

УДК 581.57

Малиновський А.К.¹, Білонога В.М.²

АДАПТАЦІЙНО-КОМПЕНСАТОРНІ МЕХАНІЗМИ ПІДТРИМКИ ЖИТТЄЗДАТНОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ

Ключові слова: адаптація, компенсація, популяція, модуль, життєздатність.

Індуковані змінами параметрів середовища, у популяціях виникають морфологічні, фізіологічні та поведінкові трансформації – комплекс пристосувань, спрямованих на закріплення властивостей адекватних впливам зовнішніх чинників. Г.Х. Шапошников [11] розділив такий комплекс пристосувань на регуляторні, філетичні та квантові адаптації. Філетичні адаптації спрямовані на поступові перетворення у відповідь на трансформацію середовища, проте не порушують стійкість системи загалом. Наслідком квантових адаптацій є повномасштабна структурна перебудова системи та її елементів. Філетичні та квантові перетворення еволюційні, пов'язані з якісними змінами генофонду, спрямовані і незворотні.

Регуляторні адаптації забезпечують сталість функціонування популяцій у межах коливань умов середовища. Вони можуть призводити до змін у співвідношеннях різних фенотипів і генотипів, проте не мають істотного впливу на якісний склад генофонду популяції. Такі зворотні зміни відбуваються відносно швидко, без елімінації особин або, принаймні, істотної зміни чисельності, можуть мати сезонний характер і обмежуватись лише онтогенезом, проявляться як на рівні популяцій, так і субпопуляційних утворень, які мають різні адаптаційні потенції.

А.І. Воложиним і Ю.К. Субботніним [5] запропонована адаптаційно-компенсаторна концепція пристосування біосистем (від клітини до біосфери), у якій реакції, спрямовані на зміну структури і функцій, визначаються як адаптаційні, а спрямовані на збереження структури і функцій – як компенсаторні. Зміни середовища, які спричинюють порушення структури і функцій системи, насамперед ініціюють компенсаторні реакції, при цьому виникає і розвивається процес, спрямований на відновлення структури і функцій зруйнованих елементів і системи загалом.

Адаптація і компенсація біосистем розглядається як складна біполярна функція, де єдність співіснує з різноспрямованістю, урівноважуючи одна одну. Адаптація і компенсація мають елемент пристосування, що споріднює їх; на цьому ґрунті процеси компенсації іноді трактують як різновидність адаптацій. Проте між цими процесами існує істотна різниця.

Адаптаційні механізми виникають за порушення рівноваги і спрямовані на зміни у структурній організації самої біосистеми – її перехід у інший стан, що супроводжується трансформацією структури і набуттям нових функцій, що й забезпечують її існування як цілого і, у такому розумінні, наближаються до поняття

"лабільності", як здатності біосистеми до швидкої перебудови внутрішньої структури і можливостей самовідновлення.

Компенсаторні механізми спрацьовують також за порушення рівноваги, проте процес спрямований на заміщення функцій одних елементів, їхніх систем або частин на інші, функціонально аналогічні. Компенсація близька до поняття "пластичності", як здатності біосистеми змінювати співвідношення структурно-функціональних параметрів за принципової незмінності структурно-функціональної організації загалом.

Таким чином, адаптаційні і компенсаторні процеси діють у різних напрямках за порушеної рівноваги у залежності від причини порушень і, ймовірно, розвиваються послідовно. **Компенсація** – консервативний процес, спрямований на збереження первинного стану популяції у системі "популяція – середовище" з використанням наявних адаптаційних потенцій; **адаптація** – динамічний процес формування адекватних до змін середовища властивостей для відновлення рівноваги між популяцією і середовищем. Співвідношення основних понять "адаптація" і "компенсація" подано у таблиці 1.

