

Г.Г. ЖИЛЯЄВ

Інститут екології Карпат НАН України
Вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна

**ЗМІНИ БАЗОВИХ ОЗНАК
ЖИТТЄЗДАТНОСТІ *SOLDANELLA
HUNGARICA* SIMONK. (*PRIMULACEAE*)
У ПРИРОДНИХ ЕКОТОНАХ КАРПАТ**

Ключові слова: екотон, популяція, життєздатність, популятон

Сучасна парадигма популяційної екології рослин поєднує в собі погляди щодо ауто-, еко- і фітогенних механізмів саморегуляції, якими контролюються ріст і розвиток рослинних популяцій, з уявленнями про комплексний характер їхньої дії [17]. Але практично досить важко об'єктивно диференціювати та оцінити реальний вплив на популяції кожного з цих чинників. Винятком є лише нечисленні випадки, коли один з них превалює до такої міри, що іншими складовими можна знехтувати. Саме така ситуація притаманна природним екотонам, які виникли між лісовими і лучними рослинними угрупованнями у Карпатах. Внаслідок принципових змін у складі флористичного ядра, а також послаблення едіфікаторної дії з боку домінуючих видів у цих екотонах різко збільшується видова різноманітність. Це посилює конкуренцію рослин за життєвий простір і, своєю чергою, спричинює негативну зміну ознак життєздатності та послаблення ценотичних позицій багатьох видів рослин [6].

Відзначимо, що в науковій літературі поки ще немає концептуального обґрунтування загальних закономірностей функціонування екотонів, недостатньо даних щодо стану і характерних реакцій їхніх компонентів, а також ролі природних екотонів у життєзабезпеченні популяцій, формуванні видових систем і в еволюційних процесах.

У сучасних умовах глобальні масштаби руйнації, фрагментації (інсуляризації) та генетичної ізоляції природних місцезнаходжень, які супроводжують господарську діяльність, часто призводять до незворотних порушень стану природних угруповань та їхніх елементів, а також виникнення системно нестабілізованих і менш стійких вторинних екотонів. За своїми ознаками вони принципово відрізняються від первинних екотонів, що пройшли шлях природного генезису і коадаптації екосистем. Це слід враховувати, вивчаючи засади функціонування екотонів та оцінюючи їхню роль у самовідтворенні і формуванні контактних популяцій у природі.

Об'єкти і методика досліджень

Дослідження проведені у природних екотонах на верхній межі лісового і субальпійського поясів Чорногори (Карпати). Конкретні ділянки розташо-

© Г.Г. ЖИЛЯЄВ, 2006

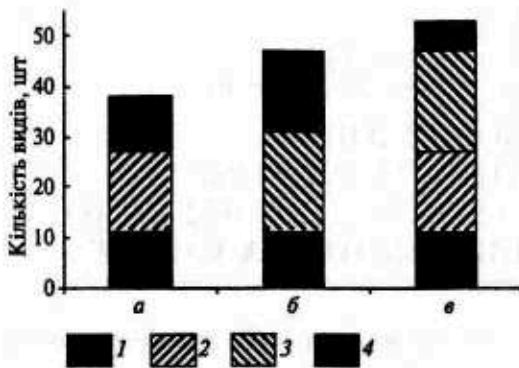


Рис. 1. Видовий склад трав'яних багаторічників рослинних угруповань *Piceetum myrtillosum* (а), *Caricetum rostratae eriophorosum* (б) та їх екотону (в): 1 — «наскрізні» види; спільні види (2 — лука-екотон; 3 — ліс-екотон); 4 — специфічні види екотону

Fig. 1. Species composition of herbaceous perennials in within the communities *Piceetum myrtillosum* (a), *Caricetum rostratae eriophorosum* (b) and ecotone between them (в): 1 — «through» species of plants; common species (2 — meadow-ecotone; 3 — forest-ecotone); 4 — peculiar species of ecotone's plants

вані на висоті 1360—1380 м над р. м. в екотоні між рослинними угрупованнями *Piceetum myrtillosum* (південний схил г. Брескул) і *Caricetum rostratae eriophorosum* (дно льодовикової улоговини в урочищі Цибульник). Облік демографічних віталітетних та фенетичних (фенних) ознак популяцій *S. hungarica* проведено за стандартними методиками [5, 8—10, 14, 16].

