

Виталитетный состав и его роль в субпопуляционных локусах *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в Карпатах

Г. Г. ЖИЛЯЕВ

Институт экологии Карпат НАН Украины
79026, Украина, Львов, ул. Козельницкая, 4
E-mail: ggz.lviv@gmail.com

АННОТАЦИЯ

В растительном сообществе *Mugetum luzulosum* в Карпатах осуществлен многолетний (1974–2009) мониторинг над закономерностями субпопуляционной организации *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae). Раскрыты основные принципы формирования и динамики субпопуляционных локусов. Сделан вывод, что неравномерностью в освещенности горно-сосновых криволинейных массивов создается матрица микрообитаний, по которой формируются субпопуляционные локусы с их специфическим составом и динамикой. Приведены аргументы того, что виталитетная гетерогенность локусов является важнейшей предпосылкой для сохранения гомеостаза и жизнеспособности естественно-исторических популяций у растений.

Ключевые слова: популяция, субпопуляционный локус, жизнеспособность, жизненное состояние, жизнеспособность, онтогенез.

В современной парадигме популяции представляются как особые надиндивидуальные гомеостатические системы, сохраняющие свою эволюционную непрерывность и функциональную стабильность (жизнеспособность) в определенном экологическом диапазоне [1]. Их системная организация – это итог адаптивных трансформаций в долгой череде поколений и важная предпосылка для сохранения позиций, целостности и дальнейшей предметности развития. Таким образом, для уяснения принципов функционирования и механизмов саморегуляции популяций необходимы сведения об организации, интеграции и динамике их характерных субпопуляционных элементов.

Особое место среди них занимают субпопуляционные локусы (“камеры”). Они существуют в пределах единого популяционного поля как относительно изолированные, но

способные к долговременному существованию скопления особей, возникшие естественным путем [2–7]. Между локусами сохраняются различия в размерах, геометрических контурах, пространственном распределении и составе, а их взаимоотношения определяют общее состояние соответствующих популяций [8]. Однозначно признается, что функциональные показатели локусов детерминируются не только виталитетной гетерогенностью особей, но и эффектами от их локальной интеграции (эффектами группы) [9].

В зависимости от своей жизнеспособности особи различаются не только признаками габитуса, но и экологическим оптимумом, толерантностью к действующим факторам, функциональными показателями и алгоритмами развития (онтогенезом) [7, 10]. Для популяций это означает увеличение экологических лимитов и дополнительные возможности к расширению жизненного пространства (популяционного поля).

Жиляев Геннадий Георгиевич

Всестороннее обоснование роли виталитетной дифференциации в саморегуляции локусов требует отдельного обсуждения. В контексте этой статьи мы акцентируем внимание лишь на особенностях формирования субпопуляционных локусов *S. hungarica* и закономерностях их виталитетного состава при разном уровне освещенности в сообществе *Mugetum luzulosum*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования базировались на продолжительном (1974–2009 г.) мониторинге над естественной динамикой признаков и функционированием субпопуляционных локусов *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в горно-сосновом криволесье *Mugo* (Карпаты). Пробная площадь расположена на северном склоне горы Пожижевской в растительном сообществе *Mugetum luzulosum* (1450–1550 м над ур. м.). Вследствие неравномерности затенения кронами сосны горной *Pinus mugo* Турга оно отличается многообразием микрообитаний, различных по своему температурному режиму, влажности и освещенности [11–13].

Диапазон освещенности в *Mugetum luzulosum* – от 1,5 клк (участки с максимальным затенением кронами *P. mugo*) до 60 клк в “окнах” (участки без затенения). Все многообразие мозаики микрообитаний по уровню освещенности мы дифференцировали на три характерных варианта:

1) наиболее типичный (занимает около 70 % от всей территории сообщества) – участки со стабильно низкой освещенностью (1,5–4,9 клк), возникающие в итоге суммарной экранизации кронами нескольких особей *P. mugo*;

2) противоположный вариант (около 10 %) – “окна”, где затенение кронами отсутствует, а освещенность максимальная (20–60 клк).

