



Г.Г. ЖИЛЯЄВ

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026, Україна
ggz.lviv@gmail.com

**СУБПОПУЛЯЦІЙНА СТРУКТУРА
ЯК ФУНКЦІЯ ВІТАЛІТЕТНОГО СКЛАДУ
ТА ЇЇ РОЛЬ У САМОРЕГУЛЯЦІЇ
ПОПУЛЯЦІЇ *SOLDANELLA HUNGARICA*
SIMONK. (*PRIMULACEAE*)**

Ключові слова: популяція, субпопуляційний локус, життєвість, життєздатність, саморегуляція

Сучасна популяційна парадигма розглядає популяції як надіндивідуальні біологічні системи і визнає їх певну структуру, яка уможливорює їх стале існування в часі [23]. Структурованість завжди пов'язана з неоднорідністю частин цілісної системи. Елементна гетерогенність природно-історичних популяцій досягається поступовими адаптивними трансформаціями в довгій низці поколінь.

Одними з помітних і значущих функціональних елементів популяцій визнаються субпопуляції локусів (скупчення, кластери) — дискретні групи відносно ізолюваних особин у межах загального популяційного поля [7, 12, 16]. Такі групи можуть відрізнитися за розмірами, геометричними контурами, просторовим розподілом і складом, але саме вони великою мірою зумовлюють стійкість популяцій в екосистемах [2, 7]. На тлі стабільності структури і позицій дефінітивних популяцій у них спостерігаються постійна природна динаміка і «карусельне» заміщення елементів у мозаїці субпопуляційних локусів. Ці процеси, за певних обставин, спричиняють фрагментацію — тимчасове розділення

цілісного поля популяції на кілька відносно ізольованих фрагментів. Такий природний і, як правило, зворотний процес не порушує життєздатності природно-історичних популяцій. До принципово інших наслідків призводить інсуляризація, коли господарська діяльність супроводжується фізичним, здебільшого незворотним, розчленовуванням популяції з подальшою ізоляцією фрагментів та їх вилученням як функціонально скоординованих елементів [20]. Зараз ця проблема привертає увагу дослідників, хоча на шляху до її розв'язання ще багато невирішених питань і суперечливих думок. Але ясно, що за інших рівних умов характерні ознаки субпопуляційних локусів детермінуються гетерогенністю їх особин [6]. Оскільки придатні для заселення ділянки («камери») не ідентичні за мікроумовами, вони не є однаково оптимальними для колонізації особинами високої, середньої та низької життєвості [4]. Внаслідок цього субпопуляційні локуси, які сформувалися в різних мікроумовах, відрізняються за своїм віталітетним складом і типом, алгоритмом розвитку та функціонуванням, рівнем критичної чисельності, просторовими розмірами і геометричними контурами. Дослідження генезису субпопуляційних локусів потребує детального вивчення взаємозалежності тонкої структури популяцій з їхнім складом і динамікою. Незважаючи на надзвичайний науковий і практичний інтерес до цих проблем, їх теоретичні обґрунтування поки не завжди співвідносяться з даними натурних спостережень.

Об'єкти та методи досліджень

Дослідження проведено на території Карпатського біологічного стаціонару Інституту екології Карпат НАН України в гірськососновому криволіссі *Pinus mugo* Турга на південному схилі г. Пожижевська (1400 м над р. м.). Вивчено особливості формування віталітетних типів субпопуляційних локусів *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) та їх зумовленість рівнем освітлення трав'яного ярусу в рослинному угрупованні *Mugetum luzulosum*.

Soldanella hungarica — типовий представник неявнополіцентричних біоморф [18]. Ми постійно використовуємо її як зручний модельний об'єкт популяційних досліджень [4]. Аналіз ґрунтується на стандартних методиках [1, 10, 11, 13, 14, 17, 18, 25 та ін.].

Дослідження проведено методом тривалих (25 років) стаціонарних обліків і картування на стрічковій трансекті загальною площею 200 м². Саме присутність тут *Pinus mugo* Турга кардинально впливає на температурний режим, рівень освітленості і вологості [4].

