

УДК 581.526:581:524.444

Г.Г. Жилияєв

**ВПЛИВ ОСВІТЛЕНОСТІ НА ПРОСТОРОВЕ РОЗМІЩЕННЯ ТА СКЛАД
СУБПОПУЛЯЦІЙНИХ ЛОКУСІВ *SOLDANELLA HUNGARICA* SIMONK.
(PRIMULACEAE) В КАРПАТАХ**

*Жилияев Г.Г. Влияние освещенности на пространственное размещение и состав субпопуляционных локусов *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в Карпатах // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 85-94.*

В горнососновом криволесье Карпат, осуществлен многолетний мониторинг и исследованы закономерности субпопуляционной структуры *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae). Установлено, что пространственная локализация скоплений и виталитетная гетерогенность их состава является основой гомеостаза и предпосылкой сохранения жизнеспособности естественноисторических популяций травяных растений.

*Zhiljaev G.G. Influence of light exposure on spatial distribution and structure of subpopulation loci of *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) in the Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 85-94.*

In the Carpathians, using the method of long-term monitoring on Mountain pine dwarf woodland the patterns of subpopulation organization of *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) were studied. It was established, that spatial localization of aggregations results from heterogeneity in vitality of individuals and makes the basis for homeostasis and conservation of viability in natural-historical plant populations.

Одними із значущих функціональних елементів популяцій дослідники визнають субпопуляційні локуси (скупчення, кластери, камери) – дискретні групи відносно ізольованих особин, які існують в межах загального популяційного поля [7, 13, 17]. Нерівномірність розподілу екологічних факторів спричинює формування відповідної мозаїки в розміщенні субпопуляційних локусів, гетерогенність їхнього складу, специфічність динаміки, алгоритмів розвитку, меж критичної чисельності, просторових розмірів і геометричних контурів [4]. Власне, це ті ознаки, які декларуються як чинники стійкості і стабільності популяційних позицій в екосистемах [2, 6, 21]. Незважаючи на безумовну практичну перспективу і надзвичайний науковий інтерес до цих проблем, поки що існує мало фактів, які дозволяють уявити цілісну картину функціонування природних популяційних систем, а відомі теоретичні обґрунтування, не завжди можна співвіднести з емпіричними даними.

Об'єкти і методи досліджень

Дослідження виконували на території Карпатського біологічного стаціонару Інституту екології Карпат НАН України в гірськососновому криволіссі *Pinus mugo* Turra на східному схилі г. Пожижевська (1550 м). Відомо [12], що популяція *P. mugo* кардинально впливає на температурний режим, освітленість, вологість повітря і ґрунту в гірськососновому криволіссі. Саме тут, починаючи з 1974 року, нами

вивчався вплив освітленості на закономірності формування і функціонування субпопуляційних локусів *Soldanella hungarica* Simonk. Діапазон освітленості на різних ділянках пробної площі дуже великий і становить від 1-5 klx (під кронами *P. tugo*) до 60 klx (у "вікнах", без затінення). Це зумовлює світлову мозаїку, яка неоднаково сприймається особинами різної життєвості [4].

У дослідженнях були застосовані традиційні методи популяційного аналізу рослин [1, 10, 11, 14, 15, 18, 19, 25 та ін.]. На трансекті загальною площею 50 м² здійснювали щорічне картування та облік параметрів у локальних скупченнях особин (субпопуляційних локусах) *S. hungarica*.

В обґрунтуванні віталітетного типу локусів у стані особин враховували два аспекти: життєвість, як дискретну і незворотну ознаку потенціалу особин до виживання й розвитку, та життєвій стан, як континуум частково зворотної мінливості індивідуальних кількісних габітуальних і ритмологічних ознак [4, 5]. Розділяли особини високої – **Ж-1**, середньої – **Ж-2** і низької – **Ж-3** життєвості. Депресивні, рівноважні і процвітаючі віталітетні типи локусів визначали за індексом якості "Q" [9]. А їх формальні і демографічні ознаки – за показниками локальної щільності "M_C" (кількість особин на одиницю площини скупчень), довжини "L_C" (середній діаметр скупчень відповідного типу), дискретності (ізолюваності) "D_M", де $D_M = M_C - M_N / M_C$, а M_N – щільність особин в проміжках між скупченнями і віддаленості "D_L", де $D_L = L_N / L_N + L_C$, а L_N – дистанція між локальними скупченнями [1].