3) с освещенностью 5,0–19,9 клк, создается под кронами одиночных кустов *P. mugo*.

Вследствие неодинаковых требований особей разной жизненности к экологическим факторам колонизация ими подобных микрообитаний проходит по-разному. В итоге формируются субпопуляционные локусы *S. hungarica*, различающиеся по своей виталитет-

ной и демографической структуре, алгоритмам и темпам развития, уровням критической численности, размерам, геометрическим контурам и другим признакам.

S. hungarica – травянистый многолетник из группы неявнополицентрических биоморф [13]. В Карпатах это растение присутствует в составе многих растительных сообществ, расположенных выше 1000 м над ур. м.

Исследовали субпопуляционные локусы – относительно устойчивые, изолированные скопления особей *S. hungarica*, сформировавшегося естественным путем в пределах общего популяционного поля [5, 6, 14, 15]. Закономерности их состава и функционирования изучены нами в характерных микрообитаниях *Mugetum luzulosum*.

Использовали стандартные методы популяционного анализа растений [2, 14, 16–22 и др.]. Ежегодные учеты проводили на ленточной трансекте с учетными площадками по 0,5 м² общей площадью 50 м². Здесь осуществляли полноразмерное картирование субпопуляционных локусов *S. hungarica*, отмечая изменения их размеров, пространственных позиций, геометрических контуров, возрастного и виталитетного состава их особей [2, 18, 23, 24].

Виталитетные признаки особей исследовали в аспектах жизненности и жизненного состояния [7]. Жизненность интерпретировали как дискретный и необратимый интегральный признак, характеризующий потенциал особей к развитию, а жизненное состояние – как континуум частично обратимой изменчивости их индивидуальных габитуальных и ритмологических признаков, реализованных в конкретных условиях [3, 10].

Дифференцировали группы особей высокой (Ж-1), средней (Ж-2) и низкой (Ж-3) жизненности. По их соотношениям рассчитывали индекс качества “Q” [14]. Его диапазон (0–0,5) разделяли на три поддиапазона: 0 – 1,66; 1,67–3,33; 3,34–5,0, по которым локусы относили к депрессивному, равновесному и процветающему виталитетным типам соответственно. По аналогии с базовыми возрастными спектрами [25] обоснованы базовые виталитетные спектры субпопуляционных локусов.

Все локусы *S. hungarica* оценивали в показателях их плотности “M_C” (число особей

на единицу площади скоплений), длины “ L_C ” (средний диаметр скоплений определенного типа), дискретности (изолированности) “ D_M ”, где $D_M = M_C - M_N/M_C$, а M_N – плотность особей в промежутках между скоплениями, и отдаленности “ D_L ”, где $D_L = L_N/L_N + L_C$, а L_N – дистанция между локальными скоплениями [21].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований позволяют говорить о безусловной зависимости локальной виталитетной структуры от освещенности (рис. 1, 2). Подчеркнем, что речь идет о приоритете той или иной виталитетной группы при разной освещенности, а не о виталитетной неполноценности локусов. Хотя в популяции *S. hungarica* встречаются и неполноценные варианты виталитетной структуры, однако в *Mugetum luzulosum* их менее 2 % от общего числа. В большинстве же случаев формируются виталитетно полноценные локусы, но с четким доминированием одной группы жизненности – высокой, средней или низкой. По этому критерию в субпопуляционных локусах *S. hungarica* реализуются все