У віталітетній структурі розділяли **життєвість** як дискретну і незворотну ознаку, що характеризує потенціал розвитку особин, і **життєвий стан** як континуум частково зворотної мінливості індивідуальних кількісних габітуальних і ритмологічних ознак [4, 5]. Диференціювали особини високої (**Ж-1**), середньої (**Ж-2**) і низької (**Ж-3**) життєвості. Депресивний, рівноважний і процвітаючий віталітетні типи у субпопуляційних локусах обґрунтовували за індексом якості «Q» [9]. Основні розмірні і демографічні ознаки локусів оцінювали за показни-

ками локальної щільності (M_C — кількість особин на одиницю площі скупчень), довжини (L_C — середній діаметр скупчень відповідного типу), дискретності (ізолюваності) D_M , де $D_M = M_C - M_N / M_C$, а M_N , — щільність особин у проміжках між скупченнями, і віддаленості D_L , де $D_L = L_N / L_N + L_C$, а L_N , [1].

Результати досліджень та їх обговорення

Явище індивідуальної віталітетної гетерогенності особин у популяціях є відомим. Останніми роками з'являлися нові факти, що свідчать не тільки про дискретність ознак життєвості особин, а й про їх незворотність у постембріональному онтогенезі [4, 22]. Доведено, що особини різної життєвості чітко відрізняються не лише за розмірними та якісними ознаками, а й за життєвими циклами (онтогенезом), екологічними оптимумами і толерантністю до екологічних факторів. Власне завдяки таким властивостям популяції повніше використовують екологічні ліміти і розширюють межі колонізованого ними життєвого простору. Все це надзвичайно широкі проблеми, які потребують окремого вивчення і обговорення. У контексті цієї роботи ми зосередилися на найхарактерніших закономірностях формування віталітетних типів субпопуляційних локусів під впливом освітлення. В угрупованні *Mugetum luzulosum* його рівень на різних ділянках становить від 1,5 (найбільше затінені площі під наметом *P. mugo*), до 60 klx (у «вікнах», де затінення відсутнє), що сприяє утворенню світлової мозаїки ділянок, неоднаково оптимальних для особин різної життєвості.

Оскільки простежити всі варіанти формування субпопуляційних локусів у континуумі змін рівнів освітленості в угрупованні *Mugetum luzulosum* є нереальним, ми проаналізували три найтиповіші ситуації.

Перша відзначена на ділянках, де рівень освітленості не перевищує 1,5—5,0 klx. Як правило, вони розташовані під проекцією крон двох і більше особин *P. mugo*.

Протилежною є ситуація у «вікнах»: затінення практично відсутнє, а динаміка денної освітленості становить 21—60 klx.

Ще один варіант — ділянки з середньою освітленістю (6—20 klx), які перебувають у зоні проекції крон поодиноких кущів *P. mugo*.

В угрупованні *Mugetum luzulosum* переважають ділянки з низькою освітленістю (70 % загальної території), а площа «вікон» — лише близько 10 %.

Результати досліджень однозначно вказують на безумовну детермінованість віталітетного складу локусів рівнем освітленості (рисунки 1, 2). Наголошуємо, що рисунки відображають лише пріоритети відповідних віталітетних груп у локусах. Тобто це зовсім не означає, що вони відзначаються віталітетною неповночленністю або складаються винятково з особин якогось одного рівня життєвості. Власне є і таке, але це лише поодинокі випадки (близько 2 % локусів), а здебільшого йдеться про кількісне переважання в скупченнях особин високої, середньої або низької життєвості. Саме за цією ознакою проведено відповідну градацію локусів на процвітаючий, рівноважний і депресивний віталітетні типи [9].

На засадах, які в популяційному аналізі використовують для побудови базових вікових спектрів [8], ми узагальнили віталітетну структуру локусів у ви-

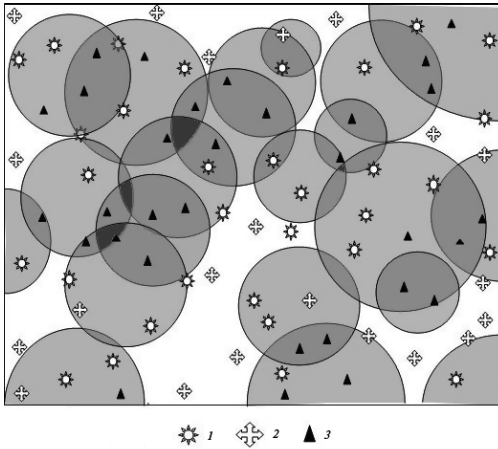


Рис. 1. Закономірності просторового розподілу субпопуляційних локусів *Soldanella hungarica* залежно від затінення кронами *P. mugo* в *Mugetum myrtillosum*. Локуси з домінуванням особин: 1 — середньої життєвості; 2 — низької життєвості; 3 — високої життєвості

