

Популяционная и субпопуляционная динамика *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) 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 многолетнего (1974–2009 гг.) мониторинга обобщены закономерности динамики естественно-исторических популяций *Soldanella hungarica* Simonk. в ельниках Украинских Карпат. Приведены доказательства того, что размеры и виталитетный состав являются главными предпосылками асинхронного принципа функционирования и большой амплитуды динамики элементов в субпопуляционных локусах. На популяционном уровне скорость и масштабность локальной динамики нивелируются. Для популяций характерны обратимость показателей численности и невысокая амплитуда динамики с длительными циклами естественного замещения поколений. Высказано мнение о некорректности использования понятия “малая популяция” в отношении субпопуляционных локусов.

Ключевые слова: популяция, субпопуляционный локус, жизнённость, жизнеспособность.

Глобальный процесс антропогенной деградации окружающей среды сопровождается необратимым распадом многих естественно-исторических популяций организмов. Это заставляет исследователей концентрировать свое внимание на анализе популяционных процессов, возникающих в подобных ситуациях. При всей прикладной значимости подобного подхода надо признать, что он базируется на периодических маршрутных учетах или на непродолжительных (1–2 года) стационарных наблюдениях. Поэтому его результаты больше отражают статическое представление о состоянии популяций в конкретный (иногда, случайный) момент времени, но не позволяют в полной мере учесть закономерности менее заметной естественной динамики как предпосылки их самосохранения.

Ситуация усугубляется еще и тем, что исследовательские программы, рассчитанные на 10–20 лет, чрезвычайно редко получают

финансовую поддержку. А ограничение их сроков нередко заставляет пользоваться статистикой различных ведомств, малоприспособленной для полноценного научного анализа.

Учеты несистемной динамики особей, высаженных на опытных участках [1, 2], или имитационное моделирование, основанное на простейших популяционных взаимодействиях [3, 4], нельзя считать приемлемыми альтернативами многолетним исследованиям природных популяций. Это дополнительные приемы, которые не могут подменить классические методы популяционного анализа.

Очевидна крайняя необходимость исследований на базе долговременного (10–20 лет и более) мониторинга за естественными процессами, происходящими в природных популяциях, не подверженных антропогенным воздействиям. На сегодняшний день подобный мониторинг возможно реализовать не на массовых объектах, а лишь в отношении небольшой группы характерных и удобных для анализа (“модельных”) видов растений. Такой

Жиляев Геннадий Георгиевич

путь продолжительного и углубленного анализа не только дополнит, но, вероятно, заставит реально оценить эффективность традиционных природоохранных мероприятий и действительно объективно регламентировать безопасные уровни эксплуатации природных ресурсов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Работы выполнены на базе биологического стационара Института экологии Карпат НАН Украины. Здесь, на территории Карпатского национального парка, у верхней границы еловых лесов с 1974 по 2009 г. осуществлен мониторинг за естественной динамикой популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae). Этот травянистый многолетник, представитель короткокорневищной неявнополлицической биоморфы [5], выбран как модельный объект популяционного анализа [6].

Основой работы стали результаты ежегодного полномасштабного картирования на ленточной трансекте общей площадью 50 м² с учетными площадками по 0,5 м², расположенной в растительном сообществе *Piceetum myrtillosum* (1340 м над ур. м.) на северном склоне горы Пожижевской (Карпаты). В течение 35 лет учитывались изменения пространственных позиций, возрастных, виталитетных и ритмологических характеристик расположенных здесь особей *S. hungarica* [7, 8].

Исходя из регламента и тематики этой статьи, мы ограничиваемся в ней обсуждением фактов, связанных с естественной динамикой наиболее общих (базовых) параметров на популяционном и субпопуляционном уровнях.

Исследования базировались на традиционных методах популяционного анализа растений [5, 6, 8–13]. Для возрастной дифференциации особей использовали традиционные обозначения: v – виргинильные; g_1 – молодые генеративные; g_2 – зрелые генеративные; g_3 – старые генеративные [14]. Уровни жизненности обозначены как: Ж-1 – высокий; Ж-2 – средний; Ж-3 – низкий [10, 15]. Жизненность – неизменная и необратимая в постэмбриональном онтогенезе разнокачественность особей, отражающая их потенциал развития. Она определена и обоснована по соответствующему кодексу количественных и качественных признаков [6, 16].