Результати досліджень

Явище віталітетної гетерогенності особин добре відоме. Останнім часом з'явилися факти, які засвідчують, що в постембріональному онтогенезі (життєвому циклі) життєвість особин залишається сталою, дискретною ознакою [4, 23]. Доведено, що особини різної життєвості чітко відрізняються не так за своїми розмірними і якісними ознаками, як за алгоритмами розвитку (онтогенезом), екологічними оптимумами, толерантністю до екологічних факторів тощо. Власне ці властивості обумовлюють ефективне використання екологічних лімітів і розвиток життєвого простору популяцій. Це велике коло питань, кожне з яких заслуговує на спеціальне вивчення і обговорення. В рамках окремих досліджень проблематично охопити навіть всю варіантність формування та динаміки ознак в субпопуляційних локусах. Увагу зосередили лише на трьох найтиповіших випадках:

- перший, спостерігається в місцях, де рівень освітленості не перевищує 1,5-5 klx. Ці ділянки знаходяться під впливом затінення двох і більше крон *P. tugo*;
- протилежна ситуація у "вікнах", де затінення відсутнє, а денна динаміка освітленості зберігається в діапазоні 21-60 klx;
- третій – за суттю, проміжний варіант з освітленістю 6-20 klx. Такі ділянки знаходяться в зонах проекції поодиноких крон *P. tugo*.

На дослідженій території переважають (70%) ділянки першого типу – з низькою освітленістю. Натомість "вікна" займають близько 10% території.

Результати, що були отримані, свідчать про беззаперечну обумовленість віталітетного складу локусів рівнем їх освітленості (рис. 1).

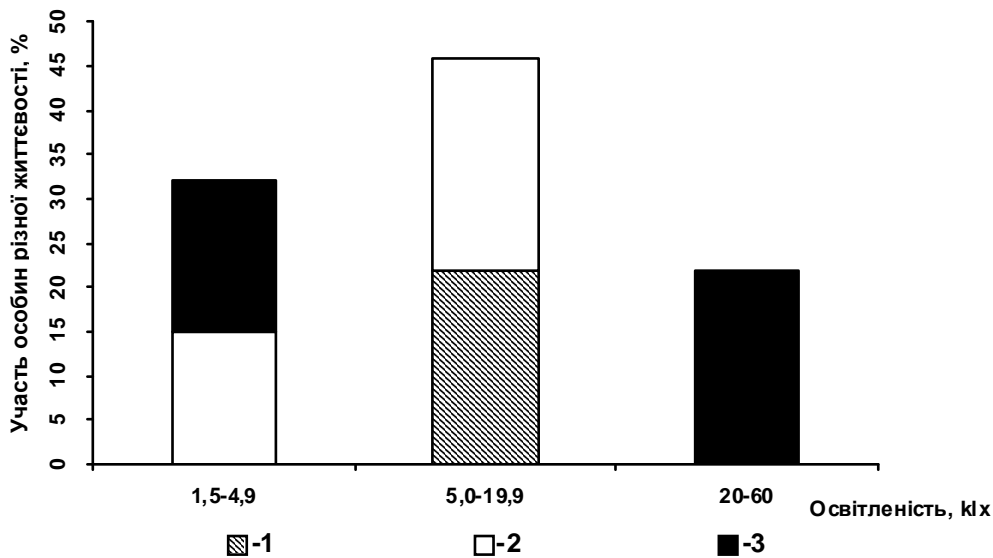


Рис. 1. Домінування віталітетних груп *Soldanella hungarica* в залежності від освітленості в субпопуляційних локусах: 1 – домінування групи високої життєвості; 2 – домінування групи середньої життєвості; 3 – домінування групи низької життєвості.

