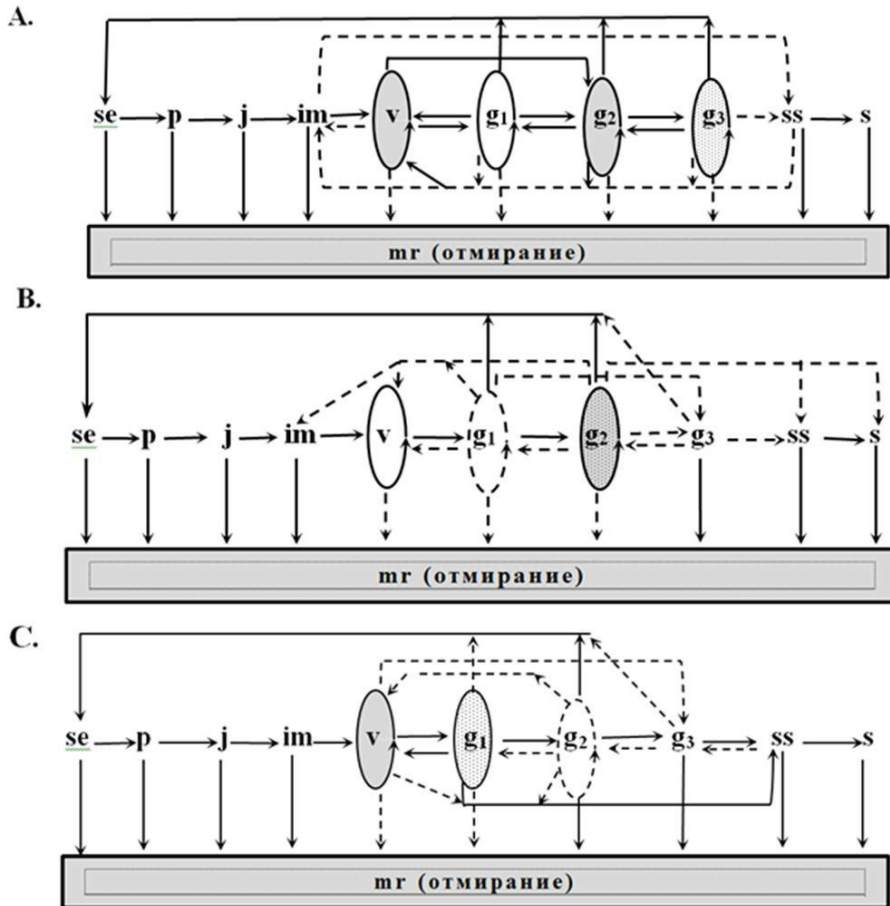


Рис. 1. Базовые схемы синонтогенеза *H. alpina* в группах высокой (А.), средней (В.) и низкой (С.) жизненности: → – процессы старения; ← – процессы омоложения; — – регулярные процессы; - - - – эпизодические процессы; ○ – ключевые группы; ○ (shaded) – вегетативное размножение неомоложенным потомством; ○ (dotted) – частичная специализированная дезинтеграция

Таким образом, в зависимости от полноты виталитетного состава популяций, в них поддерживаются один-два (виталитетно неполночленные), а максимум три (виталитетно полночленные) базовых варианта синонтогенеза. В каждом случае их значимость в формировании популяционных потоков поколений будет определять участием конкретных групп жизненности в системной организации популяций. С этих позиций, механизм их адекватной авторегуляции представляется нам иным, чем в традиционной интерпретации. В таком случае, для оперативного изменения уровня и эффективного замещения поколений уже не требуется принципиальной перестройки вариантов синонтогенеза. Достаточно лишь трансформаций виталитетного состава популяций. Подобные тривиальные реакции травянистых многолетников в ответ на изменения экологических условий проходят в сжатые (один-два года) сроки.

Следует сказать, что уровень смертности не является главным регулятором этих процессов. Гибель особей *H. alpina* в репродуктивном периоде ($v-g_3$) составляет менее одного процента, а происходит по случайным либо в результате естественного старения и окончания жизненного цикла – эндогенного отмирания, по К.А. Куркину (Куркин, 1976). Те динамические изменения их численности и виталитетного состава, которые наблюдаются в природных популяциях, результат перераспределения (“перетекания”) между группами репродуктивно активных и пассивных (глубокого покоя, временно нецветущего, квазисенильного) особей *H. alpina*. Но в дорепродуктивном периоде, когда смертность в группе подростка бывает весьма значительной, она имеет определяющее значение для формирования потоков семенного обновления поколений в популяциях.

