

Закономерности регенерации природных популяций травянистых многолетников в ельниках Карпат

Г. Г. ЖИЛЯЕВ

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

АННОТАЦИЯ

По результатам долговременного (1974–2011 гг.) мониторинга на постоянных пробных площадях Института экологии Карпат НАН Украины, расположенных у верхней границы еловых лесов Карпат, обобщены закономерности характерных этапов самовосстановления (регенерации) субпопуляционной структуры *Soldanella hungarica* Simonk. после жестких локальных разрушений. Выявлено, что в условиях эксперимента подобные точечные воздействия не вызывают общей дестабилизации популяционных процессов. Но они инициируют поведенческие реакции по мобилизации популяционного резерва *S. hungarica* на близкорасположенных территориях. Раскрыта неодинаковая роль в этом индивидуальных и групповых эффектов. Сделан вывод об определяющем значении виталитетного состава для итогов локальной регенерации популяции *S. hungarica*. Констатируется, что самовосстановление структуры *S. hungarica* на опытных участках – длительный процесс, требующий нескольких десятилетий.

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

Оглядываясь на историю популяционных исследований, мы видим, что примерно до последней трети XX в. популяции представлялись простыми детерминированными системами с закономерной маятниковой динамикой элементов. Это означало, что, определив тенденции популяционной динамики в сравнительно небольших временных интервалах, позволительно прогнозировать их развитие на любую перспективу.

Лишь после скрупулезного обобщения огромного массива исследовательских результатов, накопленных в области популяционной биологии, стало ясно, что подобные представления о природных популяциях либо несостоятельны, либо исключительны [1–10]. А принцип детерминированной линейной взаимозависимости их элементов справедлив только в отношении небольших фрагментов

(популяционных осколков и остатков), оставшихся после распада природных популяций [11]. В этом видится одна из причин существующего несоответствия (конфликта) между исследовательскими обобщениями фундаментальной биологии и итогами хозяйственной эксплуатации или природоохранной практики.

В новой парадигме природные (естественно-исторические) популяции представляются сверхсложными системами с многовариантной взаимосвязью элементов и пороговым принципом реагирования на воздействия [12]. Из этого следует, что адекватная оценка состояния и прогнозирование развития популяций не в категориях случайности требуют бесконечно точного описания множества их текущих состояний. А признание факта, что природные популяции никем не построены,

делает очевидной задачу поиска универсальных элементов, из которых возможна популяционная самосборка. Ее решение кроме методических трудностей осложняется нарастающей деградацией естественной среды, когда в природе сложно отыскать естественные исторические популяции, структура которых не претерпела антропогенных деформаций и которые могут быть полноценными эталонными объектами для подобных исследований. В статье представлены результаты многолетних учетов параметрической динамики и анализа закономерностей самовосстановления модельной популяции *Soldanella hungarica* Simonk. в условиях заповедания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования осуществлены на постоянных пробных площадях биологического стационара “Пожижевский” Института экологии Карпат НАН Украины на территории Карпатского национального природного парка (КНПП). Они начаты в 1974 г. и не прерываются по сей день. По продолжительности учетов на постоянных пробных площадях и объектах это уникальный случай даже для мировой научной практики.

Исследования базировались на традиционных методиках популяционного анализа, которые не требуют дополнительных пояснений [13–20]. Модельным объектом выбрана естественно-историческая популяция *Soldanella hungarica* Simonk.