Важливо, що у більшості випадків йдеться саме про системні трансформації, а не про повну деградацію окремих віталітетних груп. Хоча спостерігалися і такі, крайні випадки віталітетної неповночленності, але всі вони становлять менше 2% від загальної чисельності локусів. Зазвичай, йдеться лише про чисельне переважання особин тої або іншої життєвості, що, власне, є критерієм диференціації локусів на процвітаючі, рівноважні і депресивні віталітетні типи [9].

За аналогією з базовими онтогенетичними спектрами [8], віталітетна структура кожного з цих типів узагальнена нами у вигляді базових віталітетних спектрів (рис. 2). Виявилось, що незважаючи на досить вузький діапазон індивідуальної мінливості (життєвого стану), притаманній особинам середньої життєвості, саме їх вміст у складі локусів залишається найбільш сталим (див. рис. 2). Це свідчить про більший діапазон толерантності, а відтак і універсальності особин середньої життєвості по відношенню до рівня освітленості, і пояснює їхню присутність у складі більшості досліджених популяцій *S. hungarica* в Карпатах [3, 4].

Відтак саме пул особин середньої життєвості відіграє роль консервативного центру стабільності, навколо якого флюктуують динамічніші (вразливі) групи високої і низької життєвості. Це доводить (рис. 2, 3), що адекватний популяційний аналіз повинен враховувати інтегральний ефект групи, а не базуватися на традиційній сумі елементарних реакцій індивідумів [20].

Отже, неоднакове відношення особин високої, середньої і низької життєвості до інтенсивності екологічних чинників (у цьому випадку освітленості) сприяє ефективному використанню просторових ресурсів, формуванню популяційного поля і стабільності популяції *S. hungarica* в гірськососновому криволіссі.

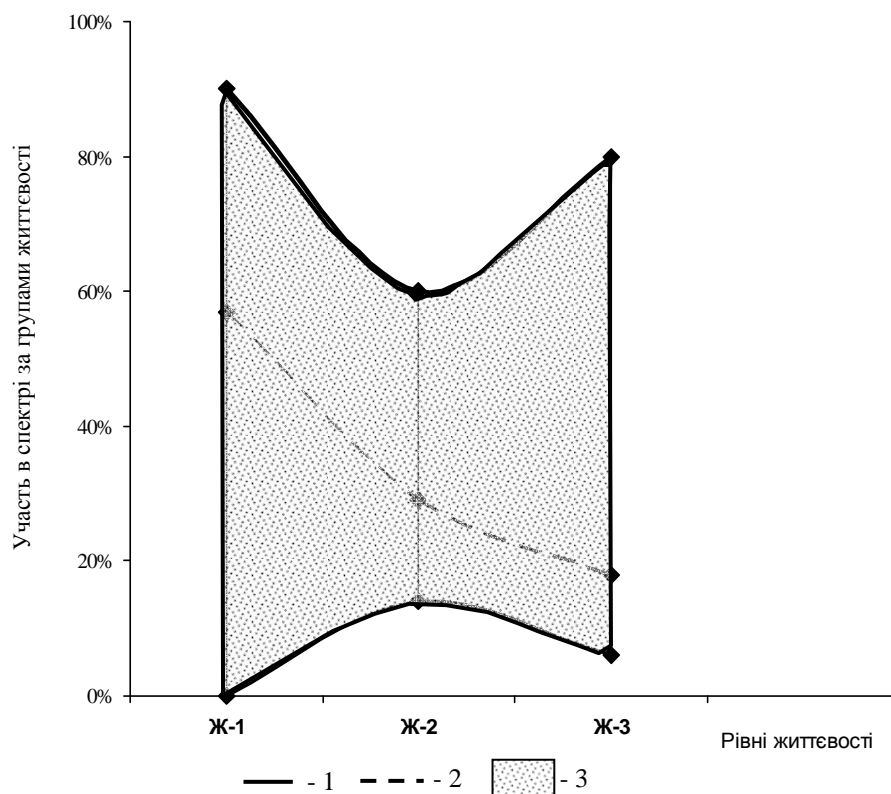


Рис. 2. Базовий віталітетний спектр субпопуляційних локусів і зона базового спектра *Soldanella hungarica* в гірськососновому криволіссі: 1 – межа зони базового спектра; 2 – базовий спектр; 3 – зона базового спектра.

