

УДК 581.91.(477.8)

## САМОВІДНОВЛЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ ЗА РІЗНИХ УМОВ ЇХНЬОГО РОСТУ

Й. Царик

*Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна  
e-mail zoomus@franko.lviv.ua*

Здійснена спроба розкрити механізми самовідновлення популяцій, підкреслено різне значення термінів *самовідновлення* і *самопідтримання*. Зроблено висновок, що довготривале існування (декілька поколінь) популяції на конкретній території забезпечується чотирма її фундаментальними ознаками: самовідновленням, стратегією, стійкістю і стабільністю.

*Ключові слова:* популяція, механізми самовідновлення, стійкість, стабільність, стратегія.

Мета цієї публікації – привернути увагу дослідників до проблеми самовідновлення біотичних систем різних рівнів організації: особин, популяцій, екосистем. Предметом нашого обговорення буде самовідновлення та самопідтримання популяцій рослин і тварин.

Самовідновлення належить до однієї із найголовніших рис біотичних систем, завдяки яким досягається їхня стійкість і стабільність у часі та просторі. У визначенні популяції, яке пропонують О.В. Яблоков і О.Г. Юсуфов [15], однією із фундаментальних її рис, власне, і є самовідновлення. Слід вказати, що під самовідновленням популяції ми розуміємо її здатність до відтворення у наступних поколіннях, а для будь-якої біосистеми взагалі – її структурних елементів і функціональних зв'язків між ними. Самовідновлення популяцій відбувається як у природних умовах (без впливу антропогенних чинників), так і в умовах антропогенезу. Механізми, завдяки яким досягається самовідновлення популяцій у різних умовах росту, можуть бути як однаковими, так і різнитися (про що йтиме мова далі у тексті). Слід звернути увагу й на те, що поряд із терміном самовідновлення ми користуємося і терміном “самопідтримання”. Під цим терміном ми розуміємо здатність популяції (системи) існувати в конкретних умовах, незалежно від того, чи відтворюються наступні покоління (елементи), але обов'язковою умовою тут є збереження функціональної цілісності. Тобто самовідновлення – це термін, який містить дані щодо майбутнього популяції (наявність поколінь), а самопідтримання – вказує на здатність її збереження в теперішньому часі.

Проблема пізнання механізмів самовідновлення популяцій стала надзвичайно актуальною з появою у 80-х роках минулого століття “Концепції мінімальної життєздатної популяції” (МЖП), яка була фундаментально опрацьована такими американськими популяціоністами, як М. Сулей, І. Франклін, О. Френкель, Р. Гілпін, М. Шафер та ін. [6]. Суть цієї концепції полягає в тому, що на основі диференціальних та інтегральних параметрів популяцій встановлюється мінімальний набір умов для неї, який дав би їй змогу без істотних втручань ззовні існувати протягом тривалого часу (кілька поколінь). З цією метою були зроблені численні спроби побудови імітаційних моделей самовідновлення популяцій [2]. У більшості випадків ці моделі не відображають реальної ситуації, яка може траплятися з популяціями, оскільки недостатньо повно оцінюють механізми їхнього самовідновлення й ефекту дії факторів загрози їхньому існуванню.

Таким чином, пізнання механізмів самовідновлення популяцій є хорошим підґрунтям для ефективного прогнозу їхнього майбутнього в часі. Більшість зарубіжних дослідників вважають, що вивчення процесів самовідновлення популяцій [4] доцільно проводити лише для рідкісних, ендемічних і реліктових видів. З цією метою наводять дві причини: перша – власне ці види перебувають під загрозою зникнення; друга – вони відіграють важливу роль в організації екосистем. Значення цих видів насправді є вагомим, ніж на це вказує їхній відсоток (частина) від загальної біомаси або чисельності особин біоценозів, і, окрім цього, вони можуть бути маркерами трансформації екосистем [4, 12]. Власні дослідження та дослідження співробітників відділу популяційної екології Інституту екології Карпат НАН України і кафедри зоології Львівського національного університету імені Івана Франка [9, 13] показали, що вивчення самовідновлення популяцій доцільно проводити також і для широкопоширених видів, яким на даний час ніщо не загрожує.