На заповедной территории на высоте 1340 м над ур. м. в типичном участке ельни-

ка черничного (*Piceetum myrtillosum*) заложили трансекту 5×13 м (65 м^2) с соответствующим числом элементарных квадратов по 1 м^2 (рис. 1). Предварительно провели учет стандартных демографических показателей, возрастного и виталитетного состава, маркирование всех особей *S. hungarica* и картирование их пространственного расположения. В 1975 г. на пяти центральных квадратах трансекты (тип Т-1) выкопали все растения *S. hungarica*. В итоге каждый из них (С-III, С-V, С-VII, С-IX, С-XI) оказался в окружении неповрежденных участков четырех типов: Т-2 (С-V, С-VI, С-VIII, С-X) – контактирующих с поврежденными участками по двум сторонам; Т-3 (В-III, В-V, В-VII, В-IX, В-XI, С-II, С-XII, D-III, D-V, D-VII, D-IX, D-XI) – контактирующих с поврежденными по одной стороне; Т-4 (В-II, В-IV, В-VI, В-VIII, В-X, В-XII, D-II, D-IV, D-VI, D-VIII, D-X, D-XII) – контактирующих лишь в одной-двух угловых точках; Т-5 (от А-I до А-XIII, от Е-I до Е-XIII, В-I, С-I, D-I, В-XIII, С-XIII, D-XIII) – не контактирующих с участками Т-1. В тексте и рисунках статьи используются эти обозначения типов и буквенно-цифровая схема координат конкретных участков.

Доли каждого типа (Т-1, Т-2, Т-3, Т-4, Т-5) опытных участков от общей площади трансекты составляют 8, 6, 18, 18 и 50 % соответственно. Квадраты всех типов в пределах трансекты, кроме внешнего, территориально непрерывного (Т-5), можно считать дискретными, регулярными фрагментами. В общих чертах эксперимент имитирует типичную ситуацию естественных ло-

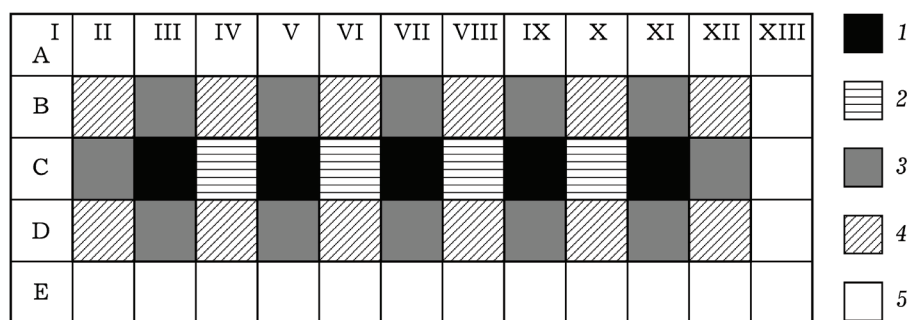


Рис. 1. Схема экспериментальных участков трансекты по изучению локальной регенерации популяции *Soldanella hungarica* Simonk. в ельнике черничном. Типы участков: 1 – Т-1; 2 – Т-2; 3 – Т-3; 4 – Т-4; 5 – Т-5. Координатная сетка участков обозначена горизонтальным цифровым рядом I–XIII и вертикальным буквенным рядом А–Е

кальных повреждений травяного яруса в ельниках Карпат. Такая схема позволила на относительно небольшой площади опытной трансекты организовать детальные многолетние учеты и увидеть характерные этапы локальной саморегенерации популяции *S. hungarica* после экспериментальных воздействий.

В тексте и рисунках статьи использованы общепринятая возрастная периодизация [21] и обозначения онтогенетической (возрастной): всходы (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (g_1), зрелые генеративные (g_2), старые генеративные (g_3), субсенильные (*ss*), сенильные (*s*); виталитетной [22–23] дифференциации особей: высокая (Ж-1), средняя (Ж-2) и низкая (Ж-3) жизненность.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На момент начала эксперимента по динамике и системной устойчивости популяция *S. hungarica* квалифицировалась как дефинитивная с периодом флуктуации в 4–5 лет, по онтогенетической структуре – как нормальная, средневозрастная с максимумом на зрелых генеративных особях (рис. 2), которая вполне вписывается в рамки базового онтогенетического спектра *S. hungarica* [24]. А по соотношению виталитетных групп (Ж-1 : Ж-2 : Ж-3 = 4,4 : 2,3 : 1) это популяция процветающего типа [16, 25].

