

УДК 581.522.4

А.К. Малиновський, В.Г. Кияк, В.М. Білонога

### **ЕКОЛОГІЧНА НІША В ПРИРОДНИХ ТА АНТРОПОГЕННО ЗМІНЕНИХ ФІТОЦЕНОЗАХ**

*Малиновский А.К., Кияк В.Г., Билонога В.М. Экологическая ниша в природных и антропогенно измененных фитоценозах // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2004. – 19. – С. 83-96.*

Рассмотрено становление и развитие понятия “экологическая ниша”, его современная трактовка, объемы и содержание. Приведены результаты исследований динамики экологических ниш на примере популяций растений различных жизненных форм и стратегий в рядах первичных и вторичных сукцессий растительного покрова Украинских Карпат и техногенных ландшафтов прилегающих территорий. Изучено влияние разнообразных природных и антропогенных факторов на изменение параметров экологических ниш видовых популяций.

*Malynovsky, A., Kyiak, V., Bilonoha, V. Ecological niche in the natural and man-modified phytocenosis // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2004. – 19. – P. 83-96.*

The analysis of the formation and development of the term “ecological niche” as well as its modern interpretation, scope and content is carried out. The results of the study of the ecological niche for plant populations of different biormorph and life-strategy species on main and secondary successions in the Ukrainian Carpathians and on man-modified neighbouring territories are presented. The impact of some natural and anthropogenic factors upon parameters of the ecological niche of populations of the plant species are revealed.

Популяції видів здебільшого поширені у відмінних екосистемах, де склад компонентів, характер взаємозв'язків між ними, потоки енергії та кругообіг речовин можуть суттєво різнитись. Відповідно, функціональна роль популяцій одного й того ж виду доволі часто у різних екосистемах є унікальною. Для означення специфічної ролі і місця популяції будь-якого виду в екосистемі використовується поняття “ніша”.

Метою статті є проведення аналізу становлення і розвитку поняття “екологічна ніша”, його сучасного трактування та обсягів, а також, на основі вивчення сукцесійних процесів у природних і антропогенно змінених фітоценозах, проілюструвати динаміку формування й функціонування екологічних ніш популяцій рослин різних життєвих форм та стратегій.

Введене зоологами [15, 13] на початку XIX ст. уявлення про екологічну нішу сьогодні є фундаментальним поняттям теоретичної екології і формується як окремий напрям досліджень. Д. Гріннелл [15] вперше використав цей термін з метою виділення окремих фрагментів в межах ареалу виду. Ч. Елтон [13], натомість, визначав “нішу” як роль, яку вид відіграє в екосистемі – продуцента, консумента чи деструктора. Отже, у первинному розумінні екологічна ніша – це функціональна роль і положення організму в угрупованні, і, з позицій зоологів, трактувалась як поведінкова одиниця [15], як місце зоологічного об'єкту в біотичному середовищі і як статус організму в угрупованні.

Теорію екологічних ніш розвинув Г. Гаузе [14], котрий, базуючись на дослідах з найпростішими, сформулював відомий закон конкурентного виключення – види, які займають в угрупованні одну екологічну нішу, витісняють один одного, тобто види з однаковими потребами не можуть тривалий час займати одну екологічну нішу. Закон Г. Гаузе розкриває характер основних механізмів реалізації змін різного рівня (динаміки, розвитку, еволюції) в екосистемі: диференціація ніш знижує конкуренцію, формується система стосунків між видовими популяціями, за яких процес посилення позитивних взаємодій відбувається швидше, ніж конкуренція за ресурси.

Надалі термін “ніша” змінювався, набував нових значень, обсягів та акцентів і в сучасній екології розглядається в трьох проекціях: статус виду щодо ресурсів живлення розглядається як трофічна ніша, означенням мікросередовища (мікродовкілля), яке займає вид – просторова ніша [12]. Найбільш об’ємним є поняття екологічна ніша, наповнення змісту котрого відбувалось у контексті міжвидової конкуренції і взаємостосунків між видами.

Провідна роль у розвитку теорії екологічних ніш належить Г. Хатчінсону [16], котрий визначив екологічну нішу як n-вимірний простір, що охоплює весь діапазон умов можливого розвитку на різних рівнях організації – особин, груп особин, популяцій, видів, угруповань тощо. Г. Хатчінсон обґрунтував поняття фундаментальної (потенційної) ніші, яка включає весь потенційний простір, котрий міг би бути зайнятим за відсутності конкуренції. Іншими словами, фундаментальна ніша – це гіпотетична за суттю, ідеалізована ніша, в якій несприятливі фактори (конкуренція чи хижацтво, а також антропогенні зміни середовища) відсутні. Таким чином, в реальних умовах вид (популяція, особина) займають значно меншу, так звану реалізовану нішу, яка є відображенням існуючого стану (місця) виду (популяції, особини) в екосистемі.