Таблиця 1

Сутність понять "адаптація" і "компенсація" біосистем

Адаптація біосистем	Компенсація біосистем
<ul style="list-style-type: none"> • адаптація – здатність змінювати структуру і функції системи адекватно змінам параметрів середовища • адаптація – формування комплексу морфологічних, ценофізіологічних, ценопопуляцій, популяцій, що забезпечує життєздатність і стійкість до впливу несприятливих чинників • адаптація – трансформація і пристосування структури і функцій біосистеми, її елементів до зміни середовища 	<ul style="list-style-type: none"> • компенсація – здатність біосистеми зберігати структуру і функції за зміни параметрів середовища • компенсація – реакція (комплекс реакцій) біосистеми на несприятливий вплив, що компенсує або, принаймні, мінімізує наслідки структурних і функціональних порушень • компенсація – заміщення функцій одних елементів, їхніх систем або частин іншими, функціонально аналогічними (їхніми системами або частинами)

Адаптаційні та компенсаторні механізми спрямовані на збереження гомеостазу. При цьому компенсаторні механізми включаються за зміни характеру дії чинників середовища, але параметри гомеостазу не виходять за межі норми; адаптаційні – коли компенсаторних механізмів недостатньо і виникає необхідність у напрацюванні принципово нових зв'язків між популяцією і середовищем для досягнення рівноваги.

Адаптаційні механізми відрізняються від компенсаторних, насамперед, якісними параметрами, і спрямовані на відновлення гомеостазу тоді, коли він вже порушений.

Для отримання кількісних характеристик адаптації введені ентропійні показники стану біосистеми, котрі оцінюють не абсолютні значення будь-яких її характеристик, а тенденцію їхніх змін за дії зовнішніх чинників. Обґрунтовано поняття "адаптаційних стратегій" і встановлені основні: адаптивна, компенсаторна, адаптивно-компенсаторна і дизадаптивна [1].

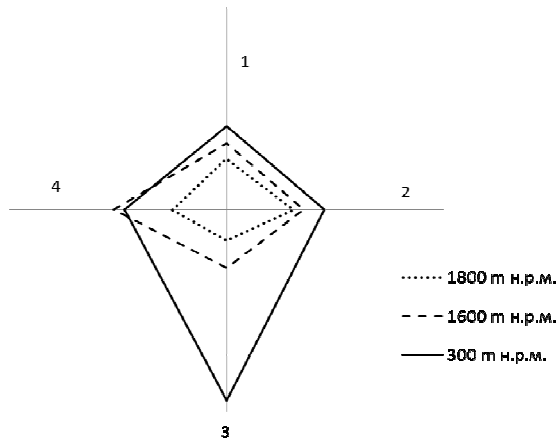


Рис. 1. Співвідношення параметрів клонів *Cirsium waldsteinii* у різних еколого-ценогічних умовах місцевості: 1 – висота пагону; 2 – кількість суцвіть на пагоні; 3 – кількість генеративних пагонів у клоні; 4 – кількість вегетативних пагонів у клоні.

Адаптацію визначають як сукупність **компенсаторно-приспосувальних** перебудов, що виникають у процесі пристосувань до стресу [10]. Величину перебудов у популяціях трав'яних рослин досліджували методами кореляційної адаптометрії, які ґрунтуються на тому, що за стресу у будь-якої популяції змінюються зв'язки і відповідно змінюються показники кореляції [8, 10]. Дослідженнями [10] встановлено, що рівень кореляції між параметрами, зазвичай, підвищується за адаптаційного навантаження. Приспосувальний ефект спостерігається не за показниками (варіація яких може бути у широких межах), а у системі взаємозв'язків між ними. Критерії інтенсивності адаптації отримують на основі оцінки зв'язності параметрів – ваги кореляційного графу [6]. За допомогою цих методів встановлено, що для низки видів (*Paris quadrifolia* L., *Asarum europaeum* L., *Anemone nemorosa* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Convallaria majalis* L.) за помірного порушення середовища збільшуються розміри та зростає швидкість росту особин. За подальшого посилення деградації угруповання розміри особин

зменшуються, проте зростає інтенсивність вегетативного розмноження, яке можна розглядати як компенсаторну реакцію.

Пластичність реакцій популяцій рослин на змінність умов середовища надзвичайно широка, що ускладнює розмежування адаптаційних і компенсаторних ознак. Окрім того, у межах популяції реакції окремих особин або груп особин на однакові умови можуть бути різними.