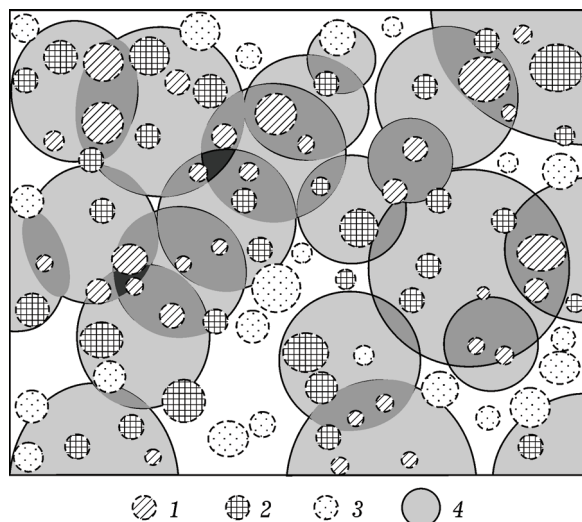


Рис. 1. Пространственное распределение под кронами сосны горной в сообществе *Mugetum luzulosum* на учетной площадке 500 м² субпопуляционных локусов *Soldanella hungarica* с доминированием особей: 1 – высокой жизненности; 2 – средней жизненности; 3 – низкой жизненности; 4 – проекции крон сосны горной

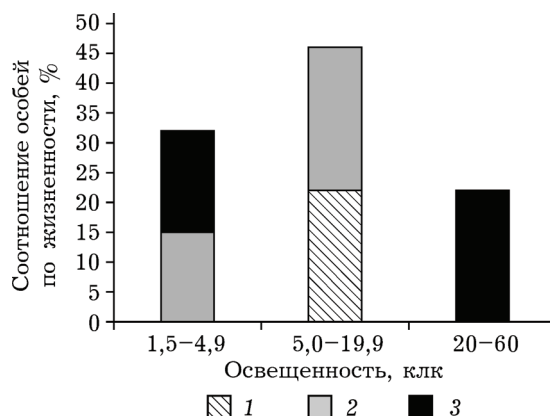


Рис. 2. Доминирующие виталитетные группы особей в локусах *Soldanella hungarica* при разных уровнях освещенности в сообществе *Mugetum luzulosum*: 1 – высокой жизненности; 2 – средней жизненности; 3 – низкой жизненности

три известных типа виталитетной структуры: процветающий, равновесный и депрессивный [14].

Анализ базовой виталитетной структуры популяции *S. hungarica* (рис. 3) показывает, что по сравнению с особями высокой и низкой жизненности содержание особей средней жизненности в локусах (зона базового спектра) более стабильное. На индивидуальном уровне ситуация противоположная – по большинству признаков жизненного состояния диапазон изменчивости существенно

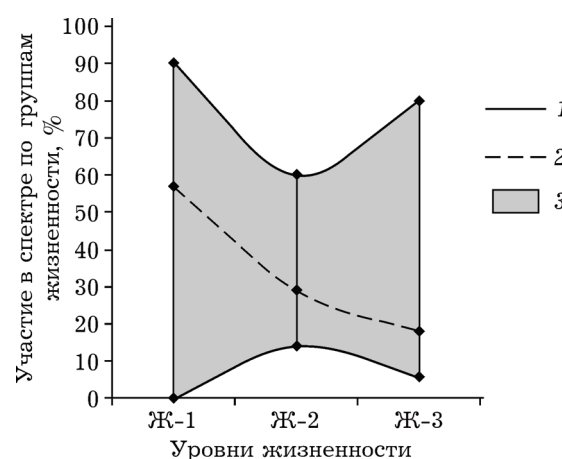


Рис. 3. Базовый виталитетный спектр и зона базового спектра субпопуляционных локусов *Soldanella hungarica* в *Mugetum luzulosum*: 1 – границы зоны базового спектра; 2 – базовый спектр; 3 – зона базового спектра