Все пространственно разделенные локальные группы особей, контуры которых хорошо различимы, дифференцировали как мелкие (диаметром до 1 м) и крупные (диаметром свыше 1 м) субпопуляционные локусы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на отсутствие антропогенных воздействий в течение всего периода наблюдений, субпопуляционные локусы *S. hungarica* перманентно находятся в состоянии динамических изменений. Их большой размах периодически приводит субпопуляционные локусы в депрессивное состояние, сменяющееся периодами интенсивного развития, которые не во всех случаях заканчиваются восстановлением исходных демографических и виталитетных параметров. Вследствие существенных различий в показателях смертности и темпах развития, присущих особям разного возрастного состояния и жизненности [16, 17], локусы отличаются друг от друга не только показателями численности особей или уровнем заполнения ими пространства, но и качественными показателями. В итоге возникает характерная для растительных популяций системная асинхронность функционирования ее групповых элементов, хотя на уровне всей популяции амплитуда подобных элементных колебаний в субпопуляционных локусах полностью нивелируется (рис. 1) [18, 19].

Внутри популяций обнаружена принципиальная разница между крупными и мелкими локусами не только в динамике элементов, но и в тенденциях развития. В мелких локусах численность особей неуклонно возрастала – от 25 шт./м² в 1974 г. до 205 в 2002 г. При этом что численность за это время увеличилась более чем в 8 раз, прирост линейных размеров и площади локусов оказался значительно меньшим – 20 и 37 % соответственно. Таким образом, есть основание думать, что на этом этапе стратегия развития мелких локусов направлена не на пространственную экспансию, а на удержание и организацию уже занятой ими территории. Видимым результатом подобной стратегии становится все более плотная “упаковка” особей, обитающих на единице пространства (экстенсивный принцип развития). Более того, первые 12 лет наблюдений (1974–1986 гг.) локальное увели-

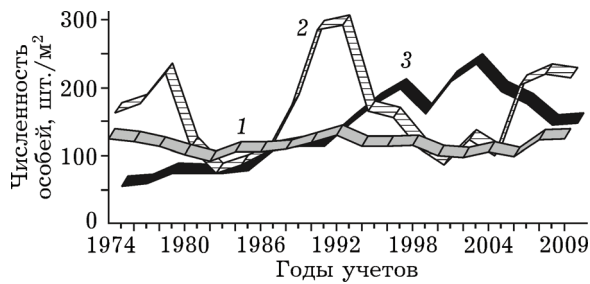


Рис. 1. Многолетняя динамика численности *Soldanella hungarica* в растительном сообществе *Piceetum myrtillosum* (Карпаты).

1 – популяция; 2 – крупные субпопуляционные локусы; 3 – мелкие субпопуляционные локусы

чение численности особей вообще не сопровождалось каким-либо территориальным приростом. И лишь по прошествии 4–5 лет, когда численность особей перестала изменяться, стабилизовавшись на уровне 78–84 шт./м², последовало новое, “взрывное” увеличение численности, достигшее к 2002 г. своего наивысшего показателя – 205 шт./м². По всей вероятности, в этот период внутренние пространственные ресурсы локусов в значительной мере исчерпались и дальнейший прирост численности стал невозможным без их территориального расширения (рис. 2).

То, что численность особей (205 шт./м²) уже превышает оптимальную, подтверждается резким возрастанием в такой ситуации смертности особей, в первую очередь группы подростка. В итоге общая численность особей снижается и стабилизируется на уровне 12–116 шт./м². Поскольку эта цифра близка к показателю средней популяционной численности, то, вероятно, она соответствует оптимальной численности *S. hungarica* в сообществе *Piceetum myrtillosum*.