Адаптація популяцій рослин проявляється, насамперед, у змінах демографічних параметрів, чисельності і щільності, складає сукупність реакцій, спрямованих на підтримку пристосування до змін середовища від тимчасових зворотних компенсаторних реакцій – різноманітних модифікацій, до генетичних змін, закріплених природним добором, що забезпечує стійкість за зміни умовах середовища і створює умови для існування як окремих особин і популяцій, так і виду загалом. Компенсаторні реакції проявляються у змінах морфологічних параметрів, форми, маси, продуктивності тощо і є зворотними, спадково не закріпленими змінами ознак і властивостей, є реалізацією генетичної інформації в онтогенезі, спрямованої на пристосування до умов середовища.

Прикладом компенсаторних реакцій може слугувати зміна морфологічних параметрів особин *Cirsium waldsteinii* Roux у межах однієї популяції у різних умовах (рис. 1). Найчутливішою до еколого-ценотичних змін є генеративна сфера. Відхилення від середніх значень у природних умовах становить 13-54% і до 180% в умовах культури. Зменшення кількості генеративних пагонів у стресових умовах компенсується за рахунок стабільності числа вегетативних структур. Зменшення кількості центрів вегетативного поновлення відбувається лише у найбільш екстремальних умовах [2].

У *Pulmonaria filarszkyana* Jáv. наслідком трансформації фітоценотичних умов є зміни параметрів асимілюючих органів і генеративної сфери (рис. 2). Наприклад, у вторинних угрупованнях з домінуванням *Deschampsia caespitosa* найбільш істотним є зменшення кількості квіток – до 60% від середнього значення у популяції, довжина пагонів і розмір листової пластинки зменшуються на 30-40%. Натомість збільшується кількість листків на пагоні. Також змінюється співвідношення між загальною довжиною листка і довжиною листової пластинки, а також довжиною і шириною листової пластинки. В окремих випадках коефіцієнт співвідношення між довжиною і шириною пластинки листка відрізняється на 30-37% і становить відповідно 3,7 та 2,7 [3].

Компенсаторні реакції у несприятливих умовах середовища проявляються у функціональному перерозподілі біомаси – **алокації матерії** [9, 13], – витратах енергії на процеси росту та поновлення. Встановлено, що розподіл енергії і матерії у життєвому процесі залежить від життєвої форми і умов середовища [15, 16]. Для видів з коротким життєвим циклом найбільша частка біомаси витрачається на репродукцію; у багаторічників, у залежності від умов, – зосереджується в надземній або підземній частинах [13]. Компенсаторна реакція у несприятливих умовах, тобто за різних типів стресу, зокрема, зміні гідрорежиму, освітлення, посилення

конкуренції тощо проявляється у тому, що понад 50% біомаси зосереджується у підземній частині [23]. З появою вільних ніш та їхньою колонізацією, а також у сукцесіях, значна частина біомаси спрямована на репродукцію, а зі стабілізацією умов зосереджується у надземній і підземній частинах. Збільшення підземної маси стосовно загальної маси особин, зумовлене необхідністю нагромадження та збереження енергії, зростає з географічною широтою і погіршенням умов середовища [14, 9].

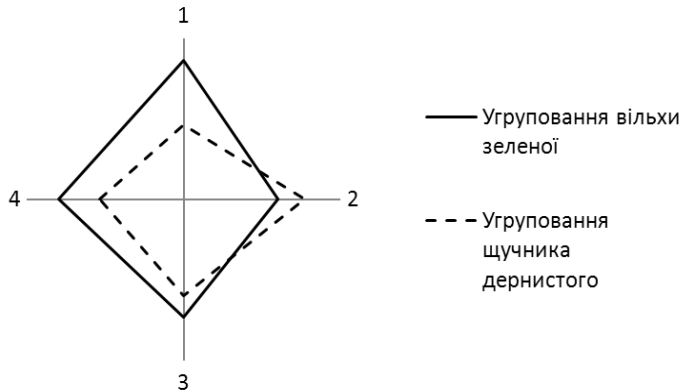


Рис. 2. Морфологічні параметри особин *Pulmonaria filarszkyana* в межах однієї популяції у первинному та похідному угрупованнях: 1 – кількість квіток на пагоні; 2 – кількість листків на пагоні; 3 – довжина листка; 4 – ширина листкової пластинки.