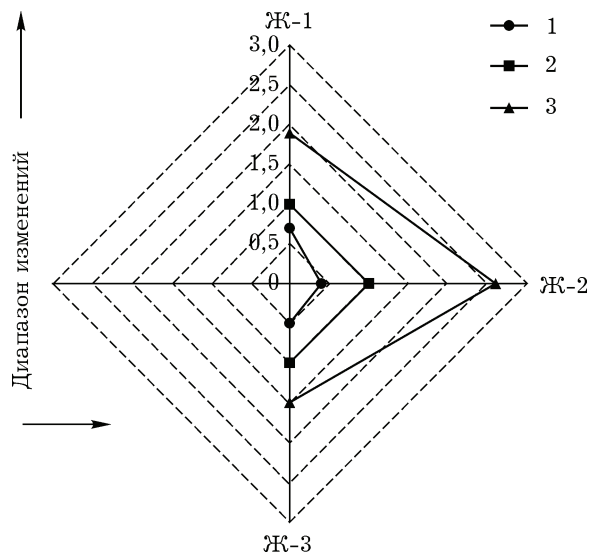


Рис. 4. Относительные диапазоны размерных изменений жизненного состояния *Soldanella hungarica* у зрелых генеративных особей высокой (Ж-1), средней (Ж-2) и низкой (Ж-3) жизненности в сообществе *Mugetum luzulosum*: 1 – нижний предел изменений размерных показателей; 2 – среднее (нормальное) значений показателей; 3 – верхний предел изменений размерных показателей.

Изменчивость показателей рассчитана от базы среднего показателя по каждому уровню жизненности отдельно

выше именно у особей средней жизненности (рис. 4). По нашему мнению, это увеличивает потенциал их реагирования (пластичность) и объясняет факт присутствия особей средней жизненности в большинстве локусов. Подобный приоритет сохраняется и на популяционном уровне *S. hungarica* в Карпатах [7, 26].

Таким образом, пул особей средней жизненности играет роль центра стабильности, вокруг которого флуктуируют подвижные фракции из особей высокой и низкой жизненности. В подавляющем большинстве виталитетная неполноценность локусов – результат деградации и быстрой элиминации в группах особей высокой и низкой жизненности.

Стабильность групповых позиций особей средней жизненности не означает стабильности в их индивидуальных показателях (жизненном состоянии). Независимо от уровня собственной жизненности особи способны к быстрым изменениям своих габитуальных и ритмологических признаков даже в ответ на скоротечные погодные аномалии [7].

Благодаря групповым эффектам [27] становится возможной оптимизация демографического и виталитетного состава самих локусов и создаются предпосылки для дальнейшей стабилизации позиций и сохранения жизнеспособности популяции *S. hungarica* в целом. Поскольку подобные интегральные эффекты невозможно раскрыть через сумму элементарных реакций индивидуумов, популяционный анализ у растений не может исчерпываться традиционными учетами индивидуальных признаков в статистической выборке особей.

Безусловно, субпопуляционные локусы формируются под комплексным воздействием многих экологических факторов, но в сообществе *Mugetum luzulosum* главным признается освещенность [11]. Наши наблюдения подтверждают это. Уровнем освещенности регламентируется дифференциальная смертность особей в виталитетных группах и мозаика размещения субпопуляционных локусов *S. hungarica* (табл. 1, рис. 1).

Кроме того, сохранению пространственной обособленности локусов с четкими геометрическими контурами (конгрегационный принцип локального распределения) способствуют как низкая вегетативная подвижность *S. hungarica*, так и ограниченные дистанции расселения семян [28, 29].

Объективные различия между особями разной жизненности в интенсивности и вариантах вегетативного размножения, темпах онтогенеза и продолжительности возрастных состояний определяют важнейшую роль виталитетного состава в оформлении и функционировании локусов. Все вышеперечисленные предпосылки приводят к тому, что локусы *S. hungarica* обычно отличаются друг от друга по своей плотности, дискретности, отдаленности и др.

К примеру, локусам, где преобладают особи высокой жизненности, присущи большие размеры ($L_C = 1,2$ м), близкая расположенность друг к другу ($L_N = 5,8$ м) и относительно невысокая локальная плотность особей ($M_C = 31$ экз./м²). В случаях локального доминирования особей средней и низкой жизненности эти показатели составляют 0,7 м, 7,4 м, 55 экз./м² и 0,3 м, 8,1 м, 109 экз./м² соответственно. В итоге локальные скопле-

Возрастной состав субпопуляционных локусов *Soldanella haldensis* по уровням жизнеспособности в *Mugilim luzulosum* на участке 100 м²

№ локуса	Уровень жизнеспособности	Соотношение особей по возрастным группам, %									
		всходы*	ювенильные	имматурные	виргинильные		генеративные		субсенильные		сенильные
					молодые	зрелые	молодые	старые			
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	

Примечания и е. В связи с нестабильностью показателей численности всходов они не отражены в общей базе возрастных состояний. Обозначено лишь наличие (+) или отсутствие (-) всходов в моменты учета.