Важно, что на разных уровнях жизненности приоритетная (ключевая) роль в вегетативном размножении принадлежит разным онтогенетическим группам (Жиляев, 1986). На высоком уровне жизненности (**Ж-1**) такими ключевыми группами являются виргинильная и зрелая генеративная, на среднем (**Ж-2**) – зрелая генеративная, а на низком (**Ж-3**) – виргинильная (рис. 1).

Как большинство длиннокорневищных растений, генеты *H. alpina* в репродуктивном периоде формируют сложную особь, а в дальнейшем, вследствие ее полной или частичной дезинтеграции, распадаются на соответствующие число физически полностью или частично обособленных вегетативных особей. В итоге, возникает синкондивидуум либо клон. На этом этапе материнские генеты отмирают или продолжают жизненный цикл в составе группы вегетативных потомков вплоть до своей естественной смерти в сенильном состоянии.

Надо сказать, что в зависимости от жизненности генет, их дезинтеграция начинается в разных онтогенетических состояниях. К примеру, на низком уровне жизненности, это происходит уже среди молодых генеративных особей (g_1); на среднем уровне – зрелых генеративных (g_2), а высоком – старых генеративных (g_3). То есть, степень дезинтеграции (полная или неполная) и продолжительность существования генет, как морфологически целостных об-

разований (множественных особей), тоже регламентируется их жизненностью. Это служит еще одним свидетельством, что любые воздействия, способные хоть как-то изменить виталитетный состав популяций *H. alpina*, неминуемо скажутся на их жизнеспособности и процессах замещения поколений.

На способность травянистых многолетников многие годы обходиться без семенного размножения указывали многие исследователи. Но, как выяснилось, в конечном итоге, этот путь ведет к старческой деградации и утрате жизнеспособности популяций (Уранов и др., 1970; Жилияев, 2005 б). Причина заключается в том, что при вегетативном размножении жизненность потомства не изменяется, а строго соответствует жизненности его материнских особей (Гращенко, 1974; Жилияев, 2005 а). Более того, как показали наши исследования, раметы не дублируют программу индивидуального развития (онтогенез) материнских генет. И с каждой последующей итерацией (волной возобновления) раметы первого, второго и.д. порядков, проходят свой онтогенез во все более сокращенной (упрощенной) версии. К обсуждению этих аспектов популяционной жизни *H. alpina* мы вернемся чуть позже. Но они представляются веским подтверждением реальной значимости семенного возобновления у травянистых многолетников.

Надо сказать, что в зависимости от жизненности материнских особей их вегетативное потомство могут пополнить лишь строго определенные онтогенетические группы (табл. 1). К примеру, даже в субсенильном состоянии, генеты высокой жизненности обнаруживают способность к сверхглубокому (до имматурного состояния) омоложению своего вегетативного потомства. В группе средней жизненности, глубокое омоложение вегетативного потомства свойственно лишь молодым генеративным генетам. А на низком уровне жизненности оно и вовсе отсутствует.

Из этого понятно, что по мере сужения возможностей для омоложения семенным путем, для сохранения жизнеспособности популяций все важнее становится наличие в их составе особей высокой жизненности. Надо сказать, что популяции *H. alpina* во всех ситуациях способны к семенному возобновлению. Но, вследствие высокой смертности среди подростка (**p, j, im**) этот процесс далеко не всегда осуществляется на регулярных принципах (Жилияев, 2015).

Различия, вызванные виталитетной принадлежностью особей, обнаруженные в ходе наших исследований, позволяют путем искусственных вариаций виталитетного состава популяций целенаправленно регулировать процессы их самовосстановления.

В заключение считаем необходимым акцентировать внимание еще на одном малоизученном аспекте. Уже упоминалось, что с началом вегетативного размножения генеты *H. alpina* продолжают свое развитие в форме множественных разделенных или неразделенных синкондивидуумов (синкондивидов, кондивидов), состоящих из генет и их вегетативных потомков (рамет). Притом, что каждое последующее вегетативное поколение (раметы первого, второго и

т.д. порядков) отличается от предыдущих эффективностью вегетативного размножения, характером и темпами индивидуального развития (онтогенезом) и иным признаками (табл. 2).

Таблица 1.