Безумовно, субпопуляційні локуси є адаптивною реакцією популяції до усього комплексу екологічних чинників, але в гірськососновому криволіссі диференційна елімінація особин *S. hungarica* і мозаїка їх локальних скупчень імперативно регламентується саме через освітленість (табл.). Хоча мозаїчний (конгрегаційний) розподіл і просторова відокремленість субпопуляційних локусів притаманна багатьом популяціям *S. hungarica* [3, 4], але в гірськососновому криволіссі вони помітніше відрізняються за локальною щільністю, дискретністю, віддаленістю та іншими ознаками.

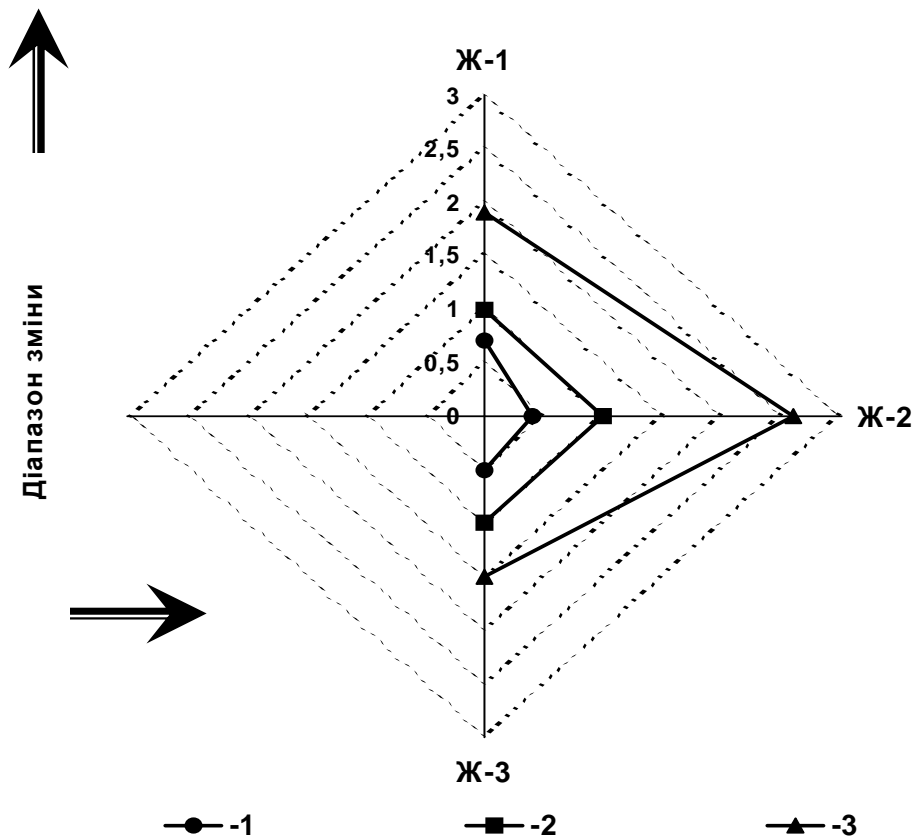


Рис. 3. Відносні діапазони розмірних змін життєвого стану зрілих генеративних особин *Soldanella hungarica* високої (Ж-1), середньої (Ж-2) і низької життєвості (Ж-3) в гірськососновому криволіссі: 1 – нижня межа у зміні розмірних показників; 2 – середній (нормальний) рівень показників; 3 – верхня межа у зміні розмірних показників.

Примітка: Діапазони розраховано від бази середнього кожного рівня життєвості окремо.

