

**Закономерности изменений популяционной структуры
Homogyne alpina (L.) Cass. (Asteraceae)
в процессе демутации растительных сообществ
на субальпийских лугах в Карпатах**

Г. Г. ЖИЛЯЕВ

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

Статья поступила 22.12.2014

Принята к печати 25.02.2015

АННОТАЦИЯ

Обобщены результаты многолетнего мониторинга (1974–2013 гг.) модельной популяции *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) в процессе демутационных смен растительности на субальпийских лугах Карпат. Установлены закономерности структурных трансформаций и принципы авторегуляции этой популяции. Сделан вывод об особой роли микропопуляций как очагах формирования потоков поколений и сохранения гетерогенности популяционных элементов.

Ключевые слова: микропопуляция, природная популяция, жизнённость, жизнеспособность, авторегуляция, онтогенез.

Представление о природных (естественно-исторических) популяциях как системном единстве соподчиненных единиц, связанных общностью происхождения, заставляет признать системную иерархию их фундаментальным организующим принципом [Малиновский и др., 1988]. В современной экологии утвердились взгляды, согласно которым пространственно-функциональная мозаичность природных популяций обусловлена дискретностью распределения экологических факторов.

В популяционной биологии системные исследования, посвященные различным аспектам жизни природных популяций, закономерностям их функционирования и авто-

регуляции, относятся к сложным. Однако на их основании можно объективно обобщить и однозначно интерпретировать многие спорные теоретические вопросы популяционной биологии, качественно повысить эффективность природоохранной практики и адекватность нормирования хозяйственной практики, не угрожающей природному биоразнообразию [Малиновский, 1986].

По многим обстоятельствам реалии исследовательской практики популяционного анализа зачастую заставляют базироваться на непродолжительных наблюдениях формальных проявлений популяционной гетерогенности или маршрутных учетах разрозненных,

частных фактов в произвольно выбранные моменты популяционной жизни. На подобных основаниях сложно получить развернутое, целостное представление о системном функционировании и механизмах жизнеобеспечения популяций. Кроме того, вариативность популяционной структуры, взаимопереплетение действующих факторов и распределение популяционных элементов по их градиентам еще больше ограничивают возможность для адекватной интерпретации полученных результатов.

Многие из этих проблем снимаются, если базироваться на результатах многолетнего популяционного мониторинга и учета динамики популяционных элементов на постоянных пробных площадях. Безусловно, они требуют соответствующего материального обеспечения и скрупулезного подхода, однако позволяют в реальном времени видеть действие механизмов самовосстановления и сохранения жизнеспособности природных популяций. В этой статье представлены результаты стационарных исследований с целью выявления характерных трансформаций популяционной структуры и обоснования роли микропопуляций как императивных элементов самосохранения модельной популяции *Homoglyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) в процессе естественной демутиации на субальпийских лугах Карпат.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в период 1974–2014 гг. на территории биологического стационара Института экологии Карпат НАН Украины. По своей продолжительности на неизменных участках, методиках и модельных объектах это уникальный случай, даже для мировой научной практики.

Модельным объектом мониторинга явилась популяция подбелника альпийского *Homoglyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae). Это травянистое длиннокорневищное вегетативноподвижное многолетнее растение – типичный представитель явнополицентрических биоморф [Ценопопуляции..., 1976]. Нижняя граница *H. alpina* в Карпатах проходит на высоте 900–920 м над ур. м. Этот вид обычен в растительных сообществах альпийского, субаль-

пийского и лесного поясов и зачастую входит в группу дополняющих или стабилизирующих популяций [Жилиев, Царик, 1993].

Исследования проведены за верхней границей елового леса (1360 м над ур. м.) на субальпийском лугу северного макросклона горы Пожижевская. До начала 1974 г. здесь располагалось пастбищное сообщество белоусника чистого (*Nardetum strictae*). Изъятие этой территории из хозяйственного оборота (1974 г.) стало причиной демутиационных процессов и последовательной смены доминантов: *Nardus stricta* L., *Festuca rubra* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Vaccinium myrtillus* L. В настоящее время здесь наблюдается активное самовосстановление ельников, а ряд популяций, в том числе *H. alpina*, постепенно приобретают черты инвазионно-регрессивных.