У трав'яному ярусі *Piceetum myrtillosum* налічується 38 видів трав'яних багаторічників, проективне вкриття яких становить близько 40%. Під пологом деревної рослинності більшість популяцій трав'яних видів утворюють не континуальний контур, а просторову мозаїку з відносно автономних популяційних локусів (синузальні популяції за О.В. Смирною [11]). У лісових угрупованнях такі скупчення зазвичай концентруються у вікнах — більш освітлених ділянках.

В угрупованні *Caricetum rostratae eriophorosum* налічується 47 видів трав'яних багаторічників, загальне проективне покриття яких становить 85%. Надмірне зволоження і слабка аерація під щільним покривом сфагнових мохів спричинюють його чітке синузальне розмежування. Переважають синузії *Allium victorialis* L., *Carex rostrata* Stokes, *Equisetum palustre* L. *Eriophorum vaginatum* L., *Potentilla erecta* (L.) Rausch.

Угруповання *Piceetum myrtillosum* і *Caricetum rostratae eriophorosum* розділені природним екотоном шириною 20—150 м. Він належить до незамкнених систем [5], є відкритим для інвазій. Тому тут акумулюється багато рослин з обох угруповань і видова різноманітність екотону виявилася більшою, ніж у *Piceetum myrtillosum* і *Caricetum rostratae eriophorosum* (53 види трав'яних багаторічників). Але частка «наскрізних» видів, тобто присутніх як у лісовому, так і в лучному ценозах, становить близько 20% (рис. 1). Саме до них належить об'єкт наших досліджень — *Soldanella hungarica* Simonk. — типовий представник біоморф неявинопіцентричного типу [12]. Ми постійно використовуємо його як модельний вид у вивченні різних аспектів популяційного життя трав'яних рослин Карпат. Це дало змогу порівнювати результати досліджень в екотоні з узагальненнями, зробленими у попередні роки, і дати об'єктивнішу інтерпретацію характерних змін диференційних ознак популяцій *S. hungarica*.

Результати досліджень та їх обговорення

У складі екотону переважають види, які є в одному або обох угрупованнях (*Piceetum myrtillosum* і *Caricetum rostratae eriophorosum*). У цих фітоценозах відсутні лише 6 (з 53) видів, наявних в екотоні (таблиця).

Низький рівень фенетичної подібності між популяціями *S. hungarica* в угрупованнях (близько 0,899—0,9) дає можливість стверджувати, що вони належать до різних екотипів — лісового і лучного, котрі інтерпретуються як великі надпопуляційні підрозділи у системах видової ієрархії [7].

Аналіз загальної вибірки особин *S. hungarica* в екотоні несподівано розкрив досить високу різницю в рівні фенетичної подібності особин з екотону стосовно популяцій з *Caricetum rostratae eriophorosum* (0,912) і *Piceetum myrtillosum* (0,903). Але низька статистична достовірність цих результатів спонукає нас припустити, що вони не відображають фактичної ситуації. Це повністю підтвердив повторний аналіз фенетичної подібності, зроблений шляхом диференціації загальної вибірки особин за класами Старджеста [13]. Виявилось, що за комплексом фенетичних ознак в екотоні функціонують дві різні групи особин *S. hungarica* [4, 15]. Рівень фенетичної подібності між ними низький (0,898) і дає підстави стверджувати, що в дослідженому екотоні в *S. hungarica* формується не окрема функціонально цілісна «екотонна» популяція, а лише специфічні і досить незалежні один від одного популяційні фрагменти базових популяцій *S. hungarica* з угруповань *Piceetum myrtillosum* (70 %) або *Caricetum rostratae eriophorosum* (30 %). Це означає, що в екотоні, за середньої чисельності особин *S. hungarica* (14 екз./м²), кожні 10 мають ознаки «лісового» екотипу. На перший погляд така значна перевага чисельності особин лісового екотипу свідчить про їх більшу толерантність до екологічних умов і дефіциту життєвого простору в екотоні. Але цей висновок є менш очевидним, якщо враховувати віталітетну фракційність особин *S. hungarica* у групах лучного і лісового екотипів (таблиця). При тому, що розбіжності в абсолютних показниках як загальної, так і фракційної чисель-