Пополнение возрастных групп в популяциях *H. alpina* при вегетативном размножении генет разной жизненности

Онтогенетическое состояние генет	Характер процесса	Возможные онтогенетические состояния вегетативного потомства					
		Ж-1		Ж-2		Ж-3	
		состояние	число возможных вариантов	состояние	число возможных вариантов	состояние	число возможных вариантов
v	регулярный	v; g₁; g₂	4	v; g₁	2	v; g₁	3
	нерегулярный	im		-		g₃	
g₁	регулярный	v; g₁; g₂	4	g₂	4	v; g₂; ss	3
	нерегулярный	im		v; g₁; g₃		-	
g₂	регулярный	v; g₁; g₂; g₃	5	g₂	4	g₃	4
	нерегулярный	im		im; g₁; g₃		v; g₂; ss	
g₃	регулярный	g₂; g₃	4	-	2	ss	2
	нерегулярный	im; ss		g₂; ss		g₂	
ss	регулярный	s	2	-	1	s	2
	нерегулярный	im		s		g₃	

Можно видеть, что если, к примеру, прямое потомство виргинильных генет высокой жизненности (раматы первого порядка) регулярно пополняют три онтогенетические группы: **v, g₁, g₂**, то вегетативное потомство рамы (раматы второго порядка), лишь две: **v, g₁**. Аналогичная картина и по остальным виталитетным группам.

Таким образом, специфическая для каждой популяции матрица синонтогенеза представляется непосредственным следствием их виталитетной структуры.

Изложенные факты принципиально меняют традиционные представления о способности структурных модулей травянистых растений к обособленному существованию, как главной предпосылки эффектов поливариантности синонтогенеза. И базовым основанием для этого является не выбор из множества возможных вариантов, а динамические изменения виталитетного состава, сооб-

разные с действующими экологическими факторами. Именно через соотношения между группами жизненности формируется базовая схема синонтогенеза и баланс замещения поколений в природных популяциях *H. alpina*.

Таблица 2.

Матрица синонтогенеза *H. alpina* в популяциях Черногоры (репродуктивный период)

Онтогенетическое состояние		Уровни жизненности		Синонтогенез кондивида											
				Раметы первого порядка (прямое вегетативное потомство генет)						Раметы второго порядка (вегетативное потомство рамет первого порядка)					
				im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss
Онтогенез генет	v	Ж-1	±	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	
		Ж-2	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	±	-	-
		Ж-3	-	+	+	-	-	±	±	-	±	±	+	±	±
	g ₁	Ж-1	±	+	+	+	-	-	-	±	±	+	+	±	-
		Ж-2	±	±	±	+	±	-	-	-	±	±	+	+	-
		Ж-3	-	+	-	+	-	±	±	-	±	±	+	+	±
	g ₂	Ж-1	±	+	+	+	+	-	-	±	-	±	+	+	-
		Ж-2	±	±	±	+	+	-	-	-	±	-	±	+	±
		Ж-3	-	±	±	±	+	±	±	-	-	-	+	+	±
g ₃	Ж-1	±	±	-	+	+	-	-	-	±	±	±	+	±	
	Ж-2	-	-	-	±	-	+	-	-	-	-	±	-	+	
	Ж-3	-	-	-	±	-	+	-	-	-	±	-	-	+	
ss	Ж-1	±	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Ж-2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Ж-3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Сенильное отмирание															

*DR – дорепродуктивный период онтогенеза генет. Включает группу подростка (p+j+im); - – вегетативное пополнение возрастной группы отсутствует; ± – нерегулярное вегетативное пополнение возрастной группы; + – регулярное вегетативное пополнение возрастной группы.

Практическую реализацию этого механизма можно представить по аналогии с общеизвестными принципами цветodelения RGB. Подобно трем уровням жизненности, все бесконечное многообразие цветовых пространств можно отобразить через соотношения трех базовых цветов: красного (R), зеленого (G) и голубого (B). Эта аналогия кажется настолько близкой, что обозначая

уровни жизненности соответствующим базовым цветом, например: (R=Ж-1), (G=Ж-2), (B=Ж-3), принцип цветоделения RGB можно положить в основу визуального контроля над изменениями состояния популяций по отклонениям от их цветовых эталонов. Исходя из тематики и регламента статьи, мы не станем развивать этот вопрос, а лишь указываем на такую возможность практического применения принципа RGB для экспертной оценки состояния популяций травянистых многолетников.