На каждом из 200 учетных квадратов (0,5 × 0,5 м) ленточной трансекты общей площадью 50 м² ежегодно картировали пространственное расположение особей *H. alpina*, отмечая их жизненность (виталитет), изменение возрастного состояния, закономерности возрастных переходов, скорость и эффективность замещения поколений при семенном или вегетативном размножении. В этом использовали общепринятые методы популяционного анализа [Работнов, 1949, 1950а, б, 1960; Малиновский, Работнов, 1974; Григорьева, 1986; Злобин, 1989; Жукова, 1995; Falicska, 2002; и др.].

В развитие идей виталитетного анализа Ю. А. Злобина [1989] мы разделяли понятия жизненность (как дискретный и необратимый в онтогенезе индивидуальный признак) и жизненное состояние (как континуальную и частично обратимую характеристику всякой особи) [Жилиев, 2005а, б; и др.].

Использовали традиционную индексацию онтогенетических (возрастных) состояний особей: семена (se), всходы (р), ювенильные (j), иматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g₁), зрелые генеративные (g₂), старые генеративные (g₃), субсенильные (ss), сенильные (s) и уровней жизненности: высокая (Ж-1), средняя (Ж-2) и низкая (Ж-3) [Работнов, 1950б; Уранов, 1960, 1973].

Аналогичным образом все перечисленные параметры учитывали и в компактных посе-

лениях (микрораспространениях) *N. alpina* [Жилиев, 2011]. Под ними понимали дискретные группы особей, связанные общностью происхождения и сформировавшиеся в микросайтах – специфичных многовидовых группах на небольших (обычно в несколько десятков квадратных метров) территориях [Уиттекер, 1980]. На основании онтогенетического состава состояние популяции оценивали в категориях регрессивных, инвазионных или нормальных, а по критерию виталитетного состава – в категориях процветающих, равновесных или депрессивных [Уранов, Смирнова, 1969; Ценопопуляции..., 1976; Злобин, 1989].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

До 1974 г. территория исследований занималась характерными пасторальными сообществами с доминированием *N. stricta* [Малиновский, 1959, 1980]. Процессы демутиации, которые начались после ее заповедания, сопровождались сменой доминантов [Малиновский и др., 1984]. Это происходило достаточно быстро, и к 1980–1981 гг. *N. stricta*, утратив статус монодоминанта, разделил его с *F. rubra*. Спустя еще несколько лет (1983–1984 гг.) *F. rubra* стал единственным доминантом. Аналогично проходили смены доминирующих популяций: *D. cespitosa*, а затем *V. myrtillus* (рис. 1).

Хотя сейчас на исследуемой территории происходит естественное восстановление по-

пуляции ели европейской *Picea abies* (L.) Karsten, однако доминирующие позиции продолжает сохранять *V. myrtillus*. Таким образом, за 40 прошедших лет, здесь произошло четыре монодоминантных и три переходных (с совместным доминированием замещаемой и замещающей популяций) смены. Естественно, что это изменило состав в группах ведущих, стабилизирующих, дополняющих и случайных популяций [Жилиев, Царик, 1993]. Некоторые популяции исчезли, а часть их деградировала до небольших фрагментов (популяционных остатков) без закономерной перспективы.

Популяция *N. alpina* все это время оставалась жизнеспособной. Ситуация изменилась только в последние годы, когда деградация ее виталитетного и онтогенетического составов стала критической. В числе вероятных причин можно назвать отрицательную сопряженность (по А. А. Уранову [1968] – взаимозависимые изменения микровстречаемости во взаимоотношениях действующего (*V. myrtillus*) и семенным подростом подчиненного (*N. alpina*) видов. Поскольку эта сторона межпопуляционных взаимоотношений *V. myrtillus* и *N. alpina* уже обсуждалась [Жилиев, 2005а; Zhilaiew, Gissowski, 1998; и др.], мы только констатируем факт отрицательной сопряженности между ними и приведем наиболее характерные показатели эмпирической линии регресса по критерию микровстречаемости. Так, при микровстречаемости *V. myrtillus*

