

УДК 581. 524.12

Г.Г. Жилияєв

ЕФЕКТ ГРУПИ В НАСІННЄВОМУ САМОВІДНОВЛЕННІ ПОПУЛЯЦІЙ *SOLDANELLA HUNGARICA SIMONK.*

Жилияев Г.Г. Эффект группы в семенном самовозобновлении популяций Soldanella hungarica Simonk. // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 39-44.

Изучены элементы семенного возобновления карпатских популяций *Soldanella hungarica Simonk.* Установлено, что эффект группы, возникающий в субпопуляционных локусах, увеличивает уровень семенного возобновления в популяциях. Приведены сведения, демонстрирующие специфическую роль особей разной жизнестойкости в семенном возобновлении популяций.

Zhyliayev G.G. Effect of group in processes of seed self-renewal of populations of Soldanella hungarica Simonk. // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 39-44.

Elements of seed renewal *Soldanella hungarica Simonk.* are studied in populations of Carpathians. It is established, that the effect of group arising in subpopulations loci, increase stability of seed renewal in populations. Data showing a specific role of individuals of different vitality in seed renewal of populations are resulted.

Функції насіння як компоненту популяційної структури, елементарних одиниць розмноження, розселення, засобу популяційної консервації й підтримання різноманіття генетичних рекомбінацій в несприятливих ситуаціях, обумовлюють імперативну роль насіннєвого розмноження в збереженні життєздатності популяцій [21, 23]. Однак нестабільність відповідних індивідуальних показників, їхня залежність від активності консортів, життєвого й вікового стану особин, чутливість до погодних коливань, можуть спотворювати висновки щодо реального стану і перспектив популяцій рослин [13, 16]. Об'єктивна оцінка популяційних процесів неможлива без врахування групових ефектів, що виникають внаслідок інтеграції особин в різні субпопуляційні локуси.

Саме специфічні властивості й реакції, які з'являються в життєдіяльності особин в їхніх скупченнях були обґрунтовані як ефект групи [18]. За нашим переконанням, вивчення такого ефекту на субпопуляційному і популяційному рівнях повинно бути обов'язковою складовою традиційного популяційного аналізу рослин. В цій статті розглянуті закономірності насіннєвого поновлення *Soldanella hungarica Simonk.* в субпопуляційних скупченнях й ефект групи, як механізм збереження циклічності процесів самовідновлення популяцій трав'яних багаторічників.

Об'єкти і методи досліджень

Дослідження, об'єктом яких були популяції *Soldanella hungarica Simonk.*, виконували на біологічному стаціонарі Інституту екології Карпат НАН України. Елементи насіннєвої продуктивності й урожаю насіння вивчали за загальноприйнятими методиками [1, 11, 14]. Потенційна (кількість насіннєвих зачатків), умовно-фактична (кількість насіння, що зав'язалося після цвітіння, або їх співвідношення з показником плодючості) й реальна (кількість дозрілого насіння на час обнасіння) насіннєва продуктивність визначена з урахуванням як власне рівнів

життєвості насіння, так і життєвого та вікового стану генеративних особин: молодих (g_1), зрілих (g_2) і старих (g_3). Облік ознак демографічної, віталітетної і просторової структури та оцінку ефективності оновлення популяцій проведено за стандартними методиками [2, 3, 4, 8, 9, 15, 17, 19, 22].

Життєвість ми приймали як незмінну, дискретну ознаку будь-якого індивідууму, якою зумовлені його потенції до розвитку, а життєвий стан, як фактичну реалізацію потенціалу життєвості в конкретних умовах [3]. Рівня життєвості від насінин до сеньільних особин маркували символами: "Ж-1" (високий), "Ж-2" (середній), "Ж-3" (низький).