Напомним, что, начиная с 1974 г., на территории исследований произошло несколько смен доминантов. Вначале это была популяция *N. stricta*, которую к 1980-1981 сменила *Festuca rubra*, вслед за ней *Deschampsia cespitosa* (1988-1997 гг.), а затем и *V. myrtillus* (Жиляев, 2018). Но эти изменения практически никак не сказались на базовых вариантах синонтогенеза *H. alpina* по группам жизненности (рис. 1). Они свелись к количественным изменениям в интенсивности процессов их возобновления или старения.

Но если на каждом уровне жизненности синонтогенез осуществлялся по консервативной схеме, а раметы пополняют лишь определенные онтогенетические группы, это должно представлять угрозу для жизнеспособности популяций *H. alpina*. Но реально, случаев их деградации до нежизнеспособного состояния пока не наблюдалось. И в этом нет противоречия, если вспомнить, что особи разной жизненности не совпадают между собой по экологическим оптимумам и характеризуются специфической толерантностью к действующим факторам (Жиляев, 2005а).

Поэтому, ситуации критические для одних групп жизненности, не обязательно в той же мере скажутся и на остальных. То есть, изменения экологических условий вызывают непропорциональную трансформацию виталитетного состава популяций. Соответственно, в конкретных эколого-ценотических ситуациях меняется участие и значимость тех или иных виталитетных групп в популяционных процессах (Zhilyaev, 2015).

При неизменности базовых схем синонтогенеза по уровням жизненности, авторегуляция популяций *H. alpina* становится возможной вследствие обратимости переходов взрослых особей в пассивное состояние (длительного покоя, временно нецветущее, квазисенильное) или, наоборот, их активизацией. Поскольку, как было сказано выше, естественная смертность среди таких особей невелика, фактор их элиминации не имеет существенного значения. Таким образом, формируется популяционный резерв, позволяющий уводить часть жизнеспособных особей от неблагоприятных воздействий (табл. 3). В соответствующих ситуациях они вновь активизируются и начинают участвовать в процессах возобновления популяции.

Это базовый принцип адаптивной коррекции состава популяций *H. alpina*, в которых всегда есть почвенные банки семян и жизнеспособных почек возобновления. Подобно им, особи, пребывающие в состоянии глубокого покоя, представляются буфером, способным оптимизировать уровень замещающего

потока поколінь і реколонізацію природних популяцій трав'янистих многолітників рослин в критическіє моменти їх життя (Obomy, Bartha, 1995).

Таблиця 3.

Содержание пассивных особей в популяции *H. alpina* при сменах доминантов на субальпийском лугу Черногоры

Доминирующий вид	Репродуктивно пассивные особи в популяции <i>H. alpina</i> , %											
	Ж-1				Ж-2				Ж-3			
	v ₀	g ₁ v	g ₂ v	g ₃ v	v ₀	g ₁ v	g ₂ v	g ₃ v	v ₀	g ₁	g ₂ v	g ₃ v
<i>Nardus stricta</i>	15	22	13	16	11	10	8	12	18	12	16	17
<i>Festuca rubra</i>	4	2	1	5	8	8	4	5	24	13	11	33
<i>Deschampsia cespitosa</i>	32	29	21	24	10	8	6	16	16	13	12	19
<i>Vaccinium myrtillus</i>	92	97	54	59	55	52	71	60	26	25	39	41

В меньшей мере это касается группы квазисенильных особей. На это явление, как способность сенильных растений омолаживаться и даже давать генеративные побеги, впервые обратил внимание Т.А. Работнов (Работнов, 1975). Однако наши исследования не подтверждают распространенного мнения исключительной позитивной значимости квазисенильных особей и необходимости их участия для поддержания фитоценотической толерантности популяций (Смирнова, Чистякова, Истомина, 1984).

Хотя мы не отрицаем, что квазисенильные особи постоянно присутствуют в модельной популяции *H. alpina*, их реальная активность ограничивается одним-двумя вегетационными сезонами. После этого, они отмирают. К тому же выяснилось, что в отличие от временно нецветущих и покоящихся, квазисенильные особи *H. alpina* не дают полноценного вегетативного потомства или семян. И поскольку они не принимают фактического участия в формировании потоков поколений, то представляются незначительным, остаточным элементом популяционной структуры.