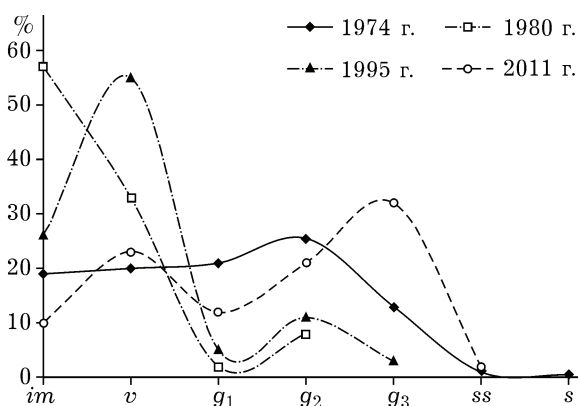


Рис 2. Изменение онтогенетических спектров после локальных повреждений популяции *Soldanella hungarica* Simonk.

Благодаря высокому содержанию репродуктивных (v - g_3) особей в ней осуществляется регулярное вегетативное и семенное возобновление, а средняя численность особей колеблется от 101 до 125 шт./м² в соответствии с периодичностью волн флуктуаций и сезонной динамики всходов. Кроме того, популяция обладает дополнительным репродуктивным резервом в виде многочисленных почек возобновления, временно не цветущих, покоящихся и квазисенильных генеративных особей. Собственно их активизацией детерминируются возникающие в ней флуктуационные процессы.

По всем перечисленным основаниям эта популяция была признана эталонной [24], где по каждому уровню жизненности реализуются отдельные базовые варианты синонтонеза с устойчивым и регулярным замещением поколений [26].

Экспериментами имитировали реальную ситуацию локальных повреждений популяционного поля *S. hungarica* в ельнике черничном от естественного вывала деревьев или деятельности роющих животных.

В 1975 г. еще до начала сезонной вегетации на каждом из квадратов (Т-1) трансекты выкопали и удалили всех обитающих там особей *S. hungarica*. Ответом стала быстрая (уже до конца текущей сезонной вегетации) активизация генеративных особей (g_1 , g_2 , g_3) на соседних (Т-2, Т-3, Т-4) неповрежденных участках трансекты. В зависимости от жизненности (Ж-1, Ж-2, Ж-3) и онтогенетического состояния такие особи до ухода под снег сформировали цветочны почек на 12–20 % больше их статистической нормы. При этом число почек вегетативного возобновления как главной предпосылки к активизации вегетативного размножения и большинство других индивидуальных признаков никак не изменились на этот момент.

Однако с 1976 г. следует мобилизация и других элементов репродуктивного резерва. Интересным и неожиданным оказался факт, что в этот процесс втягиваются не только особи со смежных, но и с более удаленных участков (Т-5), вообще не имеющих общих границ с поврежденными (Т-1). Хотя информация о локальных повреждениях доходит сюда с задержкой в полтора-два года, она

вызывает аналогичную активизацию элементов семенного возобновления. В некоторой мере эти факты позволяют судить о весьма высокой скорости и надежности ее распространения в популяционном поле. Но поскольку у нас пока нет фактического материала для обсуждения физических принципов и агентов передачи такой информации, мы ограничиваемся лишь констатацией адекватности ответа на воздействия как на ближних, так и на периферийных участках трансекты.

Хотя показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности практически не изменились, урожай семян *S. hungarica* в пределах трансекты возрос почти в 7 раз. Подобная взрывная динамика – не столько следствие повышения уровня индивидуальных показателей (доля плодоцветения, числа генеративных побегов на особь и др.), сколько таких эффектов группы [27, 28], как массовая активизация временно не цветущих, покоящихся и квазисенильных особей. И хотя на разных этапах восстановления уровень групповых эффектов может изменяться, их приоритет над индивидуальными реакциями сохраняется (рис. 3).