Постулати Г. Гаузе знайшли розвиток у працях Р. Уїттекера і Д. Вудвелла [18], котрі, розглядаючи еволюцію рослинності як спонтанний процес, серед її особливостей відзначали підвищення видового різноманіття, провідну роль флорогенезу, зростання потенції еколого-біологічної амплітуди видів та конвергенції морфології угруповань. Еволюція рослинних угруповань та екосистем відбувається за сітчастою моделлю, коли види завдяки диференціації екологічних ніш еволюціонують більш-менш незалежно один від одного [10, 4].

Еволюція угруповань спрямована на утворення стабільної та стійкої систем, яка може сформуватись лише за умови постійної диференціації популяцій за екологічними нішами. Конкуренція є одним з найголовніших чинників, котрий посилює диференціацію популяцій за екологічними нішами в угрупованнях, визначає рівень їхньої організації та стабільності. Обмеженість екологічних ніш стимулює на популяційному рівні вдосконалення спеціалізації та пристосувань до використання ресурсу, що, своєю чергою, корегується потенціями конкуруючих популяцій.

Еволюційний процес спрямований не лише на повніше освоєння існуючих ніш, але й на формування нових ніш, чим забезпечується ефективніше використання ресурсів. Конкурентні відносини призводять до формування нових трофічних ланцюгів, зміни стратегії популяцій щодо просторового розподілу, сезонного розвитку, зміни життєвих форм, біоморф тощо. Таким чином відбувається формування нових популяцій та екосистем. Відповідно, на темпи еволюції має

істотний вплив потенціал можливостей популяцій формувати більше чи менше число екологічних ніш.

Відмінність ніш, котрі займають різні популяції одного виду, виявляється у зміні структури популяцій, її морфометричних параметрів – розмірів особин, запасів біомаси і, зокрема, її функціонального розподілу й витрат на процеси росту, розвитку і поновлення, тобто, утворення певного популяційного фенотипу супроводжується формуванням характерної для нього екологічної ніші. Встановлено, що для ценогічної популяції, поряд з морфометричними і демографічними особливостями, функціональний розподіл біомаси часто є унікальним, тобто формується специфічна для даних умов екологічна ніша [3].

Концепція ніші тісно пов'язана з іншими фундаментальними поняттями екології, зокрема такими як адаптація, екологічна амплітуда та екологічний оптимум, життєві стратегії видів і популяцій. Необхідною передумовою їхнього розвитку є оптимальне співвідношення визначальних параметрів середовища відповідно до життєвих потреб – баланс (оптимум) розподілу поживних речовин, води, світла і тепла. Ці чинники (або котрийсь із них) можуть визначати величину популяції, оскільки кожній особині (популяції) властива верхня і нижня межі толерантності щодо конкретного екологічного чинника. Відповідно, амплітудою умов середовища встановлюється реальний обсяг ніші популяції.

Екологічну амплітуду популяції (виду) слід розглядати у контексті обсягів і сутності екологічних ніш. Кожна популяція (вид) може існувати лише в межах певної амплітуди значень різновекторних чинників середовища – його фундаментальної екологічної ніші. Екологічні амплітуди видів в угрупованні перекриваються за багатьма параметрами. Перекриття або накладання ніш супроводжується міжвидовою конкуренцією у випадку, коли види співіснують разом і потребують однакових обмежених ресурсів. Екологічна ніша є гіперпростором з великою кількістю осей, але при цьому обов'язково є осі, за якими види будуть різнитись [10]. Такими диференційними ознаками можуть бути ценогічний статус і феноритмотипи, життєвість, стратегія та структура популяції, потреби у воді, мінеральному живленні та ін. Встановлення реального місця популяції – у центрі екологічної ніші чи на її периферії, є доволі проблематичним, однак, без сумніву, мова може йти тільки про реалізовану екологічну нішу. Визначення обсягів екологічної амплітуди видів за параметрами трофності та вологості субстрату, розроблялись лісознавцями з використанням методів ординації, що реалізувалось у лісівничо-екологічній класифікації рослинності лісового біому П.С. Погребняка – Д.В. Воробйова.