ния, где преобладают особи высокой жизненности, всегда остаются менее дискретными ($D_M = 0,93$) и более интегрированными ($D_L = 0,82$) в популяционное поле, чем локусы, где доминируют особи средней ($D_M = 0,96$; $D_L = 0,91$) и низкой жизненности ($D_M = 0,98$; $D_L = 0,96$).

Вследствие заметной разницы в показателях смертности подростка из групп высокой, средней и низкой жизненности формирование базовых черт виталитетной структуры локусов *S. hungarica* начинается уже на ранних этапах онтогенеза, хотя по всхожести и интенсивности прорастания у семян разной жизненности заметной разницы нет [7].

Но в отношении пула взрослых особей *S. hungarica* подобный механизм саморегуляции оказывается малоэффективным. К примеру, ежегодная естественная смертность среди виргинильных, молодых, зрелых и старых генеративных особей в исследуемой популяции не превышает десятых долей процента. Такую естественную локальную убыль среди взрослых особей вполне компенсирует пополнение дочерними раметами при вегетативном размножении неомоложенным потомством. В итоге на фоне постоянного обновления и мобильности локусов сами растительные популяции в естественных условиях способны неограниченное время сохранять стабильность своих базовых характеристик.

Подобный баланс может возникать и долгое время сохраняться и у части локусов. Но в отличие от популяции он более скоротечен (20–30 лет) и нарушается вследствие ограниченной способности *S. hungarica* к расселению, поэтому неминуемо наступают периоды локальной перенаселенности, которые сопровождаются характерными изменениями виталитетного состава и жизненного состояния особей и выводит локусы из равновесного состояния.

Поскольку подобная ситуация не может разрешиться путем активной миграции потомства, в действие вступают иные механизмы, ослабляющие внутривидовую конкуренцию в локусах *S. hungarica*:

– на первом этапе это негативные изменения жизненного состояния (в первую оче-

редь снижение размерных характеристик) у особей всех уровней жизненности – высокой, средней и низкой (см. рис. 3). У них возрастает не только межгрупповая, но и внутривидовая гетерогенность. Это следует расценить как важный механизм локальной саморегуляции, если вспомнить эксперименты американского эколога Хатчинсона [30], которыми он доказал, что внутривидовая конкуренция у травянистых растений резко снижается, когда размерная дифференциация особей достигает 2 и 1,2 раз соответственно;

– затем или одновременно с негативными изменениями параметров жизненного состояния растет смертность среди взрослых особей, а часть их переходит в состояние квазисенильных, покоящихся либо временно нецветущих. Этим достигается оперативное пространственное перераспределение особей в локусах [31]. Подобный принцип внутренней саморегуляции был обоснован как “локальная динамика” [32], или “нелинейная динамика ограниченной миграции” [33].

В процессе наших исследований отмечены случаи, когда подобные механизмы регуляции через пространственно-размерную дифференциацию особей оказывались недостаточными для стабилизации внутривидовых взаимодействий на приемлемом уровне, а локальная численность *S. hungarica* возрастала до 200 экз./м² и более. В ответ на подобные ситуации процессы локального самоизреживания экспоненциально активизируются и следует временная дезинтеграция таких локусов на фрагменты, незакономерные по своим размерам, возрастному составу, жизненности, жизненному состоянию и численности входящих в них особей. К тому же при столь критической локальной перенаселенности отмечены факты быстрого (1–3 года) и существенного (5–20 раз) уменьшения численности среди идентичных по своим размерам (жизненному состоянию) особей, конкуренция между которыми особенно обостряется в условиях дефицита жизненного пространства [30].

Во всех случаях по мере возрастания численности и дефицита жизненного пространства следуют предельное снижение жизнен-

ного состояния у особей *S. hungarica* и повышение среди них уровня смертности.