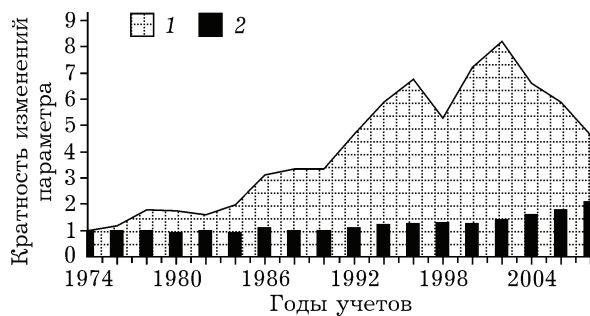


Рис. 2. Изменения соотношений между численностью особей (1) и площадью мелких локусов (2) популяции *Soldanella hungarica* в растительном сообществе *Piceetum myrtillosum*

Иная ситуация в крупных локусах, динамика которых лишена тенденций, присущих мелким локусам. При всей изменчивости параметров крупных локусов можно говорить о закономерном и прогнозируемом по периодичности и амплитуде колебательном принципе (см. рис. 1). Внешне это очень напоминает популяционную динамику, но с тем лишь отличием, что ее амплитуда (диапазон) значительно превосходит популяционную – от 59 шт./м² в 1982 г. до 277 в 1992 г. А вот время полного цикла (периодичность) подобной динамики в крупных локусах значительно короче, чем в популяции. Эти факты свидетельствуют, что и в крупных субпопуляционных локусах все еще отсутствует эффективный механизм системной стабилизации. Мы видим в этом одно из важнейших, принципиальных отличий локусов от естественно-исторических популяций с присущей им многовариантной саморегуляцией.

За годы наших наблюдений не зафиксировано сколько-нибудь значительных и необратимых изменений в показателях средней численности, пространственных размерах или в геометрическом контуре популяции *S. hungarica*. К примеру, в начале (в 1974 г.) и в конце наблюдений (2009 г.) средняя численность особей в популяции *S. hungarica* была 125 и 123 шт./м² соответственно. Хотя с периодичностью 14–15 лет имели место ее низкоамплитудные (от 92 до 130 шт./м²) колебания.

Таким образом, характерным признаком субпопуляционных локусов является значительная амплитуда изменений их базовых параметров. Она сохраняется как при циклическом (крупные субпопуляционные локусы), так и нециклическом (мелкие субпопуляционные локусы) характере их развития. Это означает, что любые субпопуляционные локусы представляют собой нестабилизированные и несистемные, следовательно, нежизнеспособные образования [6, 20]. Поэтому практика, когда отдельные локусы, сохранившиеся после распада естественно-исторических популяций, интерпретируются как “минимальные” или “малые” популяции, кажется нам необоснованной [21]. Возможно, что при стечении уникально благоприятных обстоятельств подобные популяционные “осколки” способны трансформироваться в особое системное единство, которое можно было бы называть

естественно-исторической популяцией [22], однако многолетние итоги популяционных исследований на территории Карпат пока не дали ни одного позитивного примера подобного прогресса постпопуляционных остатков.

Непреложным фактом, который следует из анализа субпопуляционной динамики *S. hungarica*, является отсутствие синхронизации динамики между различными локусами. Этот феномен нельзя объяснить разной интенсивностью действующих на локусы фоновых экологических факторов [23]. Ведь по большому счету их нет! С другой стороны, совершенно очевидно, что должны существовать предпосылки, реально приводящие к элементным и пространственным изменениям локусов.

Проведенные исследования подтверждают факт, что главной предпосылкой асинхронного развития субпопуляционных локусов является их виталитетная гетерогенность. Именно через уникальные соотношения особей разной жизненности задаются реальные темпы, вариантность, время и эффективность оборота поколений в локусах, т. е. сценарий их индивидуального развития, и как интегральный эффект этого – функционирования популяции в целом [5, 6].

Известно, что особи (кондивидуумы, клоны) разной жизненности, даже находясь в одинаковом возрастном состоянии, существенно различаются по своим габитуальным и функциональным признакам – плодovitости, биомассе, онтогенезу, уровню смертности потомства и др. [6]. Таким образом, последствия виталитетной гетерогенности особей неминуемо скажутся не только на отдельных групповых характеристиках, но будут воздействовать на показатели общей эффективности размножения или расселения и на локальном, и на популяционном уровне [24].

Более того, учеты продолжительности пребывания особей разной жизненности в соответствующих возрастных состояниях (рис. 3) свидетельствуют, что через виталитетный состав регламентируется общая скорость оборота поколений, следовательно, и скорость распространения генетической информации в популяции [25]. К сожалению, в исследовательской практике виталитетной стороне популяционной организации пока не уделяется должного внимания.