Екологічна ніша – поняття статичне й динамічне водночас і може розглядатись на різних рівнях організації: особини, ценопопуляції, популяції та виду. Реалізована екологічна ніша з'являється, існує й зникає разом з особиною (популяцією, видом), вона залежна від біологічних особливостей виду, мінливості середовища і змінюється разом із популяцією конкретного виду. Динаміка екологічної ніші може мати як флуктуаційний характер, так і бути чітко спрямованою. Найчастіше флуктуації є наслідком короткотривалих зворотних змін параметрів середовища, які спричинені дією зовнішніх чинників як природного, так і антропогенного походження. При цьому можливі різні сценарії перебігу флуктуації екологічних ніш: склад і структура угруповання можуть залишатись незмінними, проникнення нових видів відсутнє або період їхньої присутності в угрупованні нетривалий. В іншому випадку відбуваються

незначні зміни складу та структури угруповання, тобто флуктуаційні коливання не проходять безслідно. Істотні структурні перебудови можливі внаслідок масштабних екологічних змін або антропогенного впливу.

Т.А. Работнов [7] відповідно до причин виникнення розрізняє 5 типів флуктуацій: екологічні, антропогенні, зоогенні, фітоциклічні і фітопаразитні. Кожен з типів різною мірою впливає як на структуру угруповання, з можливими наслідками у її перебудові, так і без них.

Флуктуації означають деформацію існуючих і появу тимчасових екологічних ніш. Флуктуації не виникають самі по собі, а є реакцією на дію певних зовнішніх чинників. Ймовірно слід говорити про проходження щорічних флуктуацій, яскравим виявом яких є щорічна змінність насінневої продуктивності, співвідношення між потенційною і реальною насінневою продуктивністю. У деревних і чагарникових форм флуктуації добре виявляються у ритмах цвітіння і плодоношення, чисельності сходів, чисельності і розмірах листків, прирості деревини, у трав'яних рослин – у динаміці чисельності, щільності, співвідношення між віковими групами, насінневої продуктивності, репродуктивному зусиллі, маси та її перерозподілу тощо. Вважається, що періодичність виразних флуктуаційних циклів трав'яних угруповань співпадає з 10 – 11 річними циклами сонячної активності [7].

Екологічні і спричинені ними зоогенні, фітоциклічні, фітопаразитні флуктуації у угрупованнях є короткочасовим відхиленням їхніх параметрів і (або) структурних елементів від певного, доволі умовного стану рівноваги. Виведення систем з такого врівноваженого стану може сприяти тимчасовій появі або збільшенню участі екологічних популяцій, котрі можуть проникати як із зовні, так і активуватись із пригніченого стану або з банку насіння. Оскільки такі флуктуації супроводжуються змінами у розподілі використання ресурсів в екосистемі, то адекватні зміни обов'язково відбуваються й у екологічних нішах популяцій, які складають дане угруповання. Період формування, розвитку та руйнації ніші залежить від еколого-біологічних особливостей виду та зовнішніх чинників. Яскравим прикладом формування короткотривалих ніш є синузії ефемероїдів.

Екологічна ніша угруповання – складне об'єднання (взаємозалежна єдність) екологічних ніш його складових. Внутрішній розподіл екологічних ніш в угрупованні виявляється в ярусності і мозаїчності організації їхньої структури. У методологічному аспекті ярусність може мати два змістових навантаження – біоморфологічній і фізіономічній. У біоморфологічному розумінні – ярус утворює певна життєва форма, у фізіономічному – життєва форма неважлива, істотним є належність до певного ярусу.

Як структурні частини угруповання синузії характеризуються певним видовим складом, зумовленим екологічними потребами цих видів, просторовою або часовою відокремленістю та особливим, створеним ними, мікросередовищем. Просторова виразність і відносна континуальність синузій іноді може бути тотожна ярусності, наприклад, лісовий ярус. Проте відмінність синузій від ярусів полягає у певній їхній незалежності, тобто одні і ті ж трав'яні, мохові, чагарничкові синузії можуть формуватись у різних угрупованнях.

Виявом екологічних ніш у горизонтальній структурі угруповань є мозаїчність, формування якої спричинене різними чинниками. Зокрема, Л.Г. Раменський [8] розрізняє екологічну, фітоценотичну та епізодичну мозаїчність, Т.А. Работнов [7] –

епізодичну, ектопічну, фітогенну, клонову, зоогенну і антропогенну. Розроблені шкали мозаїчності горизонтальної структури за розмірами особин, особливостями розмноження та взаємовідносинами з іншими компонентами [17] можна застосовувати у визначенні обсягів і структури розподілу екологічних ніш.

### Матеріал і методика досліджень

У проведених дослідженнях використано популяційно-онтогенетичний підхід із застосуванням методів мічених особин та картування в масштабах 1:1 та 1:10 [2, 6, 11]. Тривалість онтогенезу загалом і окремих вікових періодів визначали на основі матеріалів повторних картувань та вивчення морфологічної структури надземних і підземних органів особин [9, 11].