Подобная тенденция сохраняется в локусах 3–12 лет, пока конкуренция особей за дефицит пространственных ресурсов не снизится до пределов, приемлемых для их нормального функционирования. В противном варианте вероятно не только фрагментация отдельных локусов, но и всего популяционного поля [7]. При всем формальном сходстве этот процесс естественной фрагментации принципиально отличается от инсуляризации – необратимого расчленения популяции и изоляции ее фрагментов в результате хозяйственной деятельности [34].

Рассмотренные принципы локальной саморегуляции можно считать императивным механизмом общей стратегии жизнеобеспечения популяции *S. hungarica* в сообществе *Mugetum luzulosum*. Следует заметить, что асинхронность развития и изменений в субпопуляционных локусах практически полностью нивелируется на уровне популяции и не сказывается на ее структурно-функциональных показателях. На фоне базовой стабильности популяционных позиций естественная динамика субпопуляционных локусов не исключает возможности их полного вырождения или возникновения новых. На фоне стабильности популяций и общей мозаики локусов в них никогда не прекращаются процессы естественного (“карусельного”) замещения и периодической фрагментации [7, 35].

Поскольку субпопуляционные локусы не обладают всем разнообразием популяционных стабилизирующих механизмов, они более чутко и непосредственно реагируют на воздействия, что можно использовать в диагностике состояния и оценке жизнеспособности растительных популяций. При этом в рамках трех известных типов виталитетной структуры (цветущего, равновесного и депрессивного) в локусах реализуется множество их промежуточных вариантов, создающих картину континуальности виталитетного состава на субпопуляционном уровне.

Единое популяционное поле *S. hungarica* в сообществе *Mugetum luzulosum* можно представить в форме нерегулярной про-

странственной решетки, в узлах которой располагаются субпопуляционные локусы (камеры), транслирующие информацию о своем состоянии и уровне функциональных процессов на всю популяцию. Поэтому любые нарушения исторически сложившейся субпопуляционной структуры будут всегда нести в себе угрозу негативных трансформаций и необратимого распада природных популяций растений. Этот аргумент необходимо принимать во внимание при планировании и осуществлении любых форм хозяйственной деятельности в Карпатах и других горных регионах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что характерные контрастные различия по уровню освещенности в растительном сообществе *Mugetum luzulosum* создают многообразие микроместообитаний, в точном соответствии с которыми в популяции *S. hungarica* формируется сложная мозаика разнотипных локусов. Вследствие неодинаковой требовательности особей высокой, средней и низкой жизнеспособности к фактору освещенности такие локусы различаются по многим признакам: базовому виталитетному составу, демографическим показателям, геометрическому контуру, размерам, скорости обновления, эффективности семенного и вегетативного размножения и др. В итоге развитие и функционирование локусов осуществляются независимо друг от друга. Эта локальная асинхронность становится важной предпосылкой к стабилизации общей динамики и сохранению жизнеспособности на уровне популяции *S. hungarica* в исследованном местообитании. То есть всякое воздействие, способное нарушить исторически сложившуюся естественную субпопуляционную структуру, угрожает жизнеспособности популяции *S. hungarica* в целом.