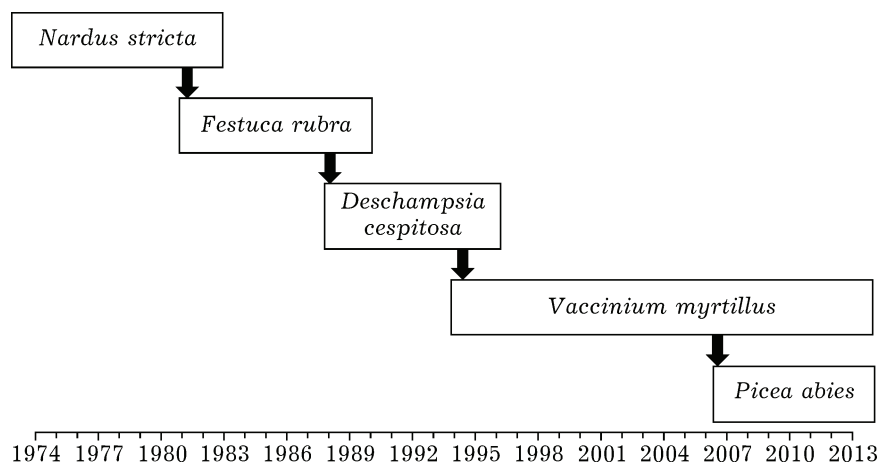


Рис. 1. Хронология и последовательность демутиационных смен доминантов на пробной площади субальпийского луга в Карпатах (1974–2014 гг.)

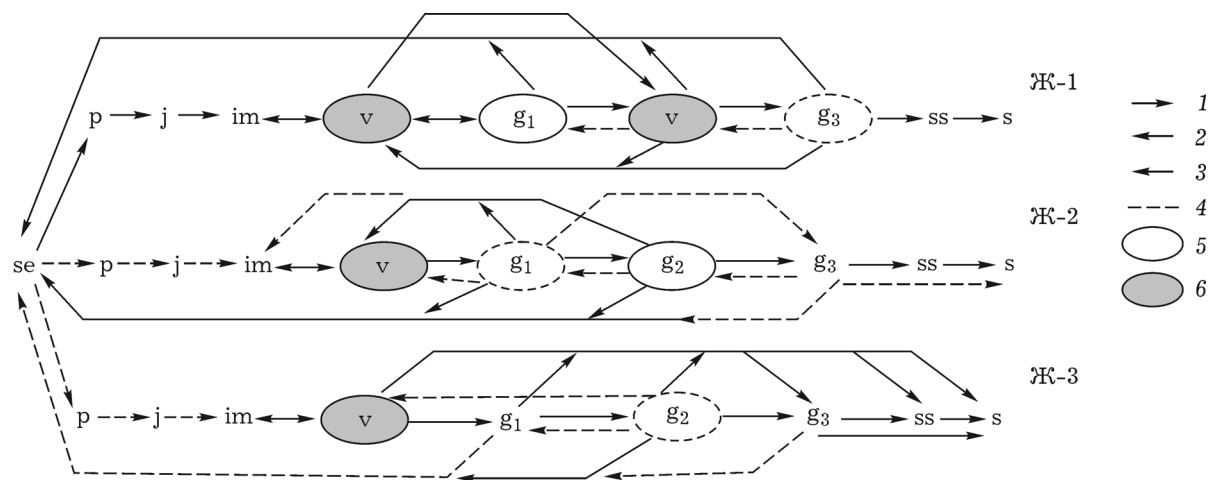


Рис. 2. Особенности синонтогенеза *Homogyne alpina* в субальпийских луговых сообществах Карпат на разных уровнях жизненности: Ж-1 – высокий, Ж-2 – средний, Ж-3 – низкий.

1 – процессы старения; 2 – процессы омоложения; 3 – облигатные связи онтогенетических групп; 4 – эпизодические связи онтогенетических групп; 5 – вегетативное размножение неомоложенным потомством; 6 – ключевые онтогенетические группы

0,1 ± 0,01 прорастает до 92 % семян *H. alpina*, из которых 63 % отмирают еще на стадии всходов. При микровстречаемости *V. myrtilillus* 0,3 ± 0,01 всхожесть семян у *H. alpina* падает до 51 %, а смертность в группе всходов – до 79 %. Интересно, что дальнейшее увеличение микровстречаемости *V. myrtilillus* перестает влиять на общую всхожесть семян *H. alpina*, периодические колебания которой не превышают стандартной ошибки среднего ±4,1 %. Однако, в отличие от показателя всхожести, смертность всходов по-прежнему возрастает, а при микровстречаемости *V. myrtilillus* 0,48–0,53 регулярное семенное возобновление в популяции *H. alpina* прекращается.