Fig. 1. Patterns of the spatial distribution of subpopulation loci of *Soldanella hungarica* depending on the shading from crowns of *P. mugo* pine in *Mugetum myrtillosum*. Loci with prevalence of individuals: 1 — with intermediate vitality; 2 — with low vitality; 3 — with high vitality

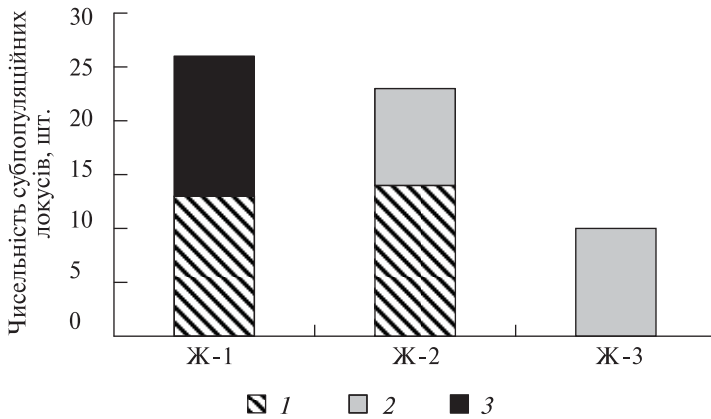


Рис. 2. Співвідношення субпопуляційних локусів *Soldanella hungarica* з домінуванням особин різної життєвості в рослинному угрупованні *Mugetum myrtillosum* (на площі 500 м²): 1 — затінення поодинокими кущами *P. mugo*; 2 — «вікна» — ділянки без затінення; 3 — затінені ділянки в зонах множинного перекриття кронами *P. mugo*

Fig. 2. Proportion of subpopulation loci of *Soldanella hungarica* with prevalence of individuals with different vitality in the plant community of *Mugetum myrtillosum* (on the area of 500 m²): 1 — shading from single bushes of *P. mugo*; 2 — «windows» — areas without shading; 3 — shaded areas in the zones of multiple overlapping of crowns of *P. mugo*

гляді базового віталітетного спектра (рис. 3). З'ясувалося що, незважаючи на вужчий діапазон індивідуальної мінливості (життєвого стану), притаманний особинам середньої життєвості (рис. 4), їх кількість у складі локусів змінюється найменше (рис. 3). Цей факт свідчить про вищу толерантність, а тому й універсальність особин середньої життєвості, пояснює їх присутність у більшості популяцій *S. hungarica* в Карпатах [3, 4].

Таким чином, на рівні субпопуляційних локусів групи особин середньої життєвості завжди є стабільнішими за умов зміни освітленості, ніж особини високої і низької життєвості. Тому саме фракції особин середньої життєвості є

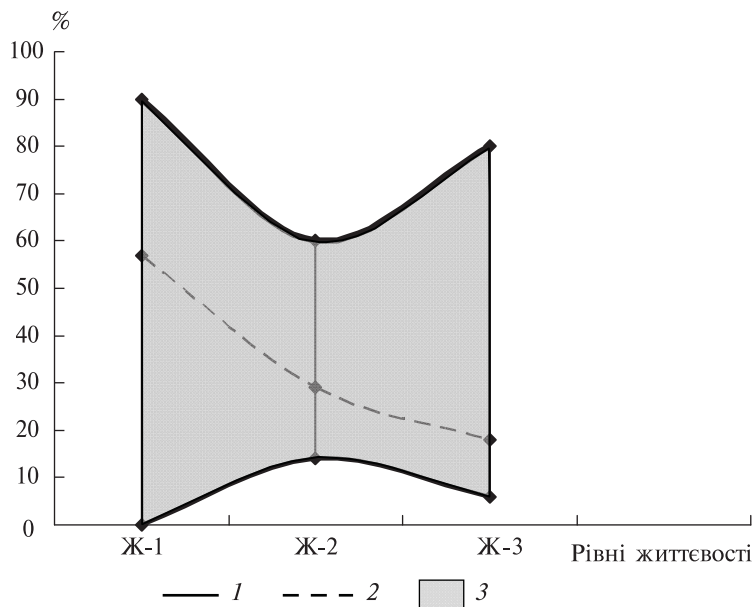


Рис. 3. Базовий віталітетний спектр і його зона в популяції *Soldanella hungarica* угруповання *Mugetum myrtillosum*: 1 — межі зони базового спектра; 2 — базовий спектр; 3 — зона базового спектра