Залежно від життєвої форми, пошуки рівноваги популяцій з чинниками середовища, забезпечення самопідтримання та відновлення можуть реалізовуватись за рахунок зміни активності функціонування генеративної або вегетативної сфер. Спроможність до алокації енергії та матерії окремими особинами, як також амплітуда алокації, відповідно до змін середовища значною мірою визначає життєздатність популяцій загалом, їхній адаптаційний потенціал та еволюційні перспективи. Перерозподіл енергії та речовини зазвичай проявляється у змінах біомаси окремих органів, котрі є структурно-функціональними елементами генеративної або вегетативної сфер.

Таким чином, метою досліджень адаптаційно-компенсаторних механізмів повинно бути встановлення особливостей алокації і рівнів кореляції морфометричних параметрів популяцій (табл. 2), тобто комплексу компенсаторних перебудов морфоструктури, що виникають за зміни середовища, зокрема: 1) виявлення кореляцій морфометричних параметрів як маркерних загальнобіологічних ознак; 2) встановлення стабільності і змінності основних алометричних співвідношень між ознаками за градієнтами зміни умов.

Зміна умов середовища впливає на морфометричні параметри особин і, у підсумку, на загальну морфоструктуру популяції. Середні значення таких параметрів

як висота генеративного пагону і його маса, кількість і площа листя, фітомаса листя, коріння, плодів і насіння, насіннева продуктивність тощо істотно змінюються у залежності від умов місцевиростань. Наприклад, середня висота генеративного пагону *Soldanella hungarica* Simonk. зменшується від 25,2 см у *Mugetum sphagnosum* до 8,7 см у *Polytrichetum sexangulare*, площа листової поверхні – від 58,5 см² (*Alnetum herbosomyrtillosum*) до 7,2 см² (*Caricetum curvulae*), кількість насіння на особину – від 151,5 у первинних угрупованнях (*Alnetum athyriosum*) і 155,8 у *Mugetum hylocomiosum* до 94,7 (*Calamagrostidetum*) і 76,4 (*Nardetum*) у похідних, маса коріння від 405,4 мг (*Piceetum myrtillosum*) до 94,9 мг (*Polytrichetum sexangulare*), загальна фітомаса від 634,5 мг у первинних угрупованнях (*Piceetum myrtillosum*) до 361,0 мг у вторинних (*Nardetum*) тощо.

Таблиця 2

Найпоширеніші морфо- і алометричні параметри
(за [7] зі змінами і доповненнями)

Морфометричні параметри	Алометричні параметри
<ul style="list-style-type: none"> • загальна фітомаса • фітомаса листя, коріння, окремого листка, плода, насіння • кількість і площа листя, площа окремого листка • площа кореневої поверхні • кількість квіток, суцвіть, плодів • кількість насіння, потенційна і реальна насіннева продуктивність • висота генеративного пагону • фітомаса генеративного пагону 	<ul style="list-style-type: none"> • співвідношення площі листя до фітомаси • насіннева продуктивність на одиницю фітомаси • вага коріння на одиницю фітомаси • фотосинтетичне зусилля (вага листя на одиницю фітомаси) • вага генеративного пагону на одиницю фітомаси • відносний приріст за висотою • репродуктивне зусилля • співвідношення надземної і кореневої маси

Встановлені значення коефіцієнту кореляції морфометричних параметрів (висота і маса генеративного пагону, кількість, площа і маса листя, підземна, наземна і загальна маса) особин ценопопуляцій *Soldanella hungarica* Simonk. і *Homogyne alpina* (L.) Cass. (табл. 3). Збір матеріалу проводився згідно загальноприйнятих методик: величина вибірки становила 25 зрілих генеративних особин високого рівня життєвості у різних рослинних угрупованнях на різних гіпсометричних рівнях: *Piceetum myrtillosum* (1350 м н.р.м.), *Nardetum* (1300), *Myrtilletum* (1250), *Rhodoretum myrtillosum* (1450, 1750), *Mugetum sphagnosum* (1340, 1450), *M. myrtillosum* (1400, 1500), *Alnetum herbosomyrtillosum* (1350), *Polytrichetum sexangulare* (1200), *Caricetum curvulae* (1700, 1810), *Juncetum trifidi* (1550, 1650, 1830), *Seslerietum coeruleans* (1650), *Juniperetum myrtillosum* (1470).