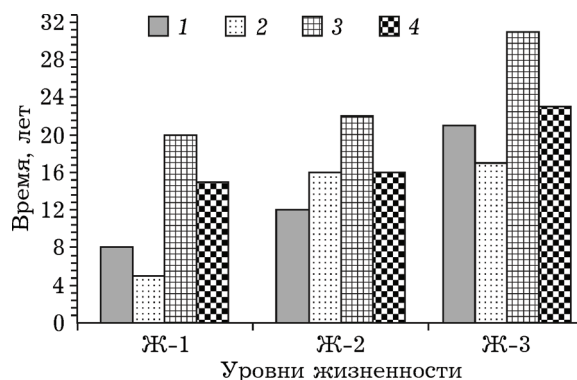


Рис. 3. Продолжительность возрастных состояний особей *Soldanella hungarica* в зависимости от уровня их жизненности: 1 – виргинильные; 2 – молодые генеративные; 3 – зрелые генеративные; 4 – старые генеративные

Факты свидетельствуют [6], что на общем “усредненном” фоне конкретных условий, в которых оформилась и существует всякая популяция со всеми заложенными в ней тенденциями развития, ее элементы подвержены многим случайным внешним воздействиям. Реагируя на них, субпопуляционные локусы, даже те, что находятся в составе одной и той же популяции, могут приобретать значительные отличия не только по формальным, но и по базовым признакам (см. таблицу). Это означает, что адекватный популяционный анализ требует непременно учета двух аспектов – общего (популяционного) и элементного (субпопуляционного) во всем характерном диапазоне локальных местообитаний.

Безусловно, что в одной статье сложно обсудить все многообразие характерных локальных реакций *S. hungarica*. Но можно резюмировать, что скоротечность локальной структуры является абсолютно нормальным следствием асинхронного принципа функционирования субпопуляционных локусов на этапах их становления и обновления [18, 26].

Этого нельзя сказать в отношении популяции в целом. Более того, несмотря на чрезвычайно неблагоприятные изменения погодных условий, которые отмечались в отдельные годы, и периодические ветровалы на границе еловых лесов в Карпатах, за всю 35-летнюю историю наших наблюдений популяция *S. hungarica* не претерпела сколько-нибудь серьезных изменений ни по своему составу, ни по занимаемым в экосистеме позициям [27]. В отличие от субпопуляционных

**Возрастной и виталитетный состав субпопуляционных локусов *Soldanella hungarica*
в *Piceetum myrtillosum* на учетной площадке 500 м²**

№ локуса	Содержание генеративных особей разной жизненности, %*									Площадь локусов, м ²
	Ж-1			Ж-2			Ж-3			
	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃	
1	6	12	14	13	2	27	11	5	10	3,1
2	–	6	2	27	27	12	4	15	7	0,38
3	–	–	–	–	–	6	24	29	41	0,07
4	27	5	–	14	33	7	–	11	3	1,1
5	6	7	12	13	19	29	3	7	4	19,6
6	14	14	17	2	15	10	6	9	13	7,0
7	–	12	16	14	29	15	2	3	9	2,0
8	–	–	3	–	12	47	32	6	–	0,1
9	11	13	24	24	23	5	–	–	–	2,8
10	10	23	11	17	11	12	6	7	3	3,4
11	2	10	19	18	1	13	13	11	13	1,5
12	–	12	15	12	16	10	9	12	14	0,6
13	11	12	11	12	11	23	–	19	1	2,5
14	40	27	2	12	4	7	8	–	–	0,2
15	12	17	1	–	14	32	10	4	10	0,8
15	16	4	19	10	19	22	4	5	1	10,7
16	3	–	–	–	–	7	19	30	41	0,1
17	–	26	10	9	21	21	–	2	11	0,5

* Отдельно по каждому локусу.

популяционные реакции на подобные воздействия обратимы по своей природе, не вызывают критических изменений динамических процессов и не угрожают жизнеспособности природных популяций *S. hungarica*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подход к сравнительному исследованию динамики численности на популяционном и субпопуляционном уровнях позволяет глубже раскрыть суть процессов, происходящих в природных популяциях, и теснее увязать их с экспериментальными данными. Виталитетную гетерогенность состава следует считать одним из факторов, регламентирующих репродуктивные потенции на субпопуляционном и популяционном уровнях.