Чисельність особин *Soldanella hungarica* у різних вікових і віталітетних групах рослинних угруповань *Caricetum rostratae eriophorosum*, *Piceetum myrtillosum* та в екотоні між ними

Угруповання		Чисельність, шт/м ²	Віталітетний склад, %			Проростки, шт/м ²	Вікова структура, %					
			Ж-1	Ж-2	Ж-3		v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
<i>Caricetum rostratae eriophorosum</i>		50	5	63	32	3	10	32	1,5	46	6,5	4
<i>Piceetum myrtillosum</i>		102	57	31	12	14	23	27	30	18	1,5	0,5
Екотон	особини лучного екотипу	4	—	42	58	0,3	30	21	3	30	9	7
	особини лісового екотипу	10	1	12	83	0,2	36	14	7	30	8	5

ності між цими особинами є суттєвими, тенденції до їх змін усередині однакових віталітетних груп — подібні. Навіть кратність у змінах показників загальної кількості особин *S. hungarica* між екотоном і базовими популяціями досить близька. Так, чисельність особин у групі, що належить до лучного екотипу, порівняно з їх чисельністю у *Caricetum rostratae eriophorosum*, менша в 12,5 раза, а в групі лісового екотипу, порівняно до його чисельності в *Piceetum myrtillosum*, — у 10 разів.

На відміну від цього, масштаби таких змін між віталітетними групами суттєво відрізняються. Найпомітніше зменшується кількість особин високої життєвості. Наприклад, чисельність таких особин лісового екотипу в екотоні становить лише близько 1 % від цього показника у базовій популяції з *Piceetum myrtillosum*. Особини ж високої життєвості лучного екотипу *S. hungarica* зникають зовсім.

Це, а також суттєве (в 1,5—2,5 раза) зменшення кількості особин середньої життєвості є підставою вважати, що на території екотону *S. hungarica* характеризується депресивною віталітетною структурою [8].

Оскільки базові варіанти онтогенезу детермінуються рівнями життєвості особин [3, 5], то кардинальні зміни у віталітетному складі, що відбуваються в екотоні, спричинюють відповідні перебудови у стратегії розмноження *S. hungarica*. У лісовій популяції *S. hungarica* відбувається регулярне вегетативне і насінневе поновлення, тимчасом як у лучній популяції насінневе розмноження малоефективне, має епізодично-випадковий характер, а пріоритетним є вегетативне поновлення [2].

Незважаючи на відмінності вікового складу лучних і лісових популяцій, *S. hungarica* зони зберігають принципові ознаки одного типу — нормальних дефінітивних повночленних або тимчасово неповночленних популяцій, а за віталітетним складом — процвітаючих або рівноважних континуальних [5].