Внаслідок відмінностей між особинами різної життєвості за інтенсивністю вегетативного розмноження, глибиною омолодження рамет, темпами онтогенезу і тривалістю вікових станів [4], локальні скупчення, в яких переважають особини високої життєвості, відрізняються більшими розмірами ($L_C = 1,2$ м). При цьому, таким локусам притаманні менша віддаленість ($L_N = 5,8$ м) і локальна щільність особин ($M_C = 31$ екз/м²). В локусах, де домінують особини Ж-2 і Ж-3, аналогічні показники становлять 0,7 м, 7,4 м, 55 екз/м² і 0,3 м, 8,1 м, 109 екз/м² відповідно. Відтак локуси, в яких переважають особини високої життєвості, є менш дискретними ($D_M = 0,93$), але, натомість, більш інтегрованими в популяційне поле ($D_L = 0,82$), ніж скупчення, де переважають особини середньої ($D_M = 0,96$; $D_L = 0,91$), або низької життєвості ($D_M = 0,98$; $D_L = 0,96$). Хоча в цілому обмежена (порівняно з

явнополіцентричними рослинами) вегетативна рухливість і короткі дистанції міграції насіння сприяють формуванню чітких просторових меж у локусах *S. hungarica*.

Таблиця

Віковий стан субпопуляційних локусів *Soldanella hungarica* за рівнями життєвості на площі 100 м² в гірськососновому криволіссі

№ локусу	Рівень життєвості	Співвідношення особин за віковими групами, %								
		сходи*	ювенільні	імагурні	віргінільні	генеративні			субсенільні	сенільні
						молоді	зрілі	старі		
1	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
2	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
3	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
4	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
5	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
6	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
7	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
8	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
9	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
10	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

Примітка: *позначено лише факт наявності (+) або відсутності (-) сходів на момент обліку.

Оскільки під впливом освітленості в гірськососновому криволіссі здійснюється диференційна елімінація підросту за життєвістю, формування відповідних локальних віталітетних типів починається вже на ранніх етапах постембріонального онтогенезу *S. hungarica*. Це відбувається незважаючи, що стартові співвідношення і схожість насіння різної життєвості в загальному урожаї є цілком співрозмірними. Оскільки шлях вегетативного розмноження призводить до практично пропорційного поповнення особинами всіх рівнів життєвості, а смертність серед рамет є незначною, оптимізації віталітетного складу локусів через елімінацію дорослих особин не відбувається.

Звісно, що цей алгоритм локального розвитку стає неефективним в разі перенаселення в локусах *S. hungarica*. Внаслідок обмеженості дистанцій розселення при насінневому і вегетативному розмноженні така ситуація є неминучою і виводить локуси *S. hungarica* зі стану рівноваги, а механізми оптимізації локальної конкуренції стають пріоритетними. За нашими спостереженнями, вони реалізуються в декілька етапів і супроводжуються характерними змінами диференційних (індивідуальних) та інтегральних (групових) ознак *S. hungarica* в локальних скупченнях.

На першому етапі динамічно зменшуються показники життєвого стану в особин всіх рівнів життєвості. В першу чергу йдеться про розмірні (габітуальні) ознаки (див. рис. 3). Це підвищує гетерогенність особин в усіх віталітетних групах. Дослідження американського еколога Дж. Хатчинсона [26] свідчать, що диференціація особин за їх масою в 2 рази, а за лінійними розмірами в 1,2 рази, призводить до радикального зменшення внутрішньопопуляційної конкуренції.

На другому етапі, одночасно з ростом гетерогенності індивідуальних ознак, в локусах *S. hungarica* відбувається активний перерозподіл їх віталітетного складу внаслідок змін диференційованої смертності в особин високої, середньої і низької життєвості, переходу частини з них до вимушеного спокою або тимчасового неактивного стану. Такі періодичні процеси внутрішньої саморегуляції обґрунтовані в термінах локальної [24] або нелінійної динаміки обмеженої міграції [16].