Результати досліджень

Незважаючи на принципові відмінності в структурі різних популяцій *S. hungarica*, за показниками плодючості ця різниця відсутня. Натомість, реальна насіннева продуктивність безпосередньо пов'язана із зовнішніми умовами і змінюється в широкому діапазоні. Відомо [5], що особини різної життєвості відрізняються між собою не тільки за показниками насінневої продуктивності, але й діапазонами їх змін. Це обумовлює особливу роль, віталітетної структури в ефективному насінневому поновленні, а, відтак, і в збереженні життєздатності популяцій.

Важливо, що насіння різної життєвості завжди має суттєві розбіжності за показниками інтенсивності і динаміки проростання, виживання сходів і варіантності життєвих циклів. Це, а також здатність генеративних особин, незалежно від власної життєвості й життєвого стану, формувати повний набір насіння усіх рівнів життєвості, створює пластичний і надзвичайно ефективний механізм збереження та регенерації віталітетного складу популяцій [3]. Оскільки оновлення й поповнення популяцій особинами різної життєвості відбувається виключно шляхом насінневого розмноження, то співвідношення між реальною й потенційною насінневою продуктивністю можна інтерпретувати як потенціал стресового реагування рослинних популяцій. Віталітетна диференціація насіння зберігається в усіх елементах насінневої продуктивності, але їхні конкретні співвідношення залежать від життєвості, вікового й життєвого стану материнських особин.

Натомість плодючість особин різної життєвості є практично сталим показником, який мало залежить від еколого-ценотичних факторів. В усіх досліджених нами популяціях *S. hungarica* плодючість особин за рівнями життєвості становить на пагін: 67-78 шт. (Ж-3); 119-130 шт. (Ж-2); 170-200 шт. (Ж-1). Відповідно, диференціація насіння та особин за рівнями життєвості, їх специфічні співвідношення (віталітетна структура) безпосередньо впливають на урожай насіння, його якість, ефективність поновлення, дистанції розселення, життєві цикли, а відтак є надзвичайно важливою передумовою циклічності розвитку популяцій *S. hungarica*, їхнього самовідновлення, навіть після глибокої деградації структури [6].

Відомо, що в будь-яких видів насіння відрізняється за ритмами проростання та схожістю. Частина з них проростає вже через декілька діб, інші, тривалий час залишаються в стані спокою. Завдяки ефекту групи, в популяціях *S. hungarica* формуються ґрунтові банки насіння, якими створюється буферний резерв насіння, згладжується нерівномірність інспермацій і забезпечується регулярність омолодження рослинних популяцій [10, 24]. Наші дослідження показали, що насіння

високої життєвості завжди проростає скоріше і швидше втрачає здатність до проростання, ніж насіння середньої і низької життєвості [5, 6].

Аналіз функціонування й механізмів формування ґрунтових банків насіння різної життєвості в популяціях трав'яних рослин потребує проведення спеціальних досліджень і окремого обговорення. Але, слід визнати, що наявність довготривалих ґрунтових банків насіння і їхній віталітетний склад, є важливим елементом загальної стратегії і збереження життєздатності популяцій, який призводить до суттєвого пом'якшення дії несприятливих факторів [7, 10, 21].

Відомо, що в більшості трав'яних рослин, індивідуальна дисперсія насіння здійснюється за принципом топоспорії. Тобто, насіння розподіляється і акумулюється в безпосередній близькості від материнських особин [12]. Тактика топоспорії в субпопуляційних групах сприяє локальному омолодженню і ротації поколінь в загальному популяційному полі [9, 25].

На відміну від насіннєвої продуктивності, урожай насіння є результатом дії двох різноспрямованих векторів, які по чергово домінують в популяціях. Перший – ефект групи, що підвищує (у деяких популяціях *S. hungarica*, більш як в 10 разів) шанси сходів вижити, а другий – груповий ефект локальної щільності особин, яким, внаслідок конкуренції за ресурси і погіршення життєвого стану особин, ці шанси обмежуються (рисунок).