У *Soldanella hungarica* відмічено виразний зв'язок між висотою генеративного пагону і його масою, кількістю листків, площею листкової поверхні, масою листків, підземною, наземною і загальною масою особин. Діапазон коливань параметрів маси листя надзвичайно широкий – від 68,2-75, 4 мг до 280,4-293,7 мг. Найбільша маса листя (305 мг) була у *Alnetum myrtillosum*, а найменша – в угрупованнях *Polytrichetum sexangulare* (73,1 мг). Загалом найменші значення маси листя характерні для популяцій відкритих угруповань. Натомість у *Homogyne alpina* кількість і маса листків корелюють між собою і не залежать від площі листків.

Співвідношення між надземною і підземною масами у *Soldanella hungarica* показує діапазони розподілу і їхню залежність від фітоценотичних умов. Загалом відслідковуються три варіанти співвідношень: коренева маса переважає надземну, ці параметри приблизно однакові і надземна маса переважає кореневу.

Найбільша різниця між підземною (405,4 мг) і надземною (229,1 мг) масою виявлена у *Piceetum myrtillosum*, істотна перевага підземної над надземною масою спостерігалась в угрупованнях *Juncetum trifidi*, *Seslerietum coeruleans* та *Juniperetum myrtillosum*. У вторинних угрупованнях, зокрема *Nardetum*, надземна маса (198 мг) переважає над підземною (159 мг), це ж спостерігалось у *Rhodoretum* (396-281,9) та *Alnetum myrtillosum* (350,4-264,4). Приблизно рівні ці показники в угрупованнях *Polytrichetum sexangulare* та *Caricetum curvulae*.

Кореляційні залежності у *Homogyne alpina* істотно відрізняються від таких само у *Soldanella hungarica*. Стійка кореляція відстежується між висотою генеративного пагону і кількістю листків на особину та їхньою масою листків і не корелює з площею листя, тоді як маса генеративного пагону корелює з площею листкової поверхні, а кількість листків корелює з їхньою масою. Площа листкової поверхні корелює як з підземною так і з надземною масою.

Підземна маса *Homogyne alpina* завжди переважає надземну, хоча їхнє співвідношення істотно варіює залежно від еколого-ценотичних умов ценозу. Наприклад, в угрупованнях *Mugetum myrtillosum* та *Eriophoretum latifolii* співвідношення надземної та підземної маси становить в середньому 3 : 7. В угрупованні *Juniperetum myrtillosum* надземна маса не перевищує 27%, а у *Caricetum curvulae* сягає 40%.

У особин *Homogyne alpina* висота і маса генеративного пагону не корелюють між собою ($r = 0,15$), надземною масою ($r = 0,16$) та загальною масою особини ($r = 0,47$). Натомість, як й у *Soldanella hungarica*, кількість листків на особині тісно пов'язана з висотою генеративного пагону ($r = 0,98$), площа листків не залежить від їхньої маси ($r = 0,21$), але корелює з підземною, надземною і загальною масою рослини (відповідно, $r = 0,91, 0,95, 0,92$) і масою генеративного пагону (0,84).

Таким чином можна стверджувати, що корелятивні зв'язки відображають різноманітні компенсаторні реакції популяцій і можуть розглядатись як видоспецифічна динаміка взаємозалежних параметрів у відповідь на зміни умов середовища.

Таблиця 3

Коефіцієнти кореляції (r) морфометричних параметрів *Soldanella hungarica* Simonk. і *Homogyne alpina* (L.) Cass.