Основою самовідновлення популяцій рослин є поліваріантність онтогенезу особин, у якому виділяють латентний, віргінільний, генеративний і постгенеративний періоди [5]. Такий поділ онтогенезу на періоди може бути не лише для рослин, але й для тварин. Онтогенез може бути простим і складним. У першому випадку одна й та ж фізіологічно цілісна особина проходить усю послідовність етапів розвитку аж до смерті, а в другому – послідовність етапів розвитку здійснюється серією особин вегетативного походження. Для популяцій, особини яких проходять простий онтогенез, самовідновлення забезпечується здатністю організмів утворювати життєздатне насіння (нащадків), формування якого (для рослин) залежить від ефективності запилення, пошкодження його біотичними й абіотичними агентами, кількості генеративних особин на площі, а відтак – урожаю насіння, його проростання та подальшого розвитку проростів, який залежить від умов середовища (ценотичних, едафічних, кліматичних, антропічних). Для тварин утворення нащадків залежить від статевої структури популяції, її гетерогенності, ємності оселищ (наявності умов, необхідних для розвитку молодого покоління), хижаків, антропічних змін середовища. У разі складного онтогенезу особин рослин, завдяки вегетативному розмноженню забезпечується утримання території, переживання несприятливих умов вегетативними зачатками, а відтак відтермінується час вимирання особин у конкретних умовах середовища.

Найбільш ефективним механізмом самовідновлення володіють популяції, сформовані з особин, для яких властивий складний онтогенез, тобто спостерігається поєднання генеративного й вегетативного типів розмноження. Власне вегетативне розмноження забезпечує самопідтримання популяцій у конкретних умовах середовища, а комбіноване розмноження – її самовідновлення. Що стосується агамних і партеногенетичних форм тварин, то у них можливості для еволюційної апробації нових спадкових змін вищі, ніж у рослин, оскільки в них будь-яка мутація відразу проявляється, не будучи прихованою в гетерозиготному стані. Не менш важливим є і те, що такі популяції мають здатність переживати різкі коливання чисельності особин [14]. Залежно від ступеня екстремальності умов діють різні механізми самовідновлення популяцій. Так, для трав'яних рослин в альпійському поясі притаманні характерні реакції, що сприяють мобілізації резервів і зниженню витрат на виживання та самовідновлення: запізнення розвитку під час сезонної вегетації; квазісенільність; вторинний спокій, пришвидшення темпів онтогенезу; рання репродуктивна зрілість особин; збільшення чисельності особин низької та середньої життєвості, зниження кратності їхньої репродукції, актів цвітіння за час їхнього життя [3].

У природних умовах (без антропогенного впливу) функціонують всі механізми самовідновлення популяцій. Водночас у природних умовах також можливі випадки, коли популяція приречена на вимирання. Популяція вмирає тоді, коли вмирають її останні особини. Причин такого вимирання багато, але серед них є такі, які можна віднести до випадкових: наприклад, несприятливі кліматичні умови для проростання насіння, розвитку молодих особин тварин (різкі перепади температури у високогір'ї тощо). Наслідки впливу випадкових причин на вимирання популяції залежать від її чисельності та просторової структури. Якщо популяція має структуру метапопуляції [10], час її відмирання значно відтермінується порівняно з популяцією такої ж чисельності, для якої відсутня метапопуляційна організація.

Більшість популяцій рослин і тварин заселяють регіони, які перебувають під антропогенним впливом (рубання дерев, випас худоби, рекреація тощо), і тоді процес самовідновлення забезпечується дещо по-іншому, ніж у непорушених (природних) умовах.

У таких умовах самовідновлення популяцій відбувається завдяки змінам вікової та просторової структур, життєвості й характеру онтогенезу особин, розмноження та набуття популяцією ознак вторинних типів стратегій [8].

Як приклад подаємо дані, отримані для популяції *Primula minima* L. в Чорногорі (Українські Карпати). Встановлено, що нерегулярне вигоптування особин протягом вегетаційного сезону (особини *Primula minima* L. ростуть на туристичній трасі, яка проходить від гори Говерла до гори Шпиці та далі до с. Дземброня) призвело до того, що у віковому спектрі з'явилися три вікові піки чисельності особин: на віргінільній, зрілій генеративній і субсенільній групах (на ділянках, де вигоптування не спостерігалось – був один пік чисельності, який припадав на генеративну групу особин). За регулярного вигоптування у популяції переважали віргінільні та сенільні особини, причому переважання віргінільних особин у віковому спектрі зумовлено партикуляцією генеративних. Одночасно по-різному змінюються біометричні показники особин в обох випадках антропогенного впливу. У випадку відсутності вигоптування надземна фітомаса віргінільних особин становила  $104,4 \pm 16,9$  мг, підземна –  $188,6 \pm 32,9$ , а зрілих генеративних  $755,0 \pm 40,0$  мг і  $938,6 \pm 34,0$  мг відповідно. У випадку регулярного й інтенсивного вигоптування (50–100 осіб за світловий час дня у липні) знизилася більше ніж у 10 разів: віргінільні особини –  $12,8 \pm 0,8$  і  $28,6 \pm 1,4$ ; генеративні  $138,7 \pm 23,5$  і  $127,6 \pm 5,0$  мг відповідно.