Но если в первые 4–5 лет надежность семенного возобновления обеспечивается максимальным участием всего пула особей популяционного резерва, то после этого срока ситуация изменяется. Постепенно активность таких особей затухает, и они возвращаются к стандартной периодичности в сменах активного и пассивного состояний. Слабеет и их вклад в формирование урожая семян и инвазионного потока на поврежденные территории. Однако к этому моменту, на них уже закрепились и достигли репродуктивного состояния первые генеты, способные самостоятельно поддерживать дальнейшее восстановление в нарушенных фрагментах популяции *S. hungarica*. Ускоренные темпы развития подобных генет – следствие темпоральных модификаций синонтогенеза [29] и нарушений имматурными и виргинильными особями стереотипной последовательности в смене своих возрастных состояний. В итоге уже к пятому-шестому, а не к 15–20-му году, как в норме [26, 30, 31], на нарушенных участках появляются молодые и зрелые генеративные особи, хотя по многим крите-

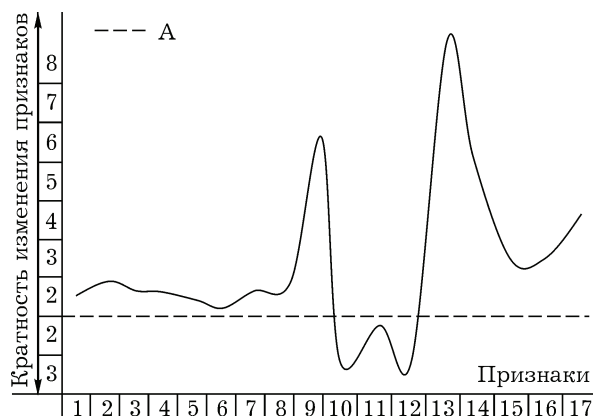


Рис. 3. Изменения индивидуальных и групповых признаков *Soldanella hungarica* Simonk. на начальных этапах (1975–1980 гг.) регенерации популяционных локусов.

А – уровень нормированной единицы. Признаки: 1 – доля (%) плодоцветения (на особь); 2 – число генеративных побегов (на особь); 3 – потенциальная семенная продуктивность (на особь); 4 – реальная семенная продуктивность (на особь); 5 – число почек возобновления (на особь); 6 – интенсивность вегетативного размножения; 7 – темпы вегетативного разрастания; 8 – численность генет; 9 – число фактически цветущих особей; 10 – число временно не цветущих особей; 11 – число квазисенильных особей; 12 – число покоящихся особей; 13 – урожай семян; 14 – численность всходов (на поврежденных участках); 15 – интенсивность прорастания семян (на поврежденных участках); 16 – смертность в группе подростка (на поврежденных участках); 17 – скорость развития всходов до виргинильного состояния (на поврежденных участках)

риям онтогенетический спектр все еще сохраняет черты инвазионного (см. рис. 2). Одновременно, а во многом и вследствие вышеуказанных изменений быстро нарастает и общая численность особей. Через 14–15 лет (1990–1991 гг.) она достигает своего максимума (225 шт./м²), который заметно (в 1,8–2,2 раза) превышает среднепопуляционный. Но в отличие от остальной популяции эту локальную численность на 90–97 % составляет крайне неустойчивый пул подростка: *p*, *j*, *it*.

Подобные преобразования базируются на свойствах особей высокой жизненности, с присущими им высокими темпами развития и способностью быстро пополнять генеративные группы, минуя часть возрастных состояний [26]. Именно поэтому, несмотря на значительное снижение инвазионного притока семян с соседних участков, восстановление

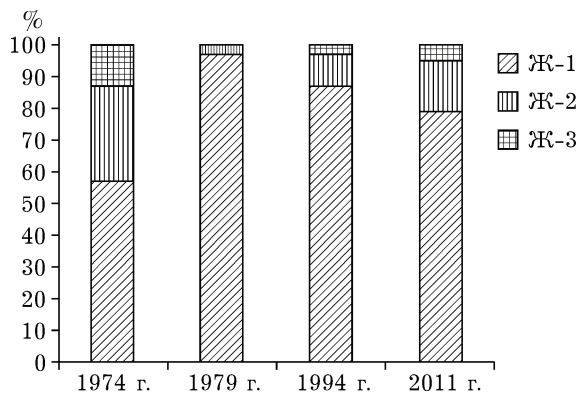


Рис. 4. Локальные изменения виталитетного состава после экспериментальных повреждений в популяции *Soldanella hungarica* Simonk.