Вегетативну рухливість рослин встановлено за річними приростами спеціалізованих органів розростання, швидкістю полягання та вкорінення поліциклічних пагонів. Коефіцієнт генерування популяції визначали як співвідношення чисельності квітучих особин та загального числа дорослих особин у популяції, щільність популяцій – за чисельністю особин на площі у перерахунку на 1м<sup>2</sup>.

Динаміку популяцій та екологічних ніш досліджували в залежності від висоти місцезростань над рівнем моря, експозиції та стрімкості схилу, температурного, вітрового та снігового режимів, глибини і структури ґрунту, мікрорельєфу [5]. Параметри зазначених чинників визначали за допомогою відповідних приладів, а також з використанням матеріалів метеорологічної станції та карт. Окрім цього, досліджували вплив різноманітних біотичних і антропогенних чинників – затінення, мікрофітотоклімату, взаємовпливу між видами, випасання, витоптування, викошування й викопування.

Вторинні сукцесії в альпійському поясі Карпат вивчали протягом 20 років на експериментальних ділянках (розмірами 400 – 5000 см<sup>2</sup>) та на антропогенно-порушених у роки Першої Світової війни площах. Динаміку екологічних ніш популяцій трав'яних видів рослин у рядах первинних сукцесій вивчали на різних типах відвалоутворюючих порід і відвалах різного віку на техногенних новоутворених елементах ландшафту сірчаних родовищ Львівської області.

### Результати досліджень

Ніша, яку займає популяція в угрупованні, є явищем динамічним, пов'язаним з процесами, які відбуваються в екосистемі. Будь-які зміни в угрупованні здійснюються за рахунок перебудови реалізованих екологічних ніш його основних компонентів. Параметри таких ніш відображають рівні організації угруповання загалом, його стабільність та динамічність. Серед багатьох параметрів основними, за якими можна оцінювати функціональну роль популяції в рослинному угрупованні, є запаси надземної та підземної маси, її вертикальне та горизонтальне розміщення, проективне вкриття, а також їхня сезонна динаміка. При цьому екологічну нішу популяції слід розглядати як сукупність індивідуальних реалізованих ніш її окремих особин, чисельність та інші показники яких є виявом взаємодії біологічного потенціалу популяції та середовища. Відповідно, ніша є не тільки динамічною у часі,

але й неоднорідною у просторі. Ступінь реалізованості ніші популяції залежить від рівня розвитку угруповання, етапу чи стадії сукцесії та віддаленості від екологічного оптимуму виду.

Прикладом динаміки екологічної ніші популяції є зміни функціональної ролі популяції в процесі реалізації первинних і вторинних сукцесій. Ендогенетична сукцесія супроводжується трансформацією угруповання і його середовища в часі до певного нового, відмінного від попереднього стану ( $A_1 \rightarrow A_2 \rightarrow A_3$ ), що виявляється у перерозподілі ніш (рис. 1.). Вторинна (демутаційна) сукцесія ( $B_1$ ), котра починає розвиватись з умов, як варіант  $A_1$ , саме через вторинність, тобто зміну середовища, буде проходити за відмінним сценарієм, що призведе до формування варіанту  $B_3$ , відмінного від  $A_3$ . Наприклад, на післялісових луках, внаслідок дернового процесу, формується окремий підтип ґрунту, генетично пов'язаний з лісовими ґрунтами – дерновий буроземний. Тривале пасовищне навантаження призводить до утворення збоїв, зсувів і розвитку ерозійних процесів, унаслідок чого змінюється гранулометричний склад і фізико-хімічні властивості цих ґрунтів [1]. Довготривалість похідних угруповань підтримується постійним антропогенним навантаженням, з обмеженням або припиненням якого демутаційні процеси розвиваються у напрямі відтворення тільки подібних до тих типів лісу, на місці яких вони виникли, тобто чим більше буде змінене середовище на початку розвитку демутаційної сукцесії ( $C_1$ ), тим істотніше буде відрізнятися і кінцевий результат ( $C_3$ ). В окремих випадках, наприклад, з порушенням стоку ґрунтових вод та розвитку болототвірних процесів, формуються гіпновомохові угруповання з *Equisetum fluvatile* L., *E. palustre* L., *Eriophorum angustifolium* Honckeny, *E. latifolium* Норре, що утруднює відтворення не тільки близького до первинного угруповання, але й лісу загалом.