Таким образом, естественно-историческая субпопуляционная структура представляется основой популяционного гомеостаза, а ее сохранение и реконструкция – необходимым этапом в деле охраны и восстановления природных популяций растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шилов И. А. Экология. М.: Высш. школа, 1977. 512 с.
2. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: КЗУ, 1989. 146 с.
3. Злобин Ю. А. Популяционная экология. Сумы: Университетская книга, 2009. 264 с.
4. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.
5. Смирнова О. В. Синузальная организация устойчивого лесного фитоценоза // Восточно-европейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 224–228.
6. Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
7. Жилиев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. Львов: ЛПМ НАНУ, 2005. 304 с.
8. Домбовский Ю. А., Тютюнов Ю. В. Структура ареала, подвижность особей и состав популяций // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48, № 4. С. 493–498.
9. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 223 с.
10. Жилиев Г. Г. Характерные изменения признаков жизнеспособности популяций травянистых растений в экотонах // Жизнеспособность популяций растений высокогорья Украинских Карпат. Львов: Меркатор, 2009. С. 149–168.
11. Коваленко А. П., Мельничук В. М. К характеристике радиационного режима криволесья сосны горной в Карпатах // Укр. ботан. журн. 1969. Т. 26, № 6. С. 63–68.
12. Коваленко А. П., Голубец М. А., Крок Б. А. Изменение тепло- и влагообмена в еловом лесу в зависимости от сомкнутости полога // Всесоюз. совещание по биогеоценологии и методам учета первичной продукции в еловых лесах (Петрозаводск, 25–28 сент. 1973 г.). Петрозаводск, 1973. С. 112–113.
13. Колищук В. Г., Юревич С. И. Первичная продукция // Первичная продуктивность горно-соснового криволесья. Киев: Наук. думка, 1973. С. 80–113.
14. Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 769–784.
15. Корчагин А. А. Значение выявления внутривидового (популяционного) состава растительных сообществ при стационарных геоботанических исследованиях // Там же. 1966. Т. 51, № 6. С. 777–782.
16. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
17. 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.
18. Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения “стратегии жизни” видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5–17.
19. Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.: Наука, 1950. Вып. 1. С. 465–483.
20. Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.; Л.: АН СССР, 1964. Т. 3. С. 132–145.
21. Григорьева Н. М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М.: МГПИ, 1986. С. 48–58.
22. Falińska K. Przewodnik do badań biologii i populacji roślin. Warszawa: PWN, 2002. 583 s.
23. Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: АН СССР, 1964. Т. 3. С. 63–125.
24. Жилиев Г. Г. Идентификация уровней жизненности в онтоморфогенезе травянистых растений // Укр. ботан. журн. 2005. Т. 62, № 5. С. 687–698.
25. Заугольнова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1976. С. 81–92.
26. Жилиев Г. Г. Ценопопуляции *Soldanella hungarica* Simonk. Черногорского хребта // Укр. ботан. журн. 1985. Т. 42, № 4. С. 27–30.
27. Титов Ю. В. Эффект группы у растений. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 151 с.
28. Жилиев Г. Г. Формирование популяционных границ энтомофильных растений в связи с опылением // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50, № 5. С. 646–655.
29. Коржинский Я. В. Способы и эффективность расселения плодов и семян в фитоценозах Карпат // Структура высокогорных фитоценозов Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1993. С. 124–132.
30. Hutchinson G. E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // Amer. Natur. 1959. N 93. P. 145–159.
31. Жилиев Г. Г. Структура популяций *Soldanella hungarica* Simonk. в зависимости от освещенности // Лесоведение. 1984. № 3. С. 71–73.
32. Allee W. C. Cooperation among animals with human implications. N.Y.: Shuman, 1951. 253 p.
33. Свиричев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 368 с.

34. Уилкоккс Б. А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 117–142.
35. Жилияев Г. Г. Пространственная структура как фактор устойчивости семенного возобновления растений в экотонах // Сиб. экол. журн. 2008. Т. XV, № 4. С. 589–594.
36. Zhilyaev G. G. Spatial structure as a factor of stability for seed revegetation in ecotones // Contemporary Problems of Ecology. 2008. Vol. 1, N 4. P. 454–458.

Vitality Composition and its Role in Subpopulation Loci of *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) in the Carpathian Mountains

G. G. ZHILYAEV

*Institute of Ecology of the Carpathian Mountains NAS of Ukraine
79026, Ukraine, Lvov, Kozelnitskaya str., 4
E-mail: ggz.lviv@gmail.com*

Long-term (1974–2009) monitoring of the regularities of sub-population arrangement of *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) was performed in the plant community of *Mugetum luzulosum* in the Carpathian Mountains. The basic principles of the formation and dynamics of subpopulation loci were revealed. It was concluded that the non-uniformity of the illuminance of mountain pine elfin woodland causes the matrix of micro-habitats over which the subpopulation loci with their specific composition and dynamics are formed. Arguments in favor of the fact that the vital heterogeneity of loci is the most important prerequisite of the conservation of homeostasis vitality of naturalistic populations of plants are presented.

Key words: population, subpopulation locus, vitality, vital state, viability, ontogeny.