популяционного поля продолжается, хотя все чаще вследствие быстрого увеличения собственного репродуктивного потенциала в локусах Т-1. В этот период содержание особей высокой жизненности возрастает здесь до 85 %. Хотя в дальнейшем, эта цифра несколько снижается, но и в 2011 г. особи высокой жизненности доминируют – 79 % (рис. 4). Аналогичные виталитетные спектры вообще характерны для популяций *S. hungarica*, существующих в условиях нелIMITированных пространственных ресурсов [26].

Возвращаясь к онтогенетическим и виталитетным спектрам, следует констатировать, что, претерпев ряд трансформаций, даже к моменту последних учетов (в 2011 г.) они все еще не полностью вернулись к своему исходному состоянию (см. рис. 2, 4). При прочих сравнимых соотношениях абсолютный максимум в спектре онтогенетических состояний и сейчас приходится на старые, а не на зрелые генеративные особи. Но, в отличие от начальных этапов эксперимента, это уже нельзя объяснить изменениями базовой схемы синонтогенеза [26]. Не исключено, что нынешняя ситуация в локусах Т-1 – это следствие недостаточно долгой истории их восстановления после нарушений, а в дальнейшем, все отличия нивелируются. Но пока, спустя вот уже почти сорок лет, локальная структура на нарушенных территориях, еще заметно отличается от структуры остальной популяции.

Обобщенную картину локальной регенерации в популяции *S. hungarica* можно пред-

ставить как последовательность нескольких этапов.

Уже в год начала эксперимента на смежных участках (Т-2, 3, 4) возникают первые ответные реакции. Поскольку их скорость, синхронность и амплитуда не обнаруживают зависимости от протяженности общих границ с территориями (Т-1), можно думать, что адекватность трансляции информации о локальных повреждениях от этого не зависит. На большем удалении (участки Т-5) ответ запаздывает еще на один-два года. Но то, что он практически не отличается от ответа в зоне непосредственного контакта (Т-2, 3, 4), свидетельствует о надежности каналов ее передачи.

По продолжительности локальное усиление репродуктивной активности на неповрежденных участках трансекты соразмерно стандартному периоду популяционных флуктуаций *S. hungarica* в ельнике черничном. В последующем ее уровень постепенно снижается до нормы. Поскольку вегетативная подвижность *S. hungarica* слабая изначально, а долговременный банк семян в ее популяциях не формируется [26], то успех восстановления на поврежденных участках в эти годы полностью детерминируется инвазионным притоком семян. В подобных условиях семена высокой жизненности получают возможность использовать преимущество в интенсивности прорастания, уровне приживаемости и скорости развития всходов. В итоге это приводит к абсолютному доминированию фракции Ж-1 в виталитетном спектре.

В этот период в локальных скоплениях Т-1 отсутствует самоподдержание как процесс, способный обеспечивать непрерывность смены поколений [11, 32]. Все еще преобладает инвазионный принцип возобновления, способствующий сохранению неполноценности онтогенетического состава *S. hungarica* и снижению роли виталитетных групп Ж-2 и Ж-3.

Приблизительно через 5–7 лет (1980–1982 гг.) на поврежденных участках появляются молодые и зрелые генеративные особи, которые интенсивно пополняются из виргинильной группы (см. рис. 2). Поэтому снижение урожая семян и интенсивности их ин-

вазионного притока с соседних территорий (Т-2–5) частично компенсируется урожаем собственных семян на участках Т-1.

В дальнейшем (через 7–10 лет) принцип инвазионного возобновления все больше замещается самоподдержанием, хотя численность особей на 40 % превышает среднюю по популяции. Столь высокая численность объясняется тем, что, в отличие от остальной популяции, на участках Т-1 в этот период преобладают генеты, которые изначально превосходят раметы по репродуктивному потенциалу [26]. Вероятно, подобная избыточность демографического давления заставляет преобладающую часть генеративных особей уходить от него, переходя в неактивное состояние временно не цветущих и покоящихся.