Это является предпосылкой для соответствующих негативных изменений дифференциальных признаков ее жизнеспособности и позиций в сообществе. Хотя подобные регрессивные тенденции структурной трансформации популяции *H. alpina* очевидны, по формальным признакам она остается нормальной, зрелой, равновесной. Дифференцированные учеты по возрастным группам указывают на катастрофическое снижение численности ювенильных особей. Этот процесс, начавшийся еще в 2000 г., сейчас стал главным препятствием для семенного возобновления. И дело тут не только в негативном воздействии популяции *V. myrtilillus* на подрост *H. alpina*, но и в значительном (почти стократном) снижении урожая семян вслед-

ствие снижения потенциала репродуктивных особей и их массового перехода в состояние временно нецветущих, покоящихся, квазисенильных и пр. В итоге катастрофически нарушился общепопуляционный баланс замещения поколений и обновления генет.

Негативные эффекты от подобных нарушений смягчаются онтогенетическими модификациями (поливариантностью синонтогенеза), в которых ослабление притока генет компенсируется вегетативным пополнением омоложенным потомством (раметами). Поскольку подобная замена неравнозначна, то исключительно вегетативное размножение не может полностью компенсировать семенное возобновление и расценивается как временный механизм самовозобновления популяций [Жилияев, 1986]. Кроме того, к глубокому вегетативному омоложению у *H. alpina* способны исключительно растения из ключевых групп [Жилияев, 2005а]. Это виргинильные, а в пуле высокой жизненности еще и зрелые генеративные особи (рис. 2). Поэтому даже при явном затухании семенного омоложения быстрой критической деградации популяционной структуры препятствует активное вегетативное размножение и омоложение вегетативного потомства из группы ключевых особей. Однако в настоящий момент потенциал этого механизма жизнеобеспечения в популяции *H. alpina* уже исчерпан. Об этом свидетельствует тот факт, что при абсолютном (75 %)

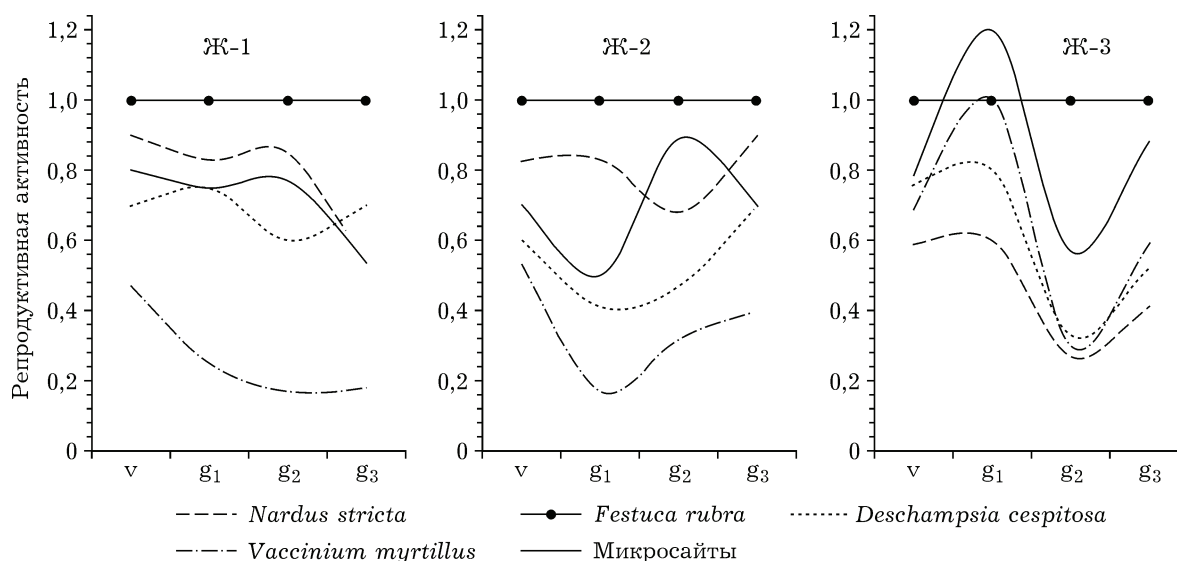


Рис. 3. Изменения репродуктивной активности *Homoglyne alpina* по онтогенетическим (v, g₁, g₂, g₃) и виталитетным (Ж-1, Ж-2, Ж-3) группам после смены доминантов на субальпийском лугу в Карпатах (1974–2014 гг.)