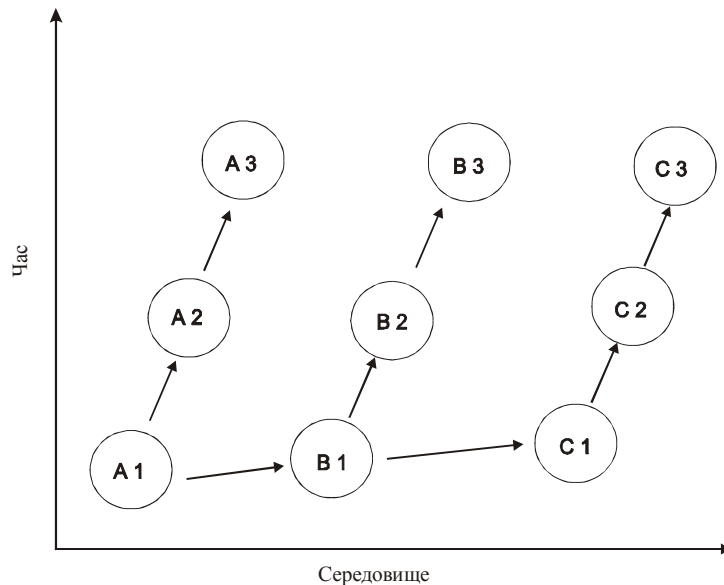


Рис. 1. Розвиток ендогенетичних (А) та вторинних демутаційних сукцесій (В і С) за векторами зміни часу і середовища.

Поступове формування ценотичного середовища і зв'язків між компонентами угруповання внаслідок розподілу ресурсів у екосистемі зумовлює низку змін на популяційному та організмовому рівнях. При цьому реакції видів різних життєвих стратегій є специфічними і визначаються як внутрішніми, так і зовнішніми чинниками. Наприклад, на стадіях первинних і вторинних сукцесій постійне дрібне порушення перешкоджає будь-якому виду мохів конкурувати з іншими мохоподібними, на основі чого прогнозують зменшення кількості видів-учасників освоєння таких ділянок [19]. Очевидно, саме фактор регулярних дрібних порушень сповільнює швидкість колонізації порушених ділянок, з одного боку, а з іншого – обмежує кількість видів як мохів, так і вищих судинних рослин, що є активними учасниками освоєння цих ділянок.

Моховий покрив зменшує можливості проростання насіння багатьох видів судинних рослин, але сприяє розвитку підросту, якщо проростки вижили. Цьому феномену можливі різні пояснення: погіршення проростання насіння багатьох видів може бути спричинене зменшенням кількості світла, його спектральною зміною або алелопатичним впливом. Вживання сходів можливо пов'язане з кращим збереженням мохами вологи, порівняно з оголеним ґрунтом, або з виділенням поживних речовин розкладеним моховим покривом.

Особливу роль у формуванні екологічних ніш видів рослин високогір'я Карпат відіграє глибина і тривалість збереження снігового покриву, вплив якого зводиться переважно до безпосередньої механічної дії або до дії опосередкованої – шляхом скорочення вегетаційного періоду. Тиск потужних снігових мас настільки великий, що навіть адаптовані до цього сланкі чагарники (*Pinus mugo* Turra, *Alnus viridis* (Chaix) DC.) не витримують його і зазнають механічних ушкоджень. За глибини снігу більше 3 м у субальпійському поясі серед угруповань чагарників утворюються екстразональні трав'яні або трав'яно-чагарничкові угруповання, характерні для альпійського поясу. Таким чином, глибина і тривалість залягання снігового покриву істотно обмежує просторові обсяги ніш потужних ценозоутворювачів *P. mugo* і *A. viridis*.

На схилах потужні снігові маси спричиняють зсуви ґрунту. Внаслідок цього, на підвітряних стрімких (30° – 40°) схилах, де глибина снігу навіть на вирівняних ділянках сягає 3 – 6 м, швидкість вторинних сукцесій значно сповільнюється. В таких умовах формуються угруповання з домінуванням *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmelin і *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy. Для них характерна специфічна динаміка заростання порушених ділянок: 1) зміна конфігурації порушених ділянок, а саме, їх видовження вниз по схилу завдяки зсуванню ґрунту, водній ерозії та поглибленню порушених ділянок; 2) заростання порушених ділянок по бічній периферії; 3) утворення видовжених заглиблених лотків.

Екстремальні екологічні умови обмежують кількість і обсяги екологічних ніш. Ділянки, які швидко звільняються від снігового покриву, характеризуються вищим флористичним та ценотичним розмаїттям. На ділянках з глибоким і тривалим заляганням снігу, який зникає у другій половині літа, видовий склад обмежується кількома хіонофілами (*Ligusticum mutellina* (L.) Crantz, *Soldanella hungarica* Simonkai, *Luzula spadicea* (All.) DC., *Poa alpina* L. та деяких інших). Такі ділянки характерні відсутністю суцільного задерніння і низьким проєкційним вкриттям, вторинні сукцесії у цих умовах особливо повільні і тривалі.