Fig. 3. Base vitality spectrum and its range in the population of *Soldanella hungarica* from the *Mugetum myrtillosum* plant community: 1 — limits of the base spectrum zone; 2 — base spectrum; 3 — base spectrum zone

консервативним центром стабільності, навколо якого в локусах флуктуюють мобільні групи особин високої та низької життєвості.

Такі розбіжності (рисунки 3, 4) доводять, що повноцінний популяційний аналіз не можна звести тільки до традиційних обліків реакцій на рівні особин. Власне він має базуватися на вивченні саме інтегральних ефектів (ефектів групи), а не арифметичної суми реакцій індивідумів [19].

Отже, різна залежність особин високої, середньої і низької життєвості від екологічних чинників (у даному разі — освітленості) в *Mugetum luzulosum* сприяє раціональнішому використанню просторових ресурсів і формуванню популяційного поля *S. hungarica*.

Структура субпопуляційних локусів є результатом комплексної дії багатьох чинників, унікальних за своїми комбінаціями, однак саме освітленість імперативно регламентує елімінацію особин різних вікових і віталітетних груп та зумовлює фактичну мозаїку їх скупчень у *Mugetum luzulosum* (див. таблицю).

Хоча загалом мозаїчний (конгрегаційний) розподіл і просторова відокремленість субпопуляційних локусів притаманні більшості популяцій *S. hungarica*, але в *Mugetum luzulosum* вони особливо помітно відрізняються один від одного за багатьма диференційними ознаками (локальною щільністю, дискретністю, віддаленістю та ін.).

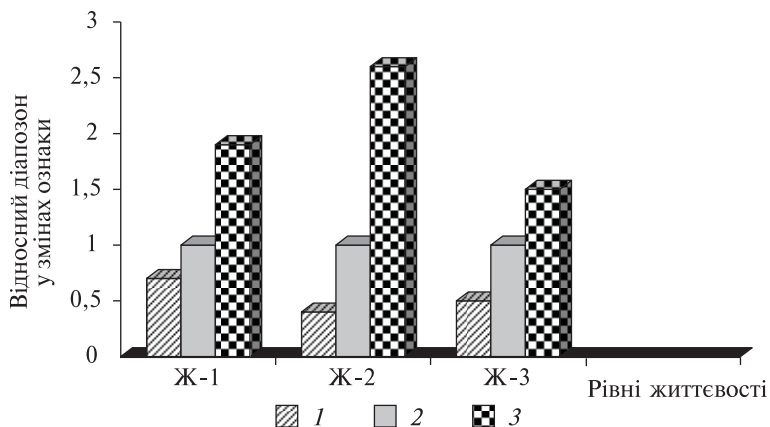


Рис. 4. Діапазон змін розмірних ознак у зрілих генеративних особин *Soldanella hungarica* залежно від їхньої життєвості: 1 — нижня межа показника; 2 — середній показник; 3 — верхня межа показника

Зміни показників відносно середньої розраховані окремо для кожної віталітетної групи особин

Fig. 4. Range of changes in the size character in fertile individuals of *Soldanella hungarica* depending on their vitality: 1 — lower limit of value; 2 — mean value; 3 — upper limit of value

Changes are calculated for mean values separately for each vitality group of individuals

Внаслідок відмінностей між особинами різної життєвості за інтенсивністю і варіантами вегетативного розмноження, темпами онтогенезу і тривалістю вікових станів [4] локальні скупчення, де превалюють особини високої життєвості, відрізняються більшими розмірами ($L_c = 1,2$ м). Але при цьому меншою є віддаленість між ними ($L_N = 5,8$ м) і локальна щільність особин ($M_c = 31$ екз./ m^2). У локусах, де домінують особини Ж-2 і Ж-3, ці показники становлять 0,7 м, 7,4 м, 55 екз./ m^2 і 0,3 м, 8,1 м, 109 екз./ m^2 відповідно. Це означає, що скупчення, в яких переважають особини високої життєвості, є менш дискретними ($D_M = 0,93$), натомість — більш інтегрованими в популяційному полі ($D_L = 0,82$), ніж ті, в яких домінують особини середньої ($D_M = 0,96$; $D_L = 0,91$), а тим більше — низької життєвості ($D_M = 0,98$; $D_L = 0,96$).