По нашему мнению, квазисенильность у травянистых многолетников, это лишь форма естественного завершения их индивидуальных жизненных циклов. Поэтому, значительное увеличение численности квазисенильных особей, которое сейчас наблюдается в модельной популяции *H. alpina*, скорее сигнализирует о ее деградации, а не об аккумуляции восстановительного резерва.

Подводя итог вышеизложенному, подчеркиваем, что результаты наших исследований не противоречат традиционным взглядам на поливариантность синонтогенеза как имманентное свойство и базовый механизм авторегуляции природных популяций травянистых растений. Притом, что по группам жизненности синонтогенез осуществляется по неизменной базовой схеме, вне

зависимости от текущих эколого-ценотических условий. Но, поскольку чувствительность таких особей к экологическим факторам неодинаковая (Жиляев, 2005 а), любые изменения условий неизбежно влекут за собой трансформации виталитетной структуры. В итоге, на уровне популяций возникают статистические эффекты, которые ошибочно интерпретируют как изменение базовых вариантов их развития. По результатам наших исследований, на самом деле это не более чем зависимая переменная (функция) виталитетной организации конкретных популяций.

Среди взрослых особей все вариации виталитетного состава регулируются не их смертностью, а их переходом в состояние глубокого и неглубокого временного покоя или, наоборот, выходом из него. Это принцип адекватных изменений соотношений между вегетирующими и покоящимися особями, никак не затрагивает их суммарной численности. Но обратимость этих процессов создает практически безграничные возможности для интегральных эффектов к изменениям схем синонтогенеза на популяционном уровне.

Общий процесс популяционной авторегуляции представляется нам в такой последовательности: изменение эколого-ценотических условий → адекватное изменение баланса между репродуктивно активными (вегетирующими) и пассивными (покоящимися) особями по группам жизненности → трансформация виталитетного состава популяции → изменение схемы синонтогенеза на уровне популяции.

Фактически, это универсальный пусковой механизм адаптивного поведения популяций в ответ на изменения среды их обитания. Несомненно, есть и иные (аллопатические, конкурентные и пр.) факторы, регламентирующие синонтогенез в популяциях *H. alpina*. Но виталитетная структура представляется нам их базовой предпосылкой.

Дальнейшие исследования в этом направлении представляют не только академический интерес, а могут открыть новые возможности для понимания общебиологических закономерностей популяционного уровня, совершенствования представлений о функциональной организации экосистем как совокупностей популяций и создания логически непротиворечивой концепции для адекватного математического и компьютерного моделирования популяционных процессов.

Выводы

Проведенные исследования дают аргументы для новой интерпретации явления поливариантности синонтогенеза как главного механизма сохранения жизнеспособности природных популяций травянистых многолетников.

Активное освоение и хозяйственное использование растительных ресурсов требует целенаправленных исследований явления поливариантности развития и ее роли в авторегуляции природных популяций.

Подобно почвенным банкам семян, особи в состоянии глубокого покоя

представляються необхідним резервом для формування і стабілізації замещающего потока поколений в природних популяціях рослин. Такі особини, зберігаючи початки відродження, перешкоджають деградації популяцій і їх переходу в критичне стан, створюють додаткові можливості для відновлення їх життєспроможності і природної реколонізації.

Зростання швидкості накоплення і кількості квазісенільних особин є функціональним ознакою погіршення стану популяцій.

В силу специфічності і консерватизму синонтогенезу в групах життєвості, будь-які зміни віталітетного складу неминуче супроводжується змінами базових варіантів розвитку на популяційному рівні. Тому віталітетний аналіз є обов'язковою частиною в будь-яких дослідженнях популяційної життя трав'янистих багаторічників.