До найуразливіших, що легко пошкоджуються витоптуванням, належать угруповання на схилах зі значною участю *Cetraria islandica* (L.) Ach., яка виконує роль протектора до несприятливої дії чинників природного середовища і створює мікрофітоклімат у приземному шарі. Після механічного пошкодження її роль знижується або втрачається. Тому навіть за незначних навантажень ці первинні угруповання (*Uliginetum cetrariosum*) змінюються тривалопохідними вторинними з домінуванням *Festuca airoides* Lam. і *Juncus trifidus* L, а сильні навантаження призводять до мозаїчного оголення ґрунту і розвитку ерозійних процесів. У даному випадку можна говорити про існування ключових популяцій, екологічні ніші яких виконують інтегруючу, стабілізуючу роль в угрупованні та забезпечують стабільність екосистеми загалом.

Під час Першої Світової війни в альпійському поясі Чорногори було викопано приблизно 25 км окопів, при цьому рослинний покрив був знищений на ширину від 1 до 5 м. Встановлено, що за 70 післявоєнних років на місці зруйнованих угруповань рослинність відновилася до стану, близького до первинного у більшості угруповань. Найшвидше проходили сукцесії в угрупованнях із домінуванням *Juncus trifidus*, *F. airoides* і *C. villosa* на вирівняних ділянках і пологих схилах із добре розвинутим ґрунтом. Дотепер тривають вторинні сукцесії в окремих угрупованнях – перш за все тих, які розташовані на опуклих вершинних скелястих ділянках з інтенсивним вітровим режимом і неглибоким снігом (гори: Шпиці, Менчул, Дземброня), на крутих кам'янистих слабозадернованих схилах в умовах глибокого снігу і його тривалого залягання (гори: Пожижевська, Шпиці, Ребра, Бербенеска) тощо.

За подібністю екологічних ніш альпійських популяцій можна виділити скельні та вершинні і привершинні ценози найвищих хребтів Українських Карпат – Чорногори, Свидовця і Мармароських Альп. На цих площах унаслідок процесів вивітрювання локально і постійно відбуваються первинні та вторинні сукцесії. На осипищах, які розташовані під скелями, на “рухливих” дрібноземних ділянках, а також скельних виходах у місцях глибокого снігу характерні циклічні сукцесії, в яких процеси колонізації, елімінації і реколонізації постійно змінюються. На таких ділянках на відстанях, які обчислюються десятками або й сотнями метрів, простежується континуум чинників середовища і рослинності від первинної або вторинної сукцесії – до сформованих альпійських ценозів. На подібних профілях наочно прослідковуються зміни видів-колоністів і їхніх екологічних ніш, які характерні тій чи іншій фазі. Зміни екологічних ніш популяцій видів різних життєвих форм проходять за градієнтами таких чинників: 1) наявності, глибини і структури ґрунту; 2) тривалості вегетаційного періоду; 3) снігового і вітрового режимів; 4) фітосередовища (мікрофітоклімату). При цьому, на різних стадіях ґрунтових умов формуються характерні видові комбінації: 1) початкова стадія формування ґрунту характерна участю водоростей, лишайників, мохоподібних і грибів та відсутністю вищих судинних рослин. В умовах високогір'я ця стадія є особливо тривалою; 2) стадія вкрай обмежених ресурсів ґрунту, за якої глибина ґрунтового шару мізерна і нерівномірна за площею (переважно у тріщинах скель). Поява видів піонерної стратегії – представників родів *Poa* (*P. alpina*, *P. granitica* Br.-Bl. subsp. *disparilis* (E.I.Nyárády) E.I.Nyárády, *Saxifraga* (*S. carpatica* Reichenb., *S. paniculata* Miller, *S. luteo-viridis* Schott et Kotschy), *Cerastium* (*C. alpinum* L., *C. cerastoides* (L.) Britton), а на вологих ділянках – *Allium sibiricum* L., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb.; 3) стадія



мілкого, нерівномірного за глибиною ґрунту з частими виходами материнської породи. Характерними є види ширшого спектру життєвих форм і переважно патієнтної стратегії: *Rhodiola rosea* L., *Festuca amethystina* L., *Ranunculus thora* L., *Primula halleri* J.F. Gmelin, *Leontopodium alpinum* Cass., *Veronica alpina* L., *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Salix herbacea* L.; 4) стадія відносно добре сформованого ґрунту з переважанням видів різних життєвих форм і стратегій. На сухих ділянках зростають *Polygonum bistorta* L., *Rumex acetosa* L., *Festuca rubra* L. й багато інших, на вологих ділянках – *Cardamine pratensis* L., *Geum rivale* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. тощо.