Хоча в цілому, порівняно з явно поліцентричними видами рослин, унаслідок низької вегетативної рухливості і невеликої відстані розселення насіння *S. hungarica*, незалежно від віталітетного складу субпопуляційних локусів, у них формуються чіткі просторові межі.

Оскільки рівень елімінації насінневого підросту безпосередньо диференціюється освітленістю, формування віталітетного типу в локусах розпочинається вже на ранніх етапах онтогенезу. Хоча стартові співвідношення та схожість насіння різної життєвості є близькими, в подальшому, внаслідок диференціальної смертності насінневого підросту (сходів, ювенільних та іматурних особин), формується віталітетний склад, відповідний рівню освітленості. Оскільки за вегетативного розмноження відбувається більш-менш пропорційне поповнення особинами всіх рівнів життєвості, а смертність серед дорослих

репродуктивних особин є незначною, механізм елімінаційної регуляції стає малоефективним і на цьому етапі розвитку вже не забезпечує оптимізацію віталітетного складу локусів.

Внаслідок низької вегетативної рухливості *S. hungarica* розглянутий вище алгоритм розвитку не може діяти нескінченно, адже неминуче призводитиме

Гетерогенність субпопуляційних локусів *Soldanella hungarica* за віковим і віталітетним складом у рослинному угрупованні *Mugetum myrtillosum* (трансекта 100 м²)

№ локусу	Рівень життєвості	Співвідношення вікових груп у локусах, %								
		p*	j	im	v	g ₁	g ₂	G ₃	ss	s
2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Ж-1	+	29	21	15	24	9	0	0	2
	Ж-2	+	6	42	34	9	5	2	1	1
	Ж-3	+	-	34	24	3	30	4	2	3
2	Ж-1	+	0	0	13	29	44	10	4	0
	Ж-2	—	0	27	4	17	35	0	0	17
	Ж-3	+	8	11	5	9	29	30	7	1
3	Ж-1	+	8	31	11	35	15	0	0	0
	Ж-2	+	15	29	43	4	9	0	0	0
	Ж-3	—	36	29	16	6	10	2	1	0
4	Ж-1	—	0	31	9	24	29	7	0	0
	Ж-2	-	14	11	23	8	16	22	2	4
	Ж-3	+	0	0	29	31	33	0	0	7
5	Ж-1	+	14	8	40	0	0	16	10	12
	Ж-2	—	0	41	25	23	7	0	0	0
	Ж-3	—	0	0	49	32	11	4	4	0
6	Ж-1	+	12	28	21	28	7	3	—	1
	Ж-2	+	20	44	25	1	8	0	2	0
	Ж-3	—	0	8	29	44	8	5	5	1
7	Ж-1	+	16	7	12	19	32	10	3	1
	Ж-2	+	7	2	0	0	64	19	8	0
	Ж-3	+	10	16	23	0	0	39	10	2
8	Ж-1	+	0	0	24	31	39	5	1	0
	Ж-2	+	8	7	12	21	45	0	4	3
	Ж-3	+	2	1	0	0	71	16	3	7
9	Ж-1	+	11	4	11	23	29	21	1	0
	Ж-2	—	0	0	0	8	8	77	6	1
	Ж-3	—	3	1	24	35	0	31	5	1
10	Ж-1	+	10	9	24	27	30	0	0	0
	Ж-2	—	0	12	14	0	45	10	10	9
	Ж-3	+	23	62	15	0	0	0	0	0

* Рівень сезонної динаміки сходів не дає змоги враховувати їх у загальному балансі вікових груп; «+» — наявність, «—» — відсутність сходів на момент обліку.

до перенаселеності локусів. Розвитку цієї тенденції неможливо уникнути за рахунок міграції, тому з часом, коли проблеми, що виникають через локальну перенаселеність, порушують рівновагу субпопуляційних локусів *S. hungarica*, ефективними стають зовсім інші механізми оптимізації рівня внутрішньовидової конкуренції. За нашими спостереженнями вони реалізуються в три етапи і супроводжуються характерними змінами диференційних (індивідуальних) та інтегральних (групових) ознак *S. hungarica* в локальних скупченнях.