- БЕРКО Й.М. До питання вивчення і періодизації великого життєвого циклу вегетативно рухливих рослин // Укр. ботан. журн. – 1976. – 33, № 6. – С. 604-610.
- ГРАЩЕНКОВА В.С. Чисельність і віковий склад популяцій осоки весняної і осоки ранньої // Віковий склад популяцій цвіткових рослин. – М.: МГПІ, 1974. – С. 26-37.
- ГРИГОРЬЄВА Н.М. Методика вивчення просторової структури ценопопуляцій // Вивчення структури і взаємозв'язку ценопопуляцій. – М.: МГПІ, 1986. – С. 48-58.
- ЖИЛЯЄВ Г.Г. Поліваріантність онтогенезу як механізм регуляції складу популяцій трав'янистих багаторічників в рослинних угрупованнях Чорногори // Укр. ботан. журн. – 1986. – 3, № 5. – С. 32-37.
- ЖИЛЯЄВ Г.Г. Життєспроможність популяцій рослин. – Львів: ЛПМ НАНУ, 2005 а. – 304 с.
- ЖИЛЯЄВ Г.Г. Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'янистих багаторічників // Укр. ботан. журн. – 2005 б. – 62, № 5. – С. 687-698.
- ЖИЛЯЄВ Г.Г. Роль віталітетної диференціації в насінневому поновленні популяції *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) на субальпійському лузі Чорногори (Карпати) // Чорн. ботан. журн. – 2015. – Т. 11, № 2. – С. 165-177. DOI: 10.14255 / 2308-9628 / 15.112 / 4.
- ЖИЛЯЄВ Г.Г. Довготривалі зміни модельної популяції *Homogyne alpina* (L.) Cass. // Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження. – Львів: ННВК "АТБ", 2018. – С. 54-89.
- ЖИЛЯЄВ Г.Г., ЦАРИК Й.В. Концепція життєздатності популяцій. Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. – Львів: "Меркатор", 2009. – С. 7-17.
- ЖУКОВА Л.А. Онтогенези і цикли виробництва рослин // Журн. общ. биол. – 1983. – 44, № 3. – С. 361-374.
- ЖУКОВА Л.А. Популяційна життя лугових рослин. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 223 с.
- ЖУКОВА Л.А. Многочисленність шляхів онтогенезу в популяціях рослин // Екологія. – 2001. – № 3. – С. 169-176.
- ЖУКОВА Л.А. Поліваріантність розвитку організмів в різних царствах біосфери // Сучасні підходи до опису структури рослин. – Киров: Лобань, 2008. – С. 240-260.

- Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. – 1990, № 4. – С. 450-461.
- Злобин Ю.А. Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биол. – 1981. – 42, № 4. – С. 492-505.
- Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. – 1989. – 74, № 6. – С. 769-784.
- Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. – М.: Наука, 1976. – 284 с.
- Левин Г.Г. Проблема индивидуальности у растений // Бот. журн. – 1961. – 46, № 3. – С. 432-447.
- Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. – Казань, 1967. – 181 с.
- Малиновский К.А., Работнов Т.А. Изучение луговых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – С. 318-331.
- Нухимовский Е.Л. О соотношении понятия “партикуляция” и “вегетативное размножение” // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1973. – 78, Вып. 5. – С. 107-120.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Теория организации биоморф. – М.: Изд-во “Недра”, 1997. – Т. 1. – 632 с.
- Работнов Т.А. Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений // Научн.-метод. зап. Гл. упр. по запов. РСФСР. – 1949. – 12. – С. 41-48.
- Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – М.: Наука, 1950а. – 1. – С. 465-483.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. – М., Л.: АН СССР, 1950б. – 3, № 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.
- Работнов Т.А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения “стратегии жизни” видов растений // Бюл. МОИП, Отд. биол. – 1975. – 80, № 2. – С. 5-17.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол. – 1984. – 45, № 2. – С. 216-225.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 216 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., Григорьева Н.М., Егорова В.Н., Ермакова И.М., Матвеев А.Р. Изменчивость и динамика возрастных спектров некоторых луговых растений // Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. – Тр. МОИП, М.: Наука. – 1970. – 38. – С. 194-214.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП, Отд. биол. – 1969. – 74, № 1. – С. 119-134.
- FALIŃSKA K. Przewodnik do badań biologii populacji roślin. – Warszawa: PWN, 2002. – 588 s.
- HARPER J.L. Population Biology of Plants. – Blackburn Press, 2010. – 892 p.
- OBORNY V., BARTHA S. Clonality in plant communities – an overview // Abstr. Bot. – 1995. – Vol. 19. – P. 115-127.

ZHILYAEV G.G. 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. – 2015. – 8, №. 6. – P. 715-721. (DOI: 10.1134/S199542551506016).

НОВІ АСПЕКТИ ВИВЧЕННЯ ПОЛІВАРІАНТНОСТІ СИНОНТОГЕНЕЗУ В ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЯХ ТРАВ'ЯНИХ БАГАТОРІЧНИКІВ (НА ПРИКЛАДІ *HOMOGYNE ALPINA* (L.) CASS.)