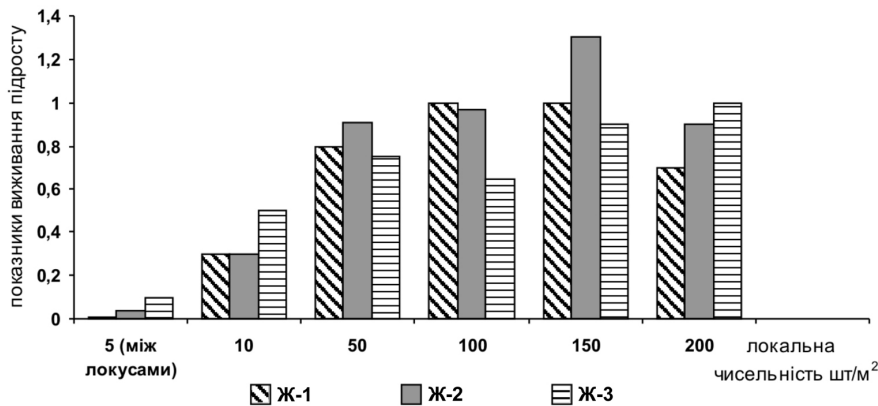


Рис. Вживання (до іматурного стану) підросту різної життєвості в субпопуляційних локусах *Soldanella hungarica* в угрупованні *Piceetum myrtillosum* (1340 м).

Незважаючи на те, що урожай насіння в дефінітивних популяціях *S. hungarica* значно перевищує формально необхідний рівень, фактичне насіннєве омолодження в них, здебільшого, низьке й епізодичне. Саме відмінності в елементах насіннєвої продуктивності, притаманні особинам різної життєвості, їх унікальні співвідношення в локусах сприяють насіннєвому відновленню популяцій *S. hungarica* [7]. Ще раз звертаємо увагу на той факт, що будь-які генеративні особини одночасно продукують насіння усіх трьох рівнів життєвості. Цей, один з головних популяційних механізмів, знижує залежність популяцій від зовнішніх інвазій насіння і навіть, в разі значних порушень, робить можливим самовідновлення їх віталітетної структури.

Але після обнасення (як у локусах, так і популяціях) елімінація сходів, ювенільних і іматурних особин залишається диференційованою їхньою життєвістю. Таким чином, вже на рівні підросту починає формуватися специфічна віталітетна структура, яка відповідає конкретними еколого-ценотичним умовам.

Таблиця

Віковий склад субпопуляційних локусів *Soldanella hungarica* у гірськососновому криволіссі (1550 м)

№ локусу	Життєвість особин	Віковий склад субпопуляційних локусів, %								
		p*	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
1	Ж-1	+	16	7	12	19	32	10	3	1
	Ж-2	+	7	2	0	0	64	19	8	0
	Ж-3	+	10	16	23	0	0	39	10	2
2	Ж-1	+	14	8	40	0	0	16	10	12
	Ж-2	-	0	41	25	23	7	0	0	0
	Ж-3	-	0	0	49	32	11	4	4	0
3	Ж-1	+	0	0	24	31	39	5	1	0
	Ж-2	+	8	7	12	21	45	0	4	3
	Ж-3	+	2	1	0	0	71	16	3	7
4	Ж-1	+	10	9	24	27	30	0	0	0
	Ж-2	-	0	12	14	0	45	10	10	9
	Ж-3	+	23	62	15	0	0	0	0	0
5	Ж-1	+	0	0	13	29	44	10	4	0
	Ж-2	-	0	27	4	17	35	0	0	17
	Ж-3	+	8	11	5	9	29	30	7	1
6	Ж-1	+	11	4	11	23	29	21	1	0
	Ж-2	-	0	0	0	8	8	77	6	1
	Ж-3	-	3	1	24	35	0	31	5	1
7	Ж-1	+	8	31	11	35	15	0	0	0
	Ж-2	+	15	29	43	4	9	0	0	0
	Ж-3	-	36	29	16	6	10	2	1	0
8	Ж-1	+	29	21	15	24	9	0	0	2
	Ж-2	+	6	42	34	9	5	2	1	1
	Ж-3	+	-	34	24	3	30	4	2	3
9	Ж-1	+	12	28	21	28	7	3	-	1
	Ж-2	+	20	44	25	1	8	0	2	0
	Ж-3	-	0	8	29	44	8	5	5	1
10	Ж-1	-	0	31	9	24	29	7	0	0
	Ж-2	-	14	11	23	8	16	22	2	4
	Ж-3	+	0	0	29	31	33	0	0	7