У місцях вигоптування виявлені поодинокі проростки на площі  $10 \times 10$  см, тоді як за відсутності впливу – знаходимо їх у кількості 20–30 на такій самій площі.

Під час вигоптування зростає інтенсивність партикуляції фізіологічно цілісних особин. Так, на ділянках із регулярним вигоптуванням генеративна фізіологічно цілісна особина складається із 5–7 фітоценотичних віргінільних особин, а в умовах відсутності такого впливу – із 3–4 особин. Випас, як і вигоптування, також впливає на зміну структури популяцій. Для прикладу розглянемо популяції *Dactylis slovenica* Domin., які перебувають у режимі помірному (0,5 особин корів на 1 га площі) та інтенсивного (понад 1 особину корів на 1 га площі) випасу. В умовах заповідання популяція *D. slovenica* є нормальною повночленною з максимумом на віргінільній віковій групі особин. У випадку помірному випасу популяція залишається нормальною, але різко зменшується чисельність підросту і чисельність дорослих особин. Під час інтенсивного випасу спостерігається різке старіння популяції та зниження чисельності особин. Таких прикладів можна навести багато [11]. Отже? зміна умов середовища зумовлює зміну низки параметрів

популяції, які визначають її стратегію, тобто здатність її виживати в мінливих умовах середовища та завдяки здатності набувати ознак вторинних типів стратегій [8].

Здатність популяції набувати ознак вторинних типів стратегії означає, що при домінуванні первинних (K,R,S – стратегій) ознак з'являються вторинні (K-R; K-S; K-R-S і т.д.). Вторинні типи стратегій зумовлюються не лише антропічним впливом, а й конкурентними відношеннями з особинами інших видів. Прикладом може бути поява вторинних ознак стратегії у популяціях *Primula minima* L. За оптимальних умов росту популяціям властивий первинний конкурентний (K) тип стратегії, який проявляється компактно-дифузним розміщенням клонів, значною їх масою і листовою поверхнею, відносно простим онтогенезом, у якому переважає магістральний хід розвитку, максимальною екологічною щільністю, суцільним фітогенним полем і стабільним віковим спектром. У разі близького сусідства з особинами *Carex sempervireus* Vill., *Hieracium alpinum* L. та *Festuca supina* Schur. у популяції *P. minima* L. зростає чисельність особин моноцентричного типу біоморфи, в яких зменшується приріст біомаси, знижується листовою поверхня і розпочинається рання партикуляція. Популяції властивий лабільний віковий спектр, мінлива чисельність особин і запаси надземної та підземної мас. Особливо суттєві зміни цих параметрів спостерігаються у разі конкуренції з *Festuca supina*. Подібні зміни мають місце також у випадку регулярного витоптування. За нерегулярного витоптування зміни диференціальних ознак стратегії подібні до тих, які спостерігаються при близькому сусідстві *Primula minima* L. і *Hieracium alpinum*. Як за інтенсивного витоптування, так і за близького сусідства з особинами інших видів у популяції, у *P. minima* L. з'являються ознаки стрес-толерантної стратегії, і тоді стратегія популяції стає вторинною K-S – типу. Таким чином, здатність популяції набувати рис вторинної стратегії в мінливих умовах середовища є одним із найважливіших механізмів її самовідновлення. Тому пізнання механізмів самовідновлення тісно пов'язане зі встановленням диференційних та інтегральних параметрів стратегії популяцій.

Ще раз звернемо увагу на те, що самопідтримання й самовідновлення означають різну для популяцій кінцеву “мету”. Самопідтримання – це збереження функціонування популяції в теперішньому часі, а самовідновлення – збереження здатності до відтворення поколінь.

Фактично у першому випадку пізнання механізмів самопідтримання популяцій – це пізнання механізмів їхньої стійкості, а самовідновлення – стабільності.

Під терміном стійкість живої системи ми розуміємо її здатність, завдяки внутрішнім механізмам захисту, протистояти зовнішнім збурювальним впливам, захищатися від них, адаптуватися до них без суттєвих змін структурно-функціональних особливостей або швидко повертатися до нормального (стійкого, парастабільного) стану, якщо цей вплив зумовив тимчасове відхилення системи від заданої програми. Під стабільністю живих систем розуміємо закладену в їхніх генетичних програмах здатність протягом усього періоду її існування реалізувати в мінливих умовах зовнішнього середовища життєву програму розвитку, яка відповідає формуванню еталонної системи [1]. Оскільки висока стійкість до дії якогось фактора не означає, що ця система є стабільною, то здатність до самопідтримання не означає, що дана система має здатність до самовідновлення. Прикладом може бути *Linnea borealis* у високогір'ї Чорногори (Українських Карпат), яка завдяки вегетативному розмноженню підтримує протягом багатьох десятиліть чисельність фітоценотичних особин і просторову організацію [7]. Таким чином, підводячи загальний підсумок, можемо констатувати, що довготривале існування популяції