преобладании ключевых (v) особей, пополнение генеративной группы их вегетативным потомством снижается.

Принципиально иная ситуация складывается в микропопуляциях. Хотя вследствие асинхронности развития некоторые из них заметно различаются по своим структурным параметрам, за все время наблюдений в своем статистическом множестве на всей исследованной территории они оставались в рамках флуктуативной динамики. То есть на фоне существенных изменений состава, которые имели место в популяции *H. alpina*, демулационные процессы никак не повлияли на характер замещения поколений в микропопуляциях.

Интересно, что спектр онтогенетических состояний в них не левосторонний, а центрирован, его абсолютный максимум формируют исключительно зрелые генеративные особи. Общая доля всей генеративной фракции (g₁ + g₂ + g₃) еще выше – около 60 %. В итоге урожай семян в микропопуляциях всегда значительно превышает минимальный, необходимый для сбалансированного замещения генет [Жилияев, 2013]. Важно, что подобная избыточность урожая семян и их расселение за пределы микропопуляций способствует семенному омоложению в остальной части популяции *H. alpina*, особенно вблизи микросайтов.

Любопытно, что направленность, дистанции расселения и интенсивность возобновления дифференцируются по возрастным и виталитетным категориям особей. То есть характер, диапазон и эффективность механизмов авторегуляции непосредственно зависят от виталитетного и онтогенетического составов популяции *H. alpina*.

Если репродуктивную активность особей принять критерием оптимальности экологических условий, то в популяции *H. alpina* она оказалась наиболее высокой в период доминирования *F. rubra* (1982–1988 гг.). В дальнейшем, после замещения *F. rubra* на *D. cespitosa*, а затем на *V. myrtillus*, репродуктивная активность особей *H. alpina* снижалась во всех онтогенетических и виталитетных группах (рис. 3).

Если показатель репродуктивной активности дифференцировать по возрастным группам, обнаруживаются следующие закономерности:

– во-первых, в период доминирования *V. myrtillus* активность возобновления всех возрастных групп в популяции *H. alpina* снижается до своих минимальных значений. Следовательно, подобные ценогические условия наименее благоприятны для нее;

– во-вторых, в силу того, что экологические оптимумы у особей разной жизненности неидентичны, эти особи неодинаково

реагируют на вариации воздействующих факторов. Соответственно, в процессе демутиации изменяется и участие этих групп в жизнеобеспечении популяции. К примеру, с началом доминирования популяции *V. myrtillus* репродуктивная активность виргинильных особей в группах Ж-1, Ж-2, Ж-3 снизилась в 2,1, 1,6, 1,4 раза соответственно. Аналогично реагировали и другие возрастные группы. Однако поскольку в этих условиях особи низкой жизненности изменили свою вегетативную активность меньше остальных, их относительное участие и роль в процессах обновления поколений в популяции *H. alpina* усилилась (см. рис. 3);

– в-третьих, в каждой группе жизненности реакции особей дифференцируются еще и в соответствии с их онтогенетическим (возрастным) состоянием. Например, в условиях, когда доминирует популяция *V. myrtillus*, репродуктивная активность *H. alpina* снижается по всем возрастным группам, кроме группы молодых генеративных. У последних она не подавляется, а вновь активизируется до своего максимального уровня, зарегистрированного в период доминирования *F. rubra*.

Это подтверждает, что экологические оптимумы и толерантность к действующим факторам формируются в соответствии с онтогенетической и виталитетной дифференциациями состава как базовыми предпосылками эффективной авторегуляции природных популяций [Жилиев, 2005а].

Начиная исследования, мы ожидали, что ответные реакции популяции *H. alpina* на заповедание в той или иной мере будут повторяться и в микропопуляциях. Это не нашло своего подтверждения. Как уже указывалось, за все 40 лет наблюдений виталитетно-онтогенетическая структура микропопуляций *H. alpina* существенно не менялась. Вероятно, это результат стабильности ценологических условий в микросайтах, где смен доминантов не происходило. И все это время микропопуляции *H. alpina* оставались очагами стабильности и донорами семян для остальной популяции. В общих чертах, это повторение донорно-акцепторного принципа интеграции континуальных природных популяций [Жилиев, 1994]. Подобный механизм самосохранения напоминает и метапопуляционный, когда на фоне общей подвижности

состава в метапопуляциях остаются разобценные (изолированные) очаги стабильности, синхронные всплески активности которых периодически сопровождаются их пространственным объединением и свободным генетическим обменом.