Саморегуляция численности и состава популяций реализуется как кумулятивный эффект субпопуляционной динамики. Поэтому широкие исследования закономерностей динамических процессов субпопуляционных локусов могут стать реальным ключом для познания регулирующих и модифицирующих механизмов устойчивого жизнеобеспечения

растительных популяций. Асинхронность развития, возникающая как результат сложных локальных взаимоотношений со средой обитания, нивелируется на уровне популяций и не затрагивает стабильности их главных системообразующих признаков.

ЛИТЕРАТУРА

- Gausing D. H. Marine ecology and fisheries. Cambridge: Univ. Press, 1977. 278 p.
- Slobodkin I. B. Growth and regulation of animal population. N.Y.: Holt, Rinehart and Winston, 1961. 184 p.
- Меншуткин В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. 196 с.
- Komarov A. S., Palenova M. M., Smirnova O. V. The concept of description of plants ontogenesis and cellular automata model of plant populations // Ecological Modeling. 2003. N 170. С. 427–439.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1976. 216 с.
- Жилаев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. Львов: ЛПМ НАН Украины, 2005. 304 с.
- Малиновский К. А., Работнов Т. А. Изучение луговых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974. С. 318–331.
- Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 278–332.

9. Григорьева Н. М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М., 1986. С. 48–58.
10. Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 769–784.
11. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений. Сумы: Университетская книга, 2009. 264 с.
12. Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 249–278.
13. Falińska K. Przewodnik do badań biologii i populacji roślin. Warszawa: PWN, 2002. 588 s.
14. Уранов А. А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // Тез. докл. V съезда ВБО (Киев, 12 авг. 1973 г.). 1973. С. 217–219.
15. Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 67, вып. 3. С. 77–92.
16. Жилиев Г. Г. Идентификация уровней жизненности в онтоморфогенезе травянистых многолетников // Укр. ботан. журн. 2005. Т. 62, № 5. С. 687–698.
17. Жилиев Г. Г. Изменения базовых признаков жизнеспособности *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в естественных экотонах Карпат // Укр. ботан. журн. 2006. Т. 63, № 3. С. 369–376.
18. Жилиев Г. Г. Пространственная структура как фактор устойчивости семенного возобновления растений в экотонах // Сиб. экол. журн. 2008. № 4. С. 589–594.
19. Царик Й. В., Жилиев Г. Г., Кияк В. Г. и др. Жизнеспособность популяций растений высокогорий Украинских Карпат. Львов: Меркатор, 2009. 172 с.
20. Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
21. Кияк В. Г. Стратегия малочисленных популяций // Структура популяций редких видов флоры Карпат. Киев, 1998. С. 93–104.
22. Малиновский К. А. Задачи и методы изучения динамики популяций растений // Динамика популяций травянистых растений. Киев, 1987. С. 3–9.
23. Коновалов С. М., Чистяков В. А. Динамика численности и биомассы репродуктивной части популяции на субпопуляционном уровне // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48, № 4. С. 477–492.
24. Жилиев Г. Г. Виталитетная дифференциация и эффекты группы в семенном возобновлении *Soldanella hungarica* в популяциях Карпат // Современное состояние и пути развития популяционной биологии. Ижевск, 2008. С. 127–129.
25. 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.
26. Работнов Т. А. Факторы устойчивости наземных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 4. С. 67–76.
27. Жилиев Г. Г., Царик Й. В. Структура популяций травянистых растений в растительных сообществах Карпат // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 88–96.

Population and Subpopulation Dynamics of *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) in Spruce Forests of the Karpaty

G. G. ZHILYAEV

Institute of Ecology of the Karpaty, NAS of Ukraine
79026, Ukraine, L'viv, Kozel'nitskaya str., 4
E-mail: ggz.lviv@gmail.com

Regularities of the dynamics of naturalistic populations of *Soldanella hungarica* Simonk. in the spruce forests of the Ukrainian Karpaty are generalized on the basis of the results of long-term monitoring (1974–2009). It is proved that the size and vitalitет composition are major prerequisites of the asynchronous principle of functioning and the large amplitude of the dynamics of elements in subpopulation loci. The rate and scale of the local dynamics are smoothed out at the population level. Reversibility of population number and low amplitude of the dynamics with long-term cycles of natural substitution of the generations are characteristic of the populations. It is suggested that the use of the term «small population» is incorrect with respect to subpopulation loci.

Key words: population, subpopulation locus, vitality, vital capacity.