(декілька поколінь) на конкретній території досягається завдяки чотирьом фундаментальним рисам: самовідновленню, стратегії, стійкості та стабільності. Усі ці чотири фундаментальні риси популяцій вивчені вкрай недостатньо, але без пізнання їх будь-які заходи щодо відновлення, збереження та експлуатації популяцій мають велику ймовірність призвести до погіршення їхнього функціонування, а іноді й відмирання. Що стосується самопідтримання популяцій, то цей процес досягається за рахунок здатності до поліваріантності онтогенезу, лабільності чисельності особин і здатності до переміщення у просторі (для тварин). Таким чином пізнання механізмів самовідновлення і самопідтримання популяцій доцільно віднести до першочергових завдань, які повинна розв'язувати сучасна популяційна екологія.

1. *Голубець М. А., Царик Й. В.* Стійкість і стабільність – важливі ознаки живих систем // Ойкумена. 1982. № 2. С. 21–26.
2. *Гудмен Д.* Демографія случайного вымирания // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. С. 23–52.
3. *Жиляєв Г. Г.* Жизнеспособность популяций растений. Львов, 2005. 302 с.
4. *Примаков Р.* Основы сохранения биоразнообразия. М.: Изд-во науч. и учеб.-метод. центра, 2002. 256 с.
5. *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения ценологических популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 141–149.
6. *Сулей М. Е.* Введение. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. С. 10–22.
7. *Царик Й. В., Малиновський К. А.* Розпад популяції *Linnea borealis* L в ситуації стресу // Укр. бот. журн. 1995. Т. 53. № 2–3. С. 5–10.
8. *Царик Й. В.* Стратегія популяцій. Структура рідкісних видів флори Карпат / За ред. К.А. Малиновського. К.: Наук. думка, 1998. С. 136–153.
9. *Царик Й. В., Жиляєв Г. Г., Кияк В. Г.* та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних, реліктових видів рослин Українських Карпат / За ред. акад. НАН України М. Голубця. Львів: Поллі, 2004. 198 с.
10. *Царик Й. В., Кияк В. Г.* Метапопуляційна структура видів рослин Карпат // Екологія і ноосферологія. 2005. Т. 16. № ½. С. 125–132.
11. *Царик Й. В., Горбань І. М., Горбань Л. І.* та ін. Екотонні пасовища як осередки збереження біологічного різноманіття // Стан біорізноманіття екосистем Шацького природного парку. Львів: Сполом, 2005. С. 69–72.
12. *Царик Й. В., Царик І. Й.* Пошук біомаркерів стану екосистем // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 46. С. 78–82.
13. *Царик Й. В., Горбань І. М., Гнатина О. С.* Екологічний моніторинг для потреб збереження біологічного різноманіття Шацького національного природного парку // Наук. вісн. Волин. ун-ту. Сер. біол. науки. 2009. № 2. С. 96–100.
14. *Яблоков А. В.* Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
15. *Яблоков А. В., Юсуфов А. Г.* Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1989. 335 с.

**POPULATIONS SELF-RECRUITMENT UNDER THE DIFFERENT  
CONDITIONS OF THEIR GROWTH****J. Tsaryk**

*Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine  
e-mail: zoomus@franko.lviv.ua*

It has been done an attempt to reveal the mechanisms of population self-recruitment, it was pointed out the different meaning of terms *self-recruitment* and *self-maintenance*. It was made a conclusion that long-term existence (several generations) of the population on concrete area is ensured by its four fundamental features: self-recruitment, strategy, persistence and stability.

*Key words:* population, self-recruitment mechanisms, persistence, stability, strategy.

**САМОВОЗОБНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ  
УСЛОВИЯХ ИХ РОСТА****И. Царик**

*Львовский национальный университет имени Ивана Франко  
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина  
e-mail zoomus@franko.lviv.ua*

Сделана попытка раскрыть механизмы самовозобновления популяций, подчеркнуть разное значение терминов *самовозобновление* и *самоподдержание*. Сделан вывод, что длительное (несколько поколений) существование популяции на определенной территории достигается за счет четырех ее фундаментальных свойств: самовозобновления, стратегии, устойчивости и стабильности.

*Ключевые слова:* популяция, механизмы самовозобновления, устойчивость, стабильность, стратегия.

Стаття надійшла до редколегії 03.02.10

Прийнята до друку 15.04.10