<i>Soldanella hungarica</i>								
№	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1	0,86	0,87	0,87	0,84	0,75	0,75	0,96
2		1	-0,01	-0,26	-0,73	-0,8	-0,75	-0,85
3			1	0,31	-0,5	-0,63	-0,57	0,71
4				1	0,48	0,32	0,4	0,88
5					1	0,85	0,99	0,93
6						1	0,66	0,71
7							1	0,91
8								1
<i>Homogyne alpina</i>								
№	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1	-0,15	0,98	-0,24	0,87	-0,38	-0,16	-0,47
2		1	-0,29	0,84	0,16	0,82	0,96	0,84
3			1	-0,38	0,8	-0,5	-0,31	-0,6
4				1	0,21	0,91	0,95	0,92
5					1	0,02	0,25	-0,07
6						1	0,89	0,99
7							1	0,91
8								1

Примітки: 1 – висота генеративного пагону; 2 – маса генеративного пагону; 3 – кількість листків на особину; 4 – площа листової поверхні; 5 – маса листків; 6 – підземна маса; 7 – надземна маса; 8 – загальна маса. Коефіцієнт (r) за довірчого рівня $p < 0,05$, значення $+0,60$ і більше є такими, що корелюють між собою (Correlation matrices у пакеті Statistica for Windows).

Варіації параметрів зумовлені траєкторією розвитку особини від ювенільного стану до дорослого і такі параметри вже є запрограмованими власне у такій формі онтогенезу. Я. Вайнер [22] відносить такі зміни до апаратної пластичності (apparent plasticity). Щоб уникнути змішування реальної і псевдопластичності, слід

враховувати особливості онтогенезу, перебіг якого визначає не тільки розмір і форму рослини, але й її реакцію на зовнішні впливи. Залежно від стадії розвитку ті ж самі екологічні чинники можуть стимулювати різну кількісну чи якісну реакцію у особин різного віку. Онтогенетично відмінні реакції рослин є результатом добору і, своєю чергою, потенційно впливають на прояви фенотипічних варіацій [17].

Різноманітність умов середовища є причиною мінливості популяцій, котрі, поряд з мутаціями і рекомбінаціями, можуть призводити до змін як у фенотипі, так і у генотипі. Масштаб і динаміка фенотипічної пластичності зумовлена потенціями виду до виростання у різноманітних відмінних умовах, де формуються їхні екотипи – популяції, адаптовані до конкретних специфічних умов. Види з широкою екологічною амплітудою формують численні популяції, що мають виразні і притаманні тільки їм морфологічні, фізіологічні та репродуктивні ознаки. У закріпленні набутих ознак головна роль належить ізольованості популяцій.

Здатність популяції адекватно реагувати на зміни середовища й виявляти відповідні варіанти фенотипів розглядається як норма реакції. Фенотипічна пластичність є ще одним важливим чинником, який впливає на фенотипічну варіабельність і визначає адаптивні можливості популяції у гетерогенному середовищі [12, 19, 25]. Один і той самий генотип може виявляти різні норми реакції у різних умовах існування [18].

Пластичність – специфічний феномен, який проявляється як адаптаційна реакція на різних структурних рівнях, у т.ч. меншому, ніж функціональна особина [17]. Усі вищі рослини скомпоновані з дрібніших повторюваних різного ступеня автономності структурних і функціональних субелементів – модулів, які продукуються в ході онтогенетичного розвитку [24]. Вони мають свою власну демографію – народжуються, розвиваються і відмирають. Життєвий цикл і онтогенез у модулів можуть бути істотно незалежними від розвитку усього організму і у часовому вимірі займають значно менше місця ніж онтогенез усієї рослини. Відтак, у модульних рослинних організмах не тільки ріст і розвиток, але й екологічно зумовлені зміни, які стосуються певних властивостей, відбуваються на рівні модулів. Можна припустити, що фенотипічна пластичність рослин пов'язана з дрібномасштабними варіаціями і початково проявляється на структурному рівні модулів. Пластичність усієї рослини забезпечується координацією усіх екологічно зумовлених реакцій модулів разом з усіма наслідками комунікаційних і поведінкових взаємодій між модулями [17].