Надмірна видова різноманітність екотонів призводить до гострого дефіциту вільного життєвого простору, що суттєво обмежує або повністю блокує насінневе розмноження більшості трав'яних рослин. За таких обставин майже всі особини *S. hungarica* насінневого походження елімінуються вже у дорепродуктивний період онтогенезу. Цей ефект ще більше посилює перехід значної частини генеративних особин *S. hungarica* (60—95 %) до стану спокою або тимчасово неkvітуючих. За таких умов, подібно до популяцій лучних угруповань, *S. hungarica* в екотоні імперативно залежить від ефективності вегетативного розмноження. У результаті навіть структура пулу особин лісового екотипу в екотоні набуває ознак базових вікових спектрів, притаманних лучним популяціям *S. hungarica*: це бімодальність вікового спектра і зміщення його максимуму з групи зрілих генеративних на старі генеративні особини [1]. Тобто, на відміну від інших показників (фенетична подібність, віталітетний склад, чисельність), вікова структура фракцій лучного і лісового екотипів *S. hungarica* в екотоні не відрізняються між собою (рис. 2), що є наслідком переорієнтації пріоритету в стратегії відновлення *S. hungarica* на вегетативне розмноження.

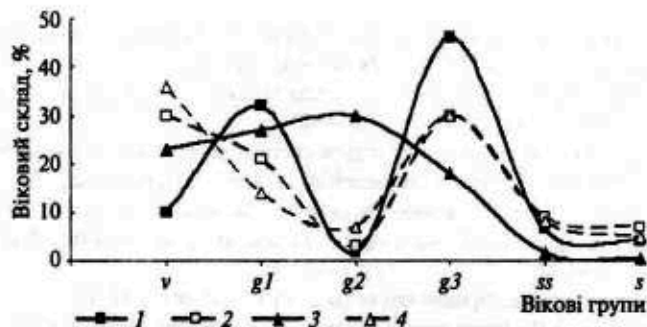


Рис. 2. Зміни вікового складу *Soldanella hungarica* в екотоні рослинних угруповань *Piceetum myrtillosum* і *Caricetum rostratae eriophorosum*: 1 — популяція з *Caricetum rostratae eriophorosum*; 2 — екотонний фрагмент популяції з *Caricetum rostratae eriophorosum*; 3 — популяція з *Piceetum myrtillosum*; 4 — екотонний фрагмент популяції з *Piceetum myrtillosum*

Fig. 2. Changes of age structure *Soldanella hungarica* in ecotone vegetative communities *Piceetum myrtillosum* and *Caricetum rostratae eriophorosum*: 1 — population from vegetative community *Caricetum rostratae eriophorosum*; 2 — ecotone's fragment of population from *Caricetum rostratae eriophorosum*; 3 — population from *Piceetum myrtillosum*; 4 — ecotone's fragment of population from *Piceetum myrtillosum*

Регламент і тематика статті дозволили спинитися лише на аналізі найтипівіших змін демографічних, віталітетних і фенних ознак *S. hungarica* у дослідженому екотоні. Більшість з них є негативними, але за існуючої ситуації вони не становлять загрози для життєздатності виду. Водночас можна констатувати, що порівняно з базовими природно-історичними популяціями *S. hungarica* периферійні фрагменти *Piceetum myrtillosum* і *Caricetum rostratae eriophorosum* в екотоні за ознаками життєздатності є менш стійкими до можливих негативних змін екологічних факторів внаслідок природних аномалій або господарської діяльності.

Висновки

Проведені дослідження дають змогу вважати, що принаймні частина трав'яних багаторічників у природних екотонах не здатна до формування справжніх популяцій, а існує у спонтанному режимі популяційних фрагментів. Це вповні стосується *S. hungarica*, представленій у дослідженому екотоні лісовим і лучним екотипами, що за індивідуальними ознаками є дуже близькими до базових популяцій у *Piceetum myrtillosum* і *Caricetum rostratae eriophorosum*. Водночас за комплексом структурних ознак життєздатності ці фрагменти, які пропонуються назвати «популятонами», є досить незалежними від популяцій *S. hungarica* у *Piceetum myrtillosum* і *Caricetum rostratae eriophorosum*. Однак хоча скупчення особин лісового і лучного екотипів *S. hungarica* в екотонах розвиваються з різною швидкістю, а іноді — за різними векторами, в ряді випадків їм притаманні аналогічні взаємокоординовані зміни демографічних та віталітетних ознак і стратегії самопідтримання. Цілком ймовірно, що за певних обставин ці процеси в екотоні можуть сприяти остаточному відокремленню популятонів і формуванню справжньої популяції *S. hungarica* на базі одного або обох наявних екотипів.