Но это только внешняя аналогия. В отличие от локальных очагов в составе метапопуляций, микропопуляции характеризуются незначительными размерами, случайным распределением в популяционном поле и не пребывают в генетической изоляции ни друг от друга, ни от остальной части популяции. При этом вследствие асинхронного развития микропопуляции могут различаться по многим дифференциальным и интегральным параметрам: численности особей, типу виталитетной или онтогенетической структур, базовым вариантам онтогенеза и др.

Кроме того, амплитуды реакций у особей, даже идентичных по своему виталитетно-онтогенетическому состоянию, в популяции и микропопуляциях разные. К примеру, при доминировании *V. myrtillus*, когда репродуктивная активность особей Ж-1 (в зависимости от онтогенетического состояния: g_1 ; g_2 ; g_3) в популяции *H. alpina* упала до 14–47 % от максимума, в микропопуляциях она составила 54–80 %. Аналогично реагировали особи средней жизненности, Ж-2: 17–53 и 50–89 % соответственно. В группе Ж-3 репродуктивная активность заметно (до 30 %) снизилась только среди зрелых генеративных особей (в микропопуляциях, до 57 %). При этом, активность молодых генеративных особей низкой жизненности вернулась к своему максимальному показателю, зарегистрированному еще в 1982–1983 гг., а в микропопуляциях даже превысила его на 20 %. Подобная специфичность реакций подтверждает реальность принципа виталитетной и онтогенетической дифференциации экологических оптимумов в популяции *H. alpina*.

Число новообразовавшихся на материнских особях ($v-g_3$) за вегетацию парциальных кустов служит чутким показателем их участия в процессах чередования поколений в популяции *H. alpina*. При всей своей подвижности он всегда стабильнее у виргинильных особей низкой жизненности. К примеру, при доминировании *F. rubra* такие особи формировали по $2,9 \pm 0,11$ парциальных кустов

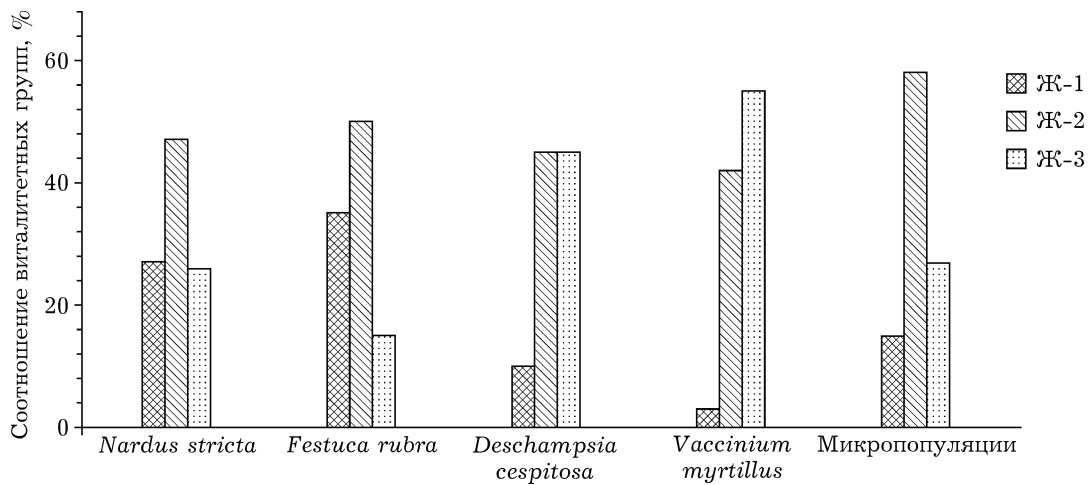


Рис. 4. Трансформации виталитетного состава популяции и микропопуляций *Homogyne alpina* на субальпийском лугу Карпат в результате смены доминантов: *Nardus stricta*, *Festuca rubra*,; *Deschampsia cespitosa*, *Vaccinium myrtillus*

ежегодно, но снижали свою активность в 1,7 раза, когда доминировал *N. stricta*. Репродуктивная активность аналогичных особей, но средней и высокой жизненности, оказалась минимальной при доминировании *V. myrtillus*, снижаясь в 1,85 и 2,14 раза соответственно. Следовательно, в процессе демулационных смен участие и значимость подобных виталитетных и онтогенетических групп в эффективной авторегуляции популяции *H. alpina* будет меняться. Однако в любых ситуациях роль ключевой группы в синонтогенезе *H. alpina* остается за виргинильными особями [Жилияев, 1986].