В основі фенотипічної пластичності лежать компенсаторні механізми, що проявляються на рівні фенотипу і працюють на збільшення відповідності генотипу реальним умовам існування популяції [12], тобто, відображають спроможність популяції адекватно реагувати на зміни середовища.

Проявом компенсаторних механізмів у рослинних організмів є морфологічні реакції на модульному рівні. Відповідно, актуальною і перспективною є модульна концепція фенотипічної пластичності, яка б ґрунтувалась на морфологічних реакціях на модульному рівні. При цьому така концепція є цілком придатною і для усіх

можливих типів індукованих реакцій рослин на дрібномасштабні зміни у навколишньому середовищі.

Якщо припустити, що фенотипічна пластичність проявляється на модульному рівні, то взаємодія між гетерогенністю оселища і пластичністю у рослин визначається просторово-часовим масштабом варіацій зовнішніх чинників стосовно просторових і часових діапазонів модульних реакцій, тобто реакцією окремих модулів [20]. Рослини спроможні використовувати ресурси мікрооселища завдяки морфологічній пластичності органів, які призначені для відбору певного ресурсу. Отже, у випадках з відносно тривалою різноманітністю доступності ресурсу інтегральна морфологічна реакція проявлятиметься у перерозподілі модулів – їх збільшення в зонах з вищою доступністю ресурсу та зменшення у зонах дефіциту [17].

На відміну від унітарних організмів, особини модульних організмів самі по собі не є екологічними посередниками, але вони містять багато піделементів, які реагують автономно чи інтегрально відповідно до зовнішніх чинників – і таким чином співдетермінують адекватність генет. Відтак, метою природного добору – є фаворизація генотипів з модульними реакціями і взаємодіями, які найкраще відповідають переважаючим умовам середовища [17]. Модульна концепція пластичності має перспективи застосування для оцінки і візуалізації пластичності. Традиційно вживаний класичний підхід оцінки норми реакції унітарних організмів для рослин є малопридатним.

Висновки

Адаптаційно-компенсаторні перебудови спрямовані на досягнення рівноваги між популяцією та довкіллям із використанням механізмів, які мають різну спрямованість і відбуваються на різних структурних рівнях. Адаптаційні механізми спрямовані на зміну структури і функцій біологічних систем відповідно до зміни параметрів середовища шляхом напрацювання і закріплення нових властивостей; компенсаторні – спрямовані на збереження структури і функцій. Компенсаторні механізми підтримки життєздатності популяцій рослин реалізуються шляхом внутрішньопопуляційного перерозподілу матерії та енергії на процеси росту та поновлення і відбуваються на популяційному, індивідуальному та модульному рівнях. Наслідками компенсаторних реакцій є зміни у траєкторії індивідуального розвитку, морфологічних параметрів, типів самопідтримання та розмноження.

1. Берестнева О.Г., Пеккер Я.С. Влияние скрытых закономерностей в сложных системах // Известия Томск. политех. ун-та. – 2009. – Т. 315, № 5. – С. 138-143.
2. Білонога В.М. Поширення та особливості індивідуального розвитку *Cirsium waldsteini* Rouy (Asteraceae) в Українських Карпатах // Праці НТШ. Екологічна комісія. Т. 23: Екологічний збірник – 4. Дослідження біотичної і ландшафтної розмаїтості та її збереження. – Львів, 2008. – С. 111-117.