На першому етапі в особин усіх рівнів життєвості активно знижуються показники життєвого стану. Передусім ідеться про розмірні (габітуальні) ознаки (рис. 3). Цей процес сприяє підвищенню рівня гетерогенності особин в усіх віталітетних групах. Дослідження американського еколога Хатчинсона [26] засвідчують, що диференціація особин за масою від межі вдвічі, а лінійних розмірів — в 1,2 раза радикально зменшує внутрішньопопуляційну конкуренцію.

На другому етапі, одночасно з ростом гетерогенності індивідуальних ознак, у локусах *S. hungarica* віталітетні співвідношення активно перерозподіляються внаслідок змін рівня смертності особин високої, середньої і низької життєвості, переходу деяких з них до вимушеного спокою або тимчасово неkwітуючого стану. Оскільки такі зміни є зворотними, то неоднорідність просторового розподілу, яка їх супроводжує, має відповідний періодичний характер [4]. Саме такі процеси внутрішньої саморегуляції отримали назву локальної [24], або нелінійної динаміки обмеженої міграції [15].

В окремих випадках, коли розглянуті механізми просторово-розмірної диференціації не зменшують внутрішньовидову конкуренцію до прийнятного рівня, локальна чисельність особин у *Mugetum luzulosum* може перевищувати критичний рівень перенаселення, який у *S. hungarica* становить понад 200 особин на 1 м². У цій ситуації внутрішньовидові відносини оптимізуються завдяки розмірному самопрорідженню локусів. Нерідко воно супроводжується їхньою тимчасовою дезінтеграцією на просторово відокремлені фрагменти, різні за чисельністю особин високої, середньої і низької життєвості та їх розмірними групами (життєвим станом). У результаті такого самопрорідження в кожній точці простору зовсім не залишається або залишається вкрай мало ідентичних за життєвістю і життєвим станом особин. Це великою мірою знижує напруженість локальної конкуренції в умовах критичного перенаселення.

На всіх етапах наближення локальної чисельності до верхньої критичної межі і підвищення конкуренції супроводжуються пригніченням і відставанням у розвитку частини особин (здебільшого молодих або депресивних). У такі моменти їхня смертність майже на порядок може перевищувати середню для популяції. Оскільки збільшуються розмірні інтервали ознак між віталітетними групами, відповідно змінюються і відмінності між особинами за їх потребами у дефіцитних екологічних ресурсах.

Періодичні зміни, які виникають унаслідок асинхронного розвитку локусів, нівелюються на рівні популяцій, а тому не впливають на стабільність їхньої структури і функціонування як елементів екосистем. Це дає підстави вважати, що саме

принцип мікропросторового розподілу локальних скупчень є невід'ємною умовою ефективної саморегуляції природно-історичних популяцій [21].

Природно-історичну популяцію *S. hungarica*, частина якої досліджена в межах рослинного угруповання *Mugetum luzulosum*, можна вважати системною матрицею у вигляді нерівномірної просторової сітки, вузлами якої є елементарні природні осередки особин (локуси, камери, скупчення), здатні до самовідновлення і періодичного повторення. На нашу думку, завдяки локусам відбувається трансляція інформації та координація функціональних популяційних процесів, ефективно використання екологічних ресурсів і розвиток загального популяційного поля.

Саме руйнування природно-історичної субпопуляційної структури, яке супроводжує більшість господарських ініціатив, порушує життєдіяльність природних популяцій і вже стало найреальнішою причиною їх масового, катастрофічного, а, головне, незворотного розпаду.

Висновки

Система субпопуляційних локусів з віталітетно різнорідних особин є загальною матрицею ефективної взаємодії і використання екологічних ресурсів у популяціях.

Диференціація особин різної життєвості щодо екологічних чинників, віталітетна гетерогенність їх складу й асинхронність розвитку субпопуляційних локусів сприяють зменшенню внутрішньопопуляційної конкуренції і зумовлюють збереження життєздатності природних популяцій.

Природно-історичним популяціям притаманні збалансованість функціональних процесів, оптимальна організація просторової структури і віталітетного складу. Просторова структурованість їх елементів (субпопуляційних локусів) є морфологічною основою гомеостазу популяції як механізму зниження рівня конкуренції, підтримання стабільності функціонально-інформаційних каналів і цілісності популяцій.