Примітка: * Сходи наводяться в показниках наявності (+) або відсутності (-) на момент обліку.

Зрозуміло, що урожай насіння в популяціях безпосередньо залежить від чисельності генеративних особин. Але, оскільки в різних популяціях віталітетна й вікова структура є специфічними, особини різної життєвості й вікового стану набувають неоднакові пріоритети. Наприклад, в *Piceetum vaccinosum (myrtilli)* (1340 м) генеративні особини (g₁, g₂, g₃) *S. hungarica* високої життєвості використовують близько 0,7, 0,2 і 0,8% свого репродуктивного потенціалу відповідно, а особини низької життєвості – на 1,6, 0,6 і 2,3%. Натомість це ще не свідчить про безумовну перевагу особин g₁ і g₃ низької життєвості у формуванні

урожаю насіння. Адаже за абсолютними показниками, як потенційна, так і реальна насіннева продуктивність в особин g_2 є істотно вищою, ніж в інших [3]. В наведеному прикладі чисельність зрілих генеративних особин високої життєвості становить лише 0,2 екз./м². Але вони продукують 69 насінин на м². Будь-яка інша група генеративних особин *S. hungarica* з угруповання *Piceetum vacciniosum (myrtilli)*, деякі з яких за своєю чисельністю набагато переважають генеративні особини високої життєвості, продукують у 5-7 разів менше насіння. З цього прикладу стає зрозумілим, що у разі зменшення чисельності зрілих генеративних особин високої життєвості, буде відбуватися непропорційно різке зниження урожаю насіння, а, відтак і рівня насінневого відновлення популяції *S. hungarica*.

Безумовно, що цей висновок не є універсальним, адже на верхній межі субальпійського поясу і в альпійському поясі більшу роль в насінневому поновленні відіграють саме особини низької життєвості. Тут їх внесок до урожаю насіння популяції *S. hungarica* досягає 70 і більше відсотків. Цей раз підтверджує дискретну природу екологічних оптимумів в особин різної життєвості. На загал, навіть за найсприятливіших умов не більше 0,005% урожаю насіння *S. hungarica* досягає вікового стану зрілих генеративних особин. Більшість пророслого насіння (70-100%) відмирає ще на стадії проростків.

Базуючись на показниках регресу чисельності сходів до їхнього дозрівання до дорослого генеративного стану, який у *S. hungarica* в *Piceetum vacciniosum (myrtilli)* становить близько 0,1%, розраховано, що факт щорічного заміщення однієї генеративної особини може реально відбутися на території з радіусом близько 1030 м [25]. Натомість в локальних скупченнях з високою локальною чисельністю особин цей показник становить лише 2,5 м. Цей приклад вказує, що в субпопуляційних локусах (кластерах) ефективність насінневого відновлення *S. hungarica* значно вища ніж в середньому у популяціях. Оскільки в межах популяції просторове розміщення, розміри і склад локусів не ідентичні (таблиця), то і функціонують вони асинхронно один до одного. Відтак, саме субпопуляційні локуси стають тими „вікнами відновлення”, де зберігається регулярне насіннєве відновлення і підтримуються реальні передумови для успішного оновлення поколінь в рослинних популяціях.