3. Білонога В.М. Структура популяцій *Pulmonaria filarszkyana* Jáv. в природних і антропогенно змінених екосистемах Карпат // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2009. – Вип. 25. – С. 59-65.
4. Білонога В.М., Малиновський А.К. Модульна організація біосистем // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2010. – Вип. 26. – С. 25-38.
5. Воложин А.И., Субботин Ю.К. Адаптация и компенсация – универсальный биологический механизм приспособления. – М.: Медицина, 1987. – 176 с.
6. Горбань А.Н., Манчук В.Т., Петушкова Е.В. Динамика корреляций между физиологическими параметрами и эколого-эволюционный принцип полифакториальности // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеоздат, 1987. – Т. 10. – С. 187-198.
7. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
8. Карманова И.В., Разжевайкин В.Н., Шпитонков М.И. Применение методики корреляционной адаптометрии к оценке реакции травянистых растений к стрессовым нагрузкам // Докл. РАН. Сер. биол. – 1996. – Т. 346, № 3. – С. 424-426.
9. Малиновський А.К., Білонога В.М. Кореляції морфометричних параметрів рослин // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2003. – Т. 18. – С. 157-168.
10. Разжевайкин В.Н., Шпитонков М.И. Модельное обоснование корреляционной адаптометрии с применением методов эволюционной оптимальности // Журн. вычисл. матем. и вычисл. физ. – 2003. – Т. 43, № 2. – С. 308-320.
11. Шапошников Г.Х. Динамика клонов, популяции и видов и эволюция // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. XXXIX. – № 1. – С.15-33.
12. Bradshaw A. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants // Advances in Genetics. – 1965. – 13. – P. 115-155.
13. Falinska K. Ekologia roślin. – Warszawa: Wyd-wo Nauk. PWN, 1997. – 453 s.
14. Falinska K. Przewodnik do badań biologii populacji roślin. – Warszawa: Wyd-wo Nauk. PWN, 2000. – 587 s.
15. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. – Chichester, N.Y.: Wiley, 1979. – 371 p.
16. Harper J.L. Population biology of plants. – London: Academic Press, 1977. – 892 p.
17. de Kroon H., Huber H., Stuefer J. F., van Groenendael J. M. A modular concept of phenotypic plasticity in plants // New Phytologist. – 2005. – 166. – P. 73-82.
18. Schlichting C.D. The evolution of phenotypic plasticity // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1986. – 17. – P. 667-693.
19. Stearns S.C. The evolutionary significance of phenotypic plasticity // BioScience. – 1989. – 39. – P. 436-445.
20. Stuefer JF. Potential and limitations of current concepts regarding the response of clonal plants to environmental heterogeneity // Vegetatio. – 1996. – 127. – P. 55-70.
21. Watson M.A., Geber M.A., Jones C.S. Ontogenetic contingency and the expression of plant plasticity // Trends in Ecology and Evolution. – 1995. – 10. – P. 474-475.
22. Weiner J. Allocation, plasticity, and allometry in plants // Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics. – 2004. – 6. – P. 207-215.
23. Werpachowski C. Reproductive strategies of *Caltha palustris* L. under various living conditions // Acta Soc. Bot. Pol. – 1989. – 58 (3). – P. 423-438.
24. White J. The plant as a metapopulation // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1979. – 10. – P. 109-145.

25. Willmore K.E., Young N.M., Richtsmeier J.T. Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes // *Evolutionary Biology*. – 2007. – 34. – P. 99-120.

¹ Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: akm@museum.lviv.net;

² Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: v_bilonoha@ukr.net

Малиновский А.К., Билонога В.М.

Адаптационно-компенсаторные механизмы поддержки жизнеспособности популяций

Рассматривается соотношение адаптационных и компенсаторных механизмов поддержания жизнеспособности популяций растений. Адаптационные механизмы направлены на изменение структуры и функций биосистем в отличие от компенсаторных, направленных на сохранение как структуры, так и функций. Компенсаторные механизмы поддержки жизнеспособности популяций реализуются путем внутривидового перераспределения биомассы, изменения морфологических параметров, типов самоподдержания и размножения на популяционном, индивидуальном и модульном уровнях и рассматриваются как проявления фенотипической пластичности.

Ключевые слова: адаптация, компенсация, популяция, модуль, жизнеспособность.

A. Malynovsky, V. Bilonoga

Adaptive and compensatory mechanisms of maintain the viability of populations

We consider the correlation of adaptive and compensatory mechanisms of support of plant populations vitality. Adaptive mechanisms are aimed at changing the structure and functions of biosystems, while the compensatory mechanisms are aimed at preserving both the structure and functions. Compensatory mechanisms of maintaining of the populations viability are carried out by intrapopulation redistribution of biomass, by change of morphological parameters, types of self maintenance and reproduction on individual and module levels, and are considered as manifestations of phenotypic plasticity.

Keywords: adaptation, compensation, population, module, viability.