В отличие от них генеративные особи любой жизненности более подвижны в своих реакциях, хотя и здесь стабильнее бывают группы низкой жизненности. К примеру, репродуктивная активность (семенная и вегетативная) зрелых генеративных особей низкой жизненности за время наблюдений изменилась в 3,7 раза, а у особей средней и высокой жизненности – в 6 и 7 раз соответственно. То есть с ухудшением эколого-ценотической ситуации базовая роль в формировании замещающего потока поколений в популяции *H. alpina* все больше переходила к репродуктивным особям низкой жизненности. Из этого следует, что именно виталитетная структура определяет базовый алгоритм формирования и функционирования популяции *H. alpina* в разных эколого-ценотических условиях.

Чтобы не выходить за тематические рамки статьи, остановимся на наиболее характерных трансформациях виталитетной структуры в популяции *H. alpina* в этапные периоды демулации (рис. 4). Тот факт, что за все время наблюдений содержание особей Ж-2 в виталитетных спектрах изменилось в меньших пределах (16 %), чем у остальных, свидетельствует об их большей экологической толерантности и неизменном участии в авторегуляции популяции.

В остальных виталитетных группах этот показатель изменялся как количественно, так и по своему вектору. Например, содержание особей Ж-1 от максимального (при доминировании *F. rubra*) до минимального (при доминировании *V. myrtillus*) уменьшилось почти в 12 раз. Еще интереснее, что в противоположность группам Ж-1 и Ж-2 участие в популяции *H. alpina* особей Ж-3 увеличилось и достигло своего максимума именно в те годы, когда доминировал *V. myrtillus* (см. рис. 4).

Тем не менее сейчас, когда семенное омоложение популяции *H. alpina* стало нерегулярным, уровень ее пополнения генетами уже не может восполнить их естественной убыли. Очевидно, что в подобной ситуации повышается значение микропопуляций как особых, независимых очагов возобновления и инвазии семян на все популяционное поле *H. alpina*. Именно теперь, когда популяция *H. alpina*, очевидно, теряет свои позиции

(зависимые популяции), микропопуляции остаются единственными жизненно необходимыми очагами структурно-функциональной стабильности, депонирующими все варианты популяционной гетерогенности. Несомненно, что фактическая роль микропопуляций не ограничивается рассмотренными аспектами, а зависит и от места популяции в системной иерархии (степени сложности или конструктивного ранга популяции по В. Н. Беклемишеву [1964]). Это отдельная и важная исследовательская проблема, которую мы планируем обсудить в последующих публикациях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования свидетельствуют, что пространственно-функциональная гетерогенность элементов природных популяций *H. alpina* способствует асинхронности и многоуровневому, карусельному принципу обновления их состава.

Резервы жизнеспособности природных популяций достаточны, чтобы препятствовать их гибели в природных ареалах по естественным причинам.

Диапазон возможных безопасных состояний популяции *H. alpina*, эффективность, масштабы и вектор ответа на воздействия детерминируется специфичностью реакций особей высокой, средней и низкой жизнеспособности как базовой предпосылкой популяционной авторегуляции. Соответственно, их фактические соотношения (виталитетные спектры) определяют все варианты популяционной структуры и поведения.

Виталитетный анализ следует принять как первый и обязательный этап полевых популяционных исследований. Без этого сложно адекватно обосновать безопасные формы хозяйственного использования, рассчитать уровень допустимой (безопасной) эксплуатации естественных популяций и разрешить многие насущные природоохранные проблемы.

Демутационные процессы, вызванные заповеданием на субальпийских лугах Карпат, могут негативно сказываться на состоянии некоторых популяций. В подобных ситуациях микропопуляции сохраняют стабильность своего состава, становясь очагами возобновления и сохранения жизнеспособности популяции *H. alpina*.