Але в разі, коли ці механізми просторово-розмірної диференціації не забезпечують ефективною регуляції локальної щільності *S. hungarica*, спостерігається її вибухове зростання понад 200 екз/м² (рис. 4). В такій критичній ситуації врегулювання внутрішньовидових відносин відбувається через ефекти локального розмірного самопрорідження. Звичайним, візуальним наслідком цього стає тимчасова дезінтеграція локусів на окремі фрагменти з незакономірними демографічними, віталітетними і просторовими ознаками. Оскільки в них не залишається або залишається вкрай мало особин, які є ідентичними за своєю життєвістю і життєвим станом, це пом'якшує конкурентну напруженість, яка виникла внаслідок локального перенаселення.

На всіх згаданих етапах, підвищення чисельності і локальної конкуренції до верхньої критичної межі супроводжується пригніченням і відставанням розвитку в частини особин (зазвичай молодих або депресивних). В такі моменти їхня смертність стає майже на порядок вищою від середньої смертності в популяції. Оскільки в цій ситуації продовжують збільшуватися розмірні інтервали між віталітетними групами, відповідним чином змінюються розбіжності між ними за відношенням до дефіциту екологічних ресурсів. Слід наголосити на тому, що такі зміни не синхронізовані між локусами, нівелюються на рівні популяції, а відтак не впливають на її структурну стабільність і функціонування (див. рис. 4).

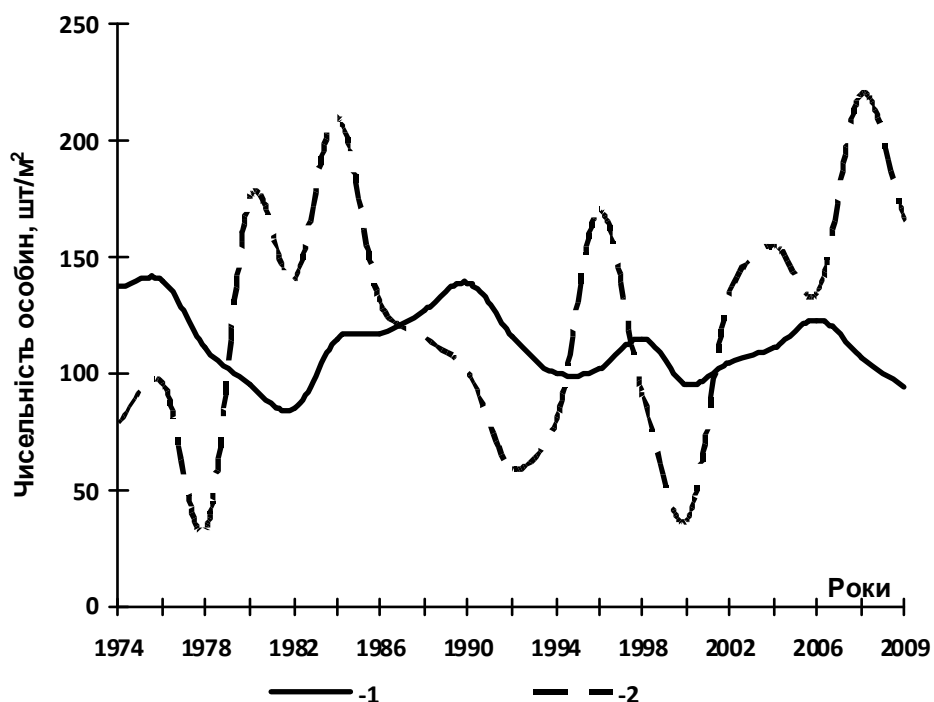


Рис. 4. Багаторічна динаміка популяційної (1) і локальної (2) чисельності особин *Soldanella hungarica* в гірськососновому криволіссі.

На тлі базової незмінності структури і позицій самих популяцій, природна динаміка локусів не виключає можливості їх повного зникнення або виникнення нових локусів усередині популяційного поля. Але той факт, що за більш як тридцять років нами не було відмічено жодного випадку, коли таке "карусельне" заміщення в мозаїці локальних елементів спричинювало би подальшу масштабну фрагментацію популяційного поля, можна думати, що саме принцип мікропросторового розподілу локальних скупчень є невід'ємною умовою для ефективної саморегуляції природно-історичних популяцій [22].