Г.Г. Жилиєв

Узагальнено результати багаторічних стаціонарних досліджень передумов поліваріантності синонтогенезу в популяціях *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*). Вони підтверджують погляди на поліваріантність розвитку як іманентну властивість трав'яних багаторічників, притаманну як простим особинам (онтогенез), так і синорганізмам (синонтогенез). Результати досліджень свідчать, що в кожній групі життєвості синонтогенез здійснюється за специфічною для них схемою. Відтак, варіанти синонтогенезу на рівні популяцій, є функцією адаптивних змін їх віталітетного складу. На цій підставі, пропонується нова інтерпретація природи поліваріантності, як статистичного результату поєднання варіантів синонтогенезу за групами життєвості. Тобто вона є похідною від віталітетної структури популяцій. Наочною аналогією, цьому є кодування кольорів на засадах RGB. Автор пропонує використовувати його для створення кольірних еталонів і експертної оцінки стану конкретних популяцій трав'яних багаторічників, практиці їх реконструкції та організації моніторингу. Окремо розглядається функціональна роль особин, які знаходяться в стані глибокого спокою. Зроблено висновок, що нарівні з ґрунтовими банками насіння і бруньками відновлення, вони є надзвичайно важливим резервом ефективного відновлення популяцій, а також механізмом оперативної автокорекції їх структури на зміни екологічного середовища. Показано, що масовий перехід особин до стану глибокого спокою є типовою реакцією популяції *H. alpina* в несприятливих умовах.

Ключові слова: природна популяція, онтогенез, синонтогенез, рамет, генет, життєвість

NEW ASPECTS OF STUDYING THE POLYVARIANCE OF SYNOTOGENESIS IN NATURAL POPULATIONS OF HERBACEOUS PERENNIALS (BY THE EXAMPLE OF *HOMOGYNE ALPINA* (L.) CASS.)

G.G. ZHILYAEV

The article presents the results of long-term stationary studies of the polyvariance of synotogenesis, as a mechanism of life support and autoregulation of populations of herbaceous perennials. They were analyzed from the standpoint of the population-ontogenetic approach in the aspect of changes in the vitality organization of the model population of the alpine subgenus *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) of the meadow communities of Chernogory (Carpathians) arising during demutation.

The manifestations of the polyvariance of synotogenesis are discussed as a basic prerequisite for the autoregulation of populations in various environmental conditions. It is shown that it takes place both in the level of simple individuals (ontogeny of the individual) and at the level of synorganisms (synantogenesis of a complex, complex individual). This confirms the views on the polyvariance of development as an immanent property of herbaceous perennials.

The article discusses the grounds on which a variant adequate to current environmental conditions is always maintained in populations. The author argues that this cannot happen by searching through the whole set of possible options. Denying such a position, another explanation is proposed. It was found that the algorithms of the basic schemes of synotogenesis in populations are based on vital heterogeneity. According to the results of the research, the fact is established that in each group of vitality synotogenesis passes through a separate pattern inherent only to them, unchanged throughout the investigated

range. On this basis, a new interpretation of the nature of polyvariance as a consequence of adaptive changes in the vitality composition of populations is proposed.

Thus, the picture of synotogenesis at the population level appears to be a statistical result of combinations of particular variants by groups of vitality. In this interpretation, the change in the general scheme of synotogenesis of populations is only an inevitable consequence of adequate changes in their vital structure. As a visual analogy, the well-known principle of color separation of RGB is given. Just as the diversity of color spaces is determined by the ratio of red (R), green (G) and blue (B) colors, any variants of synotogenesis at the population level can be represented by the ratios of high, medium and low life groups. This allows creating color markers that can be used to assess the current state of specific populations of herbaceous perennials, the practice of rational use, the reconstruction of populations and the organization of monitoring of natural populations.

The results of observations of the dynamics and values of resting individuals and the prerequisites for their activation are given. It is concluded that the mass transfer of individuals to a resting state makes possible an operative change in the vitality composition of populations, and, consequently, their synotogenesis. It was found that at the stage of reproductive maturity, the vitality composition is regulated not by mortality, but exclusively by the dynamics of such individuals. Like the soil bank of seeds and buds of renewal, the presence of resting individuals creates the necessary prerequisites for the polyvariance of the synotogenesis of populations in herbaceous perennials.

Key words: natural population, ontogeny, synotogenesis, ramet, genet, vitality

Надійшла 04.06.2018

Прийнята до друку 19.09.2018

Жиляев Г.Г. Институт екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, 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