Микропопуляции представляются необходимыми элементами пространственно-функциональной организации популяционного поля. Поэтому комплекс мероприятий по сохранению биоразнообразия и восстановлению структуры природных популяций должен включать приемы по воссозданию состава и пространственных размеров микропопуляций.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 2. С. 22–38.
- Григорьева Н. М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М.: Изд-во МГПИ, 1986. С. 48–58.
- Жилиев Г. Г. Поливариантность онтогенеза как механизм регуляции состава популяций травянистых многолетников в растительных сообществах Черногоры // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 43, № 5. С. 32–37.
- Жилиев Г. Г. Генетические взаимодействия и фенетические отношения популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в Карпатах // Журн. общ. биологии. 1994. Т. 55, № 1. С. 128–139.
- Жилиев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. Львов: Изд-во ЛПМ НАНУ, 2005а. 304 с.
- Жилиев Г. Г. Идентификация уровней жизнеспособности в онтоморфогенезе травянистых многолетников // Укр. ботан. журн. 2005б. Т. 62, № 5. С. 687–698.
- Жилиев Г. Г. Виталитетный спектр и его роль в субпопуляционных локусах *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в Карпатах // Сиб. экол. журн. 2011. № 6. С. 885–893 [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].
- Жилиев Г. Г. Закономерности регенерации природных популяций травянистых многолетников в ельниках Карпат // Там же. 2013. Т. 4. С. 535–542 [Zhilyaev G. G. Regeneration Patterns of Natural Populations of Herbaceous Perennials in Spruce Forests of the Carpathians // Ibid. 2013. Vol. 6, N 4. P. 402–408].
- Жилиев Г. Г., Царик Й. В. Структурно-функциональная организация фитоценозов Карпат // Структура высокогорных фитоценозов Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1993. С. 33–49.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Изд-во РИИК Ланар, 1995. 223 с.
- Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 769–784.
- Малиновский К. А. Белоусовые пастбища субальпийского пояса Украинских Карпат. Киев: Изд-во АН УССР, 1959. 204 с.
- Малиновский К. А. Растительность высокогорья Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1980. 277 с.
- Малиновский К. А. Популяционная биология растений: ее цели, задачи и методы // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 50, № 2. С. 5–12.

- Малиновский К. А., Работнов Т. А. Изучение луговых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 318–331.
- Малиновский К. А., Царик Й. В., Жилиев Г. Г. и др. // Дигрессия биогеоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре. Киев: Наук. думка, 1984. 208 с.
- Малиновский К. А., Царик И. В., Жилиев Г. Г. О границах природных популяций растений // Журн. общ. биологии. 1988. Т. 49, № 1. С. 5–12.
- Работнов Т. А. Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений // Науч.-метод. зап. Гл. упр. по заповедникам РСФСР. 1949. № 12. С. 41–48.
- Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.: Наука, 1950а. Вып. 1. С. 465–483.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950б. Сер. 3, № 6. С. 7–204.
- Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 249–278.
- Уиттекер Р. Х. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 67, вып. 3. С. 77–92.
- Уранов А. А. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 183–208.
- Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
- Уранов А. А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // V съезд ВБО (Киев, август, 1973). Киев: Наук. думка, 1973. С. 217–219.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М.: Наука, 1976. 217 с.
- Falicska K. Przewodnik do badae biologii populacji gozlin. Warszawa: Wydawnictwo PWN, 2002. 588 S.
- Zhilaiew G. G., Gissowski W. B. Monitoring populacyjny wybranych gatunkow gozlin klonalnych w warunkach antropopresji // Roczniki Bieszczadzkie. Ustrzyki Dolne: Impuls, 1998. Т. 6. S. 373–380

Changes of Population Structure of *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) on Carpathian Subalpine Meadows During the Demutation of Plant Communities

G. G. ZHILYAEV

*Institute of Ecology of the Carpathians National Academy of Sciences of Ukraine
79026, L'vov, Kozel'nitskaya str., 4
E-mail: ggz.lviv@gmail.com*

The results of long-term monitoring (1974–2014) of a model population of *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) during demutational changes on Carpathian subalpine meadows were summarized. Patterns of structural transformations and self-regulation principles of this population were determined. A special role of micropopulations in the formation of plant generations and preservation of heterogeneity of population elements was noted.

Key words: micropopulation, natural population, vitality, viability, self-regulation, ontogeny.