У багаторічній динаміці екологічні ніші популяцій видів більшості життєвих форм і стратегій є переважно стабільними і змінюються повільно. Найменша динамічність ніш характерна для популяцій багаторічників з низькою вегетативною рухливістю, а найбільша – однорічникам та видам з високою вегетативною рухливістю.

Екологічні ніші популяцій скельних угруповань, де відсутнє випасання та витоптування, а збирання лікарських і декоративних видів проводилось переважно на маргінальних ділянках, зазнали незначних антропогенних змін. Ці угруповання, де завжди є вільні від конкуренції ніші, а потенційні ділянки для заселення регулярно з'являються внаслідок вивітрювання і руйнування скель та осипання ґрунту, є найсприятливішими для колонізації видами піонерної стратегії. Однак поява нових популяцій тут відбувається зрідка.

Поясненням загальної високої стабільності флористичного складу і структури цих угруповань є специфічність скельних оселищ, де більшість популяцій займають лише невелику частку серед візуально сприятливих площ (*Erigeron alpinus* L., *Saussurea alpina* (L.) DC., *Primula halleri* та багатьох інших видів). Проте навіть у достатньо подібних еколого-фітоценотичних умовах альпійської смуги Чорногори у популяціях скельних видів виявляється значна амплітуда змін індивідуальних і ґрупових ознак, що є виявом і наслідком зміни їхніх екологічних ніш (рис. 2).

Екологічні ніші популяцій характерні відносно високою динамічністю під час циклічних сукцесій на осипищах. Наприклад, популяція *Gentiana acaulis* L. на дрібноземному осипищі (г. Пожижевська, 1700 м н.р.м., східний схил з ухилом 20-25°) займає перехідну смугу у спектрі умов від оголеного ґрунту до сформованих лучних ділянок. Зростає на задернованих площах, але в тих умовах, де задерніння сформоване порівняно недавно. На ділянках з добре вираженим суцільним ярусом трав, в умовах затінення і конкуренції випадає з травостою. Встановлено позитивну кореляцію *G. acaulis* з *Potentilla aurea* L., *Festuca picta* Kit., *Ligusticum mutellina*, *Carex sempervirens* Vill., *Thymus alpestris* Tausch ex A.Kerner, *Anthoxanthum alpinum* A. et D.Löve, – тобто з видами низькорослими, котрі не утворюють суцільного і густого травостою. Зі щільнодернинними видами *Nardus stricta* L. і *Deschampsia caespitosa* кореляція є неоднозначною. Позитивний або нейтральний вплив цих видів спостерігається на прегенеративних фазах їхнього онтогенезу. Коли ж особини переходять до генеративного стану і набувають габітусу більш потужних, з вираженим фітогенним полем і високою конкурентністю, їхній вплив на *Gentiana acaulis* змінюється на негативний. На таких ділянках особини *G. acaulis* елімінують. Проміжною адаптивною реакцією до цих несприятливих умов є зниження життєвості і зростання вегетативної рухливості особин. Водночас, з припиненням цвітіння

генеративних особин зростає їхня вегетативна рухливість, внаслідок чого у популяції різко збільшується чисельність підросту вегетативного походження. Подібна поведінка *G. acaulis* встановлена і у кореляції з іншими видами. В процесі заростання ділянок *G. acaulis* випадає також з ярусу, утвореного *Achillea millefolium* L., *Phyteuma vagneri* A.Kerner, *Leontodon croceus* Haenke та за участі генеративних особин *Ligusticum mutellina* і *Vaccinium myrtillus* L.