Висновки

Елементи насінневої продуктивності, проростання і розподіл насіння значною мірою визначаються груповим ефектом особин різної життєвості в складі субпопуляційних локусів.

Ефект групи є одним з вирішальних чинників у самовідновленні структури й збереженні життєздатності популяцій трав'яних багаторічників. Цей факт слід враховувати при виконанні робіт, по збереженню і відновленню рослинних популяцій в Карпатах.

Здатність генеративних особин одночасно формувати насіння усіх рівнів життєвості сприяє самовідновленню оптимальної віталітетної структури після порушень.

Специфічні властивості насіння різної життєвості визначають їх участь у формуванні ґрунтового насінневого банку, підтриманні регулярності омолодження і зміні поколінь в популяціях. Саме співвідношення такого насіння, а не його загальний урожай, першочергово впливають на збереження головних ознак життєздатності популяцій.

1. Вайнагий И.В. К методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826-831.
2. Григорьева Н.М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций. – Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: МГПИ, 1986. – С. 48-58.
3. Жилияев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов, 2005. – 304 с.
4. Жилияев Г.Г. Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників // Укр. бот. журн. – 2005. – 62, № 5. – С. 687-698.
5. Жилияев Г.Г. Зміни базових ознак життєздатності *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) у природних екотонах Карпат // Укр. бот. журн. – 2006. – 63, № 3. – С. 369-376.
6. Жилияев Г.Г. Самовідновлення популяцій *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в природних і похідних екотонах Карпат // Укр. бот. журн. – 2007. – 64, № 5. – С. – 651-660.
7. Жилияев Г.Г. Пространственная структура как фактор устойчивости семенного возобновления растений в экотонах // Сиб. экол. журн. – 2008. – № 4. – С. 589-594.
8. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. – Казань: КЗУ, 1989. – 146 с.
9. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. – 1989. – 74, № 6. – С. 769-784.
10. Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. – М.: Наука, 1976. – 284 с.
11. Малиновский К.А. Статистична оцінка плодовитості підбілика альпійського (*Homogone alpina* (L.) Cass.) в різних рослинних угрупованнях // Укр. бот. журн. – 1961. – 18, № 1. – С. 49-57.
12. Малиновский К.А., Царик И.В., Жилияев Г.Г. О границах природных популяций растений // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 1. – С. 5-12.
13. Марков М.В. Проявление пластичности и состав популяций пастушьей сумки в посевах разных полевых культур // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1976. – Т. 81, вып. 4. – С. 118-123.
14. Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. – М., Л.: АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 278-332.
15. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1969. – Т. 74, вып.1. – С. 141-149.
16. Работнов Т.А. Экология луговых трав. – М.: МГУ, 1985. – 176 с.
17. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений [основные понятия и структура]. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
18. Титов Ю.В. Эффект группы у растений. – Л.: Наука, 1978. – 151 с.
19. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1960. – Т. 67, вып. 3. – С. 77-92.
20. Cideciyan M.A., Malloch A.J. Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius* // J. Ecol. – 1982. – Т. 70, № 1. – P. 227-232.
21. Cook P.E. Growth and development in clonal plant populations // Population biology and evolution in clonal organisms. – New Haven: Yale Univ. Press, 1985. – P. 259-296.
22. Falińska K. Przewodnik do badań biologii i populacji roślin. – Warszawa: PWN, 2002. – 588 s.
23. Grime J.P., Crick J.E., Rincon J.E. The ecological significance of plasticity // Plast. Plan: Sympos. Duhram, 1986. – P. 5-29.
24. Montegut J. Ecologie de la germination des mauvaises herbes // Germination semences. – Paris, 1975. – P. 191-217.
25. Zhilyaev G.G. Spatial Structure as a Factor of Stability for Seed Revegetation in Ecotones // Contemp/ Provl. of Ecolog. – 2008. – Vol. 1, № 4. – P. 15-20.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: ggz.lviv@gmail.com