1. Жиляев Г.Г. Структура популяций *Soldanella hungarica* Simonk. в зависимости от освещенности // Лесоведение. — 1984. — № 3. — С. 71—73.
2. Жиляев Г.Г. Ценопопуляції *Soldanella hungarica* Simonk. Чорногірського хребта // Укр. ботан. журн. — 1985. — 42, № 4. — С. 27—30.
3. Жиляев Г.Г. Некоторые механизмы регуляции состава популяций травянистых растений в фитоценозах // Динамика популяций растений. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 79—87.
4. Жиляев Г.Г. Генетические взаимодействия и фенетическое сходство популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в Карпатах // Журн. общ. биол. — 1994. — 55, № 1. — С. 128—139.
5. Жиляев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. — Львов: ЛПМ НАНУ, 2005. — 304 с.
6. Жиляев Г.Г., Царик Й.В. Динамика популяций автотрофного блока ельника черничного в Карпатах // Ботан. журн. — 1987. — 72, № 10. — С. 1382—1387.
7. Завадский К.М. Учение о виде. — Л.: ЛГУ, 1961. — 457 с.
8. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. — 1989. — 74, № 6. — С. 769—784.
9. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. — Казань: КЗУ, 1989. — 146 с.
10. Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. — М.; Л.: АН СССР, 1964. — Т. 3. — С. 132—145.
11. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. — М.: Наука, 1987. — 208 с.
12. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — 216 с.
13. Терентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биометрии. — Л.: ЛГУ, 1977. — 151 с.
14. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы, отд. биол. — 1960. — 67, вып. 3. — С. 77—92.
15. Яблоков А.В. Популяционная биология. — М.: Высш. шк., 1987. — 304 с.
16. Falińska K. Przewodnik do badań biologii i populacji roślin. — Warszawa: PWN, 2002. — 588 s.
17. Bradshaw A.D. Evolutionary significance of consequences of being a plant // Evol. Biol. — 1972. — № 5. — P. 25—47.

Рекомендує до друку
В.В. Протопопова

Надійшла 14.11.2005

Г.Г. Жиляев

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов

ИЗМЕНЕНИЯ БАЗОВЫХ ПРИЗНАКОВ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ
SOLDANELLA HUNGARICA SIMONK. (*PRIMULACEAE*)
В ЕСТЕСТВЕННЫХ ЭКОТОНАХ КАРПАТ

В естественном экотоне на границе лесного и субальпийского поясов Карпат исследованы характерные изменения демографической, виталитетной и фенной структур популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*). Установлено, что в существующих условиях настоящей популяции *S. hungarica* в нем не формируется. Этот вид представлен здесь лишь более-менее автономными поселениями, представляющими лесной и луговой экотипы. Для подобных специфических и относительно автономных элементов структуры экотонов введен термин «популятоны».

Ключевые слова: экотон, популяция, жизнеспособность, популятоны

CHARACTERISTIC CHANGES OF MAIN ATTRIBUTES
OF VIABILITY OF *SOLDANELLA HUNGARICA* SIMONK.
(*PRIMULACEAE*) IN NATURAL ECOTONES OF THE CARPATHIAN
MOUNTAINS

In natural ecotone on the border of forest and subalpine zones of the Carpathian Mountains, characteristic changes demographic, vitality and phenetics structures of populations *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) are investigated. It is established of that in existing conditions in ecotones true populations *S. hungarica* are not formed. It only settlements of individuals representing wood and meadow ecotypes. For similar specific formations in ecotones the term «populatone» proposed.

Key words: ecotone, population, viability, populatone