Досліджену природно-історичну популяцію *S. hungarica* в гірськососновому криволіссі можна уявляти як системну матрицю у вигляді нерегулярної просторової решітки, вузлами якої є елементарні природні осередки особин (локуси, камери, скупчення), здатні до самовідновлення і періодичного повторення. Можна припустити, що саме через них здійснюється трансляція інформації і координація функціональних процесів в популяційному полі. Відтак руйнування природної субпопуляційної структури, яке супроводжує деякі господарські ініціативи, завжди становить реальну загрозу для життєздатності природних популяцій, їх масового, катастрофічного і, вірогідно, незворотного розпаду.

Висновки

Природно-історичним популяціям притаманні оптимальні співвідношення функціональних процесів, організації просторової структури і віталітетного складу. Шляхом тривалих адаптивних трансформацій в них сформувалася унікальна система субпопуляційних локусів, яка є запорукою збереження життєздатності популяцій.

Віталітетна диференціація особин за їх екологічною толерантністю пом'якшує рівень конкурентної напруженості між ними, спричинює гетерогенність складу і асинхронність розвитку субпопуляційних локусів, і її слід вважати одним із найбільш ефективних механізмів популяційної саморегуляції.

Природна просторова структурованість субпопуляційних елементів (локусів) є "морфологічною" основою загального популяційного гомеостазу. Її порушення цілком реально загрожує незворотною деградацією рослинних популяцій. Це слід враховувати при плануванні та проведенні будь-яких господарських заходів на території Карпат.

1. Григорьева Н.М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: МГПИ, 1986. – С. 48-58.
2. Домбовский Ю.А., Тютюнов Ю.В. Структура ареала, подвижность особей и состав популяций // Журн. общ. биол. – 1987. – 48, № 4. – С. 493-498.
3. Жилияев Г.Г. Ценопопуляції *Soldanella hungarica* Simonk. Чорногірського хребта // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 4. – С. 27-30.
4. Жилияев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов: ЛПМ НАНУ, 2005. – 304 с.
5. Жилияев Г.Г. Идентификация равний життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників // Укр. бот. журн. – 2005. – Т. 62, № 5. – С. 687-698.
6. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. – 223 с.
7. Заугольнова Л.Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 9. – С. 1303-1310.
8. Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 81-92.
9. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769-784.
10. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений. – Казань: КЗУ, 1989. – 146 с.
11. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений. Современное состояние, точки роста. – Сумы: "Университетская книга", 2009. – 264 с.
12. Коваленко А.П., Мельничук В.М. До характеристики радіаційного режиму криволісся з сосни гірської в Карпатах // Укр. бот. журн. – 1969. – Т. 26, № 6. – С. 63-68.
13. Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. – М.: Наука, 1976. – 284 с.
14. Малиновский К.А., Работнов Т.А. Изучение луговых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – С. 318-331.
15. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботаники. – М.: Наука, 1950. – Вып. 1. – С. 465-483.
16. Свиричев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. – М.: Наука, 1987. – 368 с.
17. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 208 с.
18. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.
19. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения

- возрастных состояний и особенности онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 14-43.
20. Титов Ю.В. Эффект группы у растений. – Л.: Наука, 1978. – 151с.
21. Уилкоккс Б.А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. – М.: Мир, 1983. – С. 117-142.
22. Царик И.В., Жилияев Г.Г., Малиновский К.А. Некоторые аспекты пространственной организации сообществ и популяций растений // Экология и ноосферология. – 1995. – Т. 1, № 1. – С. 91-95.
23. Царик И.В., Жилияев Г.Г., Кияк В.Г. та ін. Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. – Львів: "Меркатор", 2009. – 172 с.
24. Allee W.C. Cooperation among animals with human implications. – N.-Y.: Shuman, 1951. – 233 p.
25. Falińska K. Przewodnik do badań biologii i populacji roślin. – Warszawa: PWN, 2002. – 588 s.
26. Hutchinson G.E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // Amer. Natur. – 1959. – V. 93. – P. 145-159.

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