Аналогичная дезактивация особей распространяется и на смежные участки Т-2 и Т-3. Но она затухает уже на небольшом удалении (0,5–1 м) от границ с участками восстановления Т-1. На этом этапе спектр онтогенетических состояний приобретает все признаки нормального, левостороннего с абсолютным максимумом на виргинильной группе. Поскольку в это время на участках Т-1 еще нет особей, успевших полностью пройти жизненный цикл, в спектре временно отсутствует пострепродуктивная (*ss* и *s*) группа. Но высокая численность генет, которые благодаря вегетативному размножению достигли состояния множественных особей (неразделенных синкондивидов) [7, 29], создают ситуацию нарастающего дефицита свободного пространства. В итоге подрост (*p + j + im*) группы Ж-1 теряет свои преимущества в приживаемости и частично замещается подростом из групп Ж-2 и Ж-3. В итоге следует перераспределение виталитетного состава в пользу более компактных особей Ж-2 и Ж-3 (см. рис. 3).

Из-за вариативности стартового состава в конкретных локальных скоплениях Т-1 возникают и сохраняются некоторые различия структурно-функциональных характеристик. Это несколько смазывает начало очередного этапа регенерации, которое сложно датировать столь же определенно, как и предыдущие. Он наступает приблизительно через 18–20 лет от начала эксперимента. Одна-

ко к моменту последних учетов (октябрь 2011 г.) статистический результат всех частных локальных трансформаций нивелируется и кажется уже вполне определенным. Хотя по демографическим и виталитетным показателям он и сейчас не вполне идентичен исходному состоянию 1974 г. (см. рис. 2, 3).

Онтогенетический спектр правосторонний, моноцентрический, временно не полночленный, нормального типа. По сравнению с остальной популяцией в них по-прежнему почти вдвое ниже содержание особей Ж-2 (15–17 %) и Ж-3 (3–7 %), а в спектре онтогенетических состояний преобладает возрастная группа g_3 , а не g_2 . Поэтому текущая ситуация в локусах на участках Т-1 не достигает полного соответствия с исходным статистическим состоянием, которое можно было бы интерпретировать как их окончательное самовосстановление.

В заключение хотим обратить внимание, что в этой статье обсуждена лишь одна из типичных ситуаций фрагментарных разрушений растительных популяций. Несомненно, что между закономерностями локального взаимодействия в эксперименте и глобального поведения популяций существует принципиальная разница, а алгоритмы их регенерации вряд ли будут идентичными. Безусловно, они будут другими у видов иных, нежели *S. hungarica*, биоморф.

Можно констатировать, что последствия локальных нарушений в популяции *S. hungarica* хотя и обратимы, но нивелируются лишь после долгого периода реабилитации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные эксперименты позволяют заключить, что после очаговых нарушений популяционного поля *S. hungarica* процесс восстановления запускается благодаря активизации популяционного резерва соседних участков. Он формирует инвазионный поток семян, параметры которого регламентируются интегральными эффектами группы и только в малой мере – изменениями дифференциальных свойств отдельных особей.

И хотя подобные локальные повреждения не влияют на общее течение популя-

ционных процессов и не изменяют их закономерной динамики, они служат “включателем” ряда поведенческих реакций, позволяющих существенно и оперативно увеличить как плотность инвазионного притока семян, так и скорость и эффективность семенного возобновления на поврежденных участках. Независимо от протяженности общих границ с соседних участков в этот процесс вовлекается большинство репродуктивных особей всех уровней жизненности. И вплоть до появления собственных репродуктивных особей участки Т-1 остаются зависимыми точками напряженности с многовариантными возможностями путей их самовосстановления.

Полученные результаты свидетельствуют, что даже в благоприятных обстоятельствах результаты подобных воздействий сохраняются спустя несколько десятилетий. И даже после них самовосстановление популяций травянистых многолетников до начального уровня не кажется единственно очевидным итогом. Это следует учитывать в планировании хозяйственных воздействий и природо-восстановительных мероприятий.