1. Григорьева Н.М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. — М.: МГПИ, 1986. — С. 48—58.
2. Домбовский Ю.А., Тютюнов Ю.В. Структура ареала, подвижность особей и состав популяций // Журн. общ. биол. — 1987. — 48, № 4. — С. 493—498.
3. Жияев Г.Г. Ценопопуляції *Soldanella hungarica* Simonk. Чорногірського хребта // Укр. ботан. журн. — 1985. — 42, № 4. — С. 27—30.
4. Жияев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. — Львов: ЛПМ НАНУ, 2005. — 304 с.
5. Жияев Г.Г. Идентификация равний життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників // Укр. ботан. журн. — 2005. — 62, № 5. — С. 687—698.
6. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. — Йошкар-Ола, 1995. — 223 с.
7. Заугольнова Л.Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций // Ботан. журн. — 1974. — 59, № 9. — С. 1303—1310.
8. Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. — М.: Наука, 1976. — С. 81—92.
9. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. — 1989. — 74, № 6. — С. 769—784.

10. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. — Казань: КЗУ, 1989. — 146 с.
11. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений. Современное состояние, точки роста. — Сумы: Универ. книга, 2009. — 264 с.
12. Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. — М.: Наука, 1976. — 284 с.
13. Малиновский К.А., Работнов Т.А. Изучение луговых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценол. исслед. — М.: Наука, 1974. — С. 318—331.
14. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботан. — М.: Наука, 1950. — Вып. 1. — С. 465—483.
15. Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. — М.: Наука, 1987. — 368 с.
16. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. — М.: Наука, 1987. — 208 с.
17. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — 216 с.
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. Титов Ю.В. Эффект группы у растений. — Л.: Наука, 1978. — 151 с.
20. Уилкоккс Б.А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. — М.: Мир, 1983. — С. 117—142.
21. Царик И.В., Жиляев Г.Г., Малиновский К.А. Некоторые аспекты пространственной организации сообществ и популяций растений // Экология и ноосферология. — 1995. — 1, № 1. — С. 91—95.
22. Царик І.В., Жиляев Г.Г., Кияк В.Г. та ін. Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. — Львів: Меркатор, 2009. — 172 с.
23. Шилов И.А. Экология. — М.: Высш. шк., 1977. — 512 с.
24. Allee W.C. Cooperation among animals with human implications. — N.Y.: Shuman, 1951. — 233 p.
25. Falińska K. Przewodnik do badań biologii i populacji roślin. — Warszawa: PWN, 2002. — 588 s.
26. Hutchinson G.E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // Amer. Natur. — 1959. — 93. — P. 145—159.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 10.08.2009

Г. Г. Жиляев

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов

**СУБПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КАК ФУНКЦИЯ
ВИТАЛИТЕТНОГО СОСТАВА И ЕЕ РОЛЬ В САМОРЕГУЛЯЦИИ
ПОПУЛЯЦИЙ *SOLDANELLA HUNGARICA* SIMONK. (*PRIMULACEAE*)**

Методом многолетнего мониторинга в растительном сообществе *Mughetum luzulosum* исследованы закономерности субпопуляционной организации *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в Карпатах. Установлено, что пространственная локализация скоплений, происходящая вследствие виталитетной гетерогенности особей, является основой гомеостаза и сохранения жизнеспособности естественно-исторических популяций исследованного вида.

К л ю ч е в ы е с л о в а: популяция, субпопуляционный локус, жизнеспособность, жизнеспособность, саморегуляция.

G.G. Zhilyaev

Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv

SUBPOPULATIONAL STRUCTURE AS A FUNCTION OF VITALITY
COMPOSITION AND ITS ROLE IN AUTOREGULATION OF POPULATIONS
OF *SOLDANELLA HUNGARICA* SIMONK. (*PRIMULACEAE*)

Patterns of subpopulation organisation of *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) were studied in the Carpathians by long-term monitoring of *Mugetum luzulosum* plant community. It was established that spatial localization of aggregations resulting from heterogeneity in the individual vitality forms the basis for homeostasis and maintenance of viability in the natural historically formed plant populations.

Key words: : population, subpopulation locus, vitality, viability, self-control.