ЛИТЕРАТУРА

1. Малиновский К. А. Популяционная биология растений: ее цели, задачи и методы // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 50, № 2. С. 5–12.
2. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Гло-тов Н. В. Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973. 277 с.
3. Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 304 с.
4. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 432 с.
5. Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
6. Мамаев С. А., Семериков Л. В. Актуальные вопросы популяционной биологии растений // Экология. 1981. № 1. С. 5–12.
7. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
8. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
9. Майр Э. Популяция, виды, эволюция. М.: Мир, 1974. 466 с.
10. Жилиев Г. Г. Генетические взаимодействия и фенетическое сходство популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в Карпатах // Журн. общ. биол. 1994. Т. 55, № 1. С. 128–139.
11. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.
12. Жилиев Г. Г. Формирование популяционных границ энтомофильных растений в связи с опылением // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50, № 5. С. 646–655.
13. Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.: Наука, 1950. Вып. 1. С. 465–483.
14. Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М., Л.: АН СССР, 1964. Т. 3. С. 132–145.
15. Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Там же. С. 63–125.
16. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: КЗУ, 1989. 146 с.
17. Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 769–784.
18. 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.
19. Григорьева Н. М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М.: МГПИ, 1986. С. 48–58.
20. Falinska K. Przewodnik do badanbiologii i populacjiroslin. Warszawa: PWN, 2002. 583 S.
21. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. М., Л.: АН СССР, 1950. Сер. 3, вып. 6. С. 7–204.
22. Уранов А. А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // V съезд ВБО (Киев, авг. 1973). Киев: Наук. думка, 1973. С. 217–219.
23. Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 67, вып. 3. С. 77–92.
24. Жилиев Г. Г. Ценопопуляции *Soldanella hungarica* Simonk. Черногорского хребта // Укр. ботан. журн. 1985. Т. 42, № 4. С. 27–30.
25. Злобин Ю. А. Популяционная экология. Сумы: Университетская книга, 2009. 264 с.
26. Жилиев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. Львов: ЛПМ НАНУ, 2005. 304 с.
27. Титов Ю. В. Изучение взаимоотношений в элементарных группах // Проблемы аллелопатии. Киев: Наук. думка, 1976. С. 96–98.
28. Титов Ю. В. Эффект группы у растений. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 151 с.
29. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 223 с.

30. Жилияев Г. Г. Виталитетный спектр и его роль в субпопуляционных локусах *Soldanella hungarica* Simink. (Primulaceae) в Карпатах // Сиб. экол. журн. 2011. № 6. С. 885–893.
31. Zhilyaev G. G. Vitality Composition and Role in Subpopulation Loci of *Soldanella hungarica* Simink. (Primulaceae) in the Carpathians // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4, N 6. P. 651–657.
32. Смирнова О. В. Синузальная организация устойчивого лесного фитоценоза // Восточно-европейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 224–228.

Regularities of the Recovery of Natural Populations of Herbaceous Perennials in the Spruce Forests of the Carpathian Mountains

G. G. ZHILYAEV

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

The regularities of the typical stages of self-recovery (regeneration) of the subpopulation structure of *Soldanella hungarica* Simink. after rigid local destructions were generalized relying on the results of multi-year (1974–2011) monitoring on permanent test grounds of the Institute of Carpathian Ecology, NAS of Ukraine, situated near the upper boundary of spruce forest in the Carpathian mountains. It was revealed that under the experimental conditions the point impacts of this kind do not cause general destabilization of population processes. However, they initiate behavioral reactions aimed at the mobilization of population reserve of *S. hungarica* at closely located territories. Unequal roles of individual and group effects in this phenomenon were revealed. The conclusion concerning the determining importance of the vitality composition for the results of the local regeneration of *S. hungarica* population was made. It was stated that self-recovery of the structure of *S. hungarica* on experimental grounds is a long-standing process requiring several ten years.

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