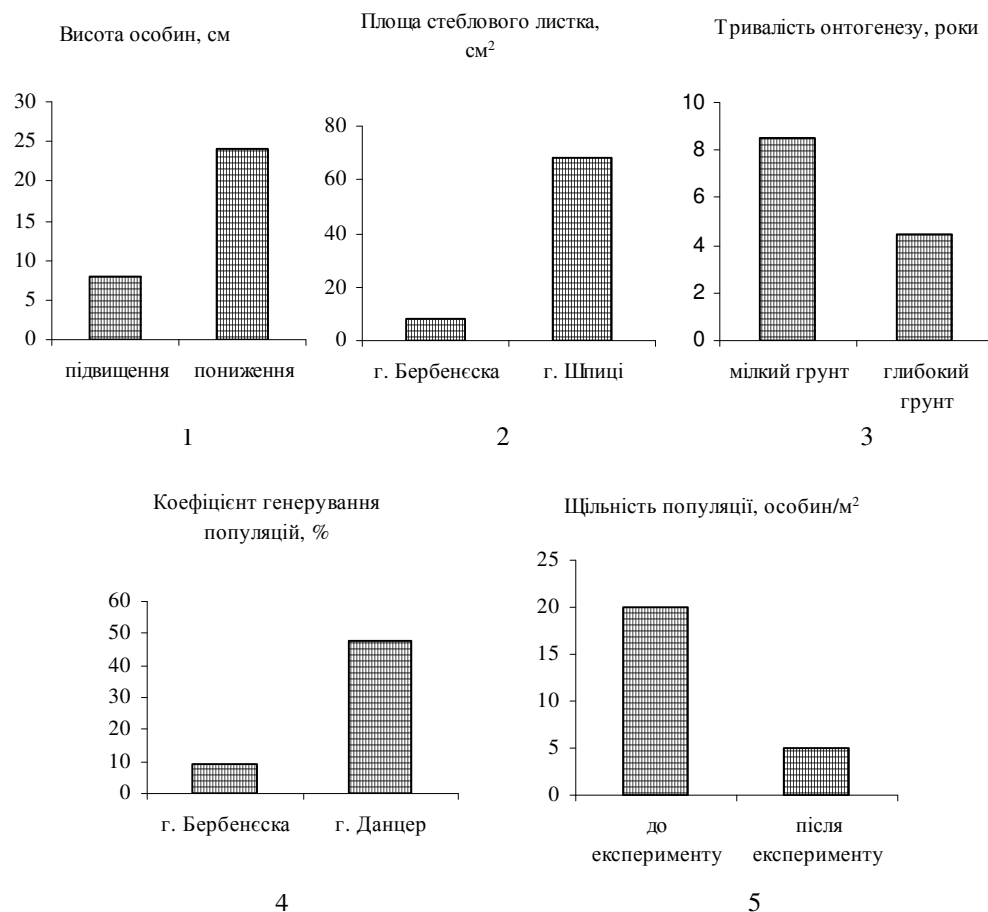


Рис. 2. Зміна індивідуальних та групових ознак у популяціях *Ranunculus thora* залежно від фітоценотичних умов:

1 – висота генеративних особин залежно від мікрорельєфу (популяція на г. Данцер), 2 – різниця у площі стеблового листка генеративних середньовікових особин у різних популяціях залежно від еколого-фітоценотичних умов, 3 – тривалість прегенеративних фаз онтогенезу особин залежно від ресурсів ґрунту, 4 – коефіцієнт генерування популяцій в різних еколого-фітоценотичних умовах, 5 – зміна щільності популяцій внаслідок регулярного (протягом 6 років) відчуження надземної частини особин.

Таким чином, динаміка популяції *Gentiana acaulis* в ході даної сукцесії супроводжується зміною її екологічної ніші. Стратегія *G. acaulis* належить до перехідного експлерентно-пацієнтного типу, тому її роль у формуванні екологічної ніші у сенсі впливу на популяції інших видів рослин незначна. Популяція відносно швидко займає вивільнені місця з послабленою конкуренцією і швидко звільняє нішу вже за незначних змін середовища і фітогенного впливу.

Кожна конкретна популяція у своїй реалізованій ніші в тій чи іншій мірі чинить вплив на сусідні популяції та їхні ніші. Особливо показово це виявляється у вираженій позитивній чи негативній взаємодії між видами-сусідами, що має вагоме значення у формуванні ценозоутворюючих ролей видів, починаючи від домінантів і закінчуючи асектаторами. Взаємовплив і стратегія популяцій істотно впливають на формування флористичного складу фітоценозів, їхню просторово-часову структуру і функціонування. Наприклад, в угрупованнях, де едифікаторне значення популяцій вище, спостерігається прискорене проходження фенофаз до цвітіння і триваліший період фази цвітіння. Це чітко прослідковується під час порівняння спряженого сезонного розвитку пар видів. У високогір'ї Українських Карпат, порівнюючи терміни початку одних і тих же фенофаз *Vaccinium myrtillus* і *Vaccinium uliginosum* L., в усіх угрупованнях спостерігається випереджуючий розвиток *V. myrtillus* у середньому на 7 – 8 днів. Проте в лохиннику, де популяція *V. myrtillus* також високої щільності, випередження в темпах сезонного розвитку спостерігається у *V. uliginosum*. Встановлено також, що тривалість фази цвітіння у високогірних популяцій позитивно корелює не стільки з чисельністю генеративних пагонів чи особин, як із загальною чисельністю популяції, що зумовлюється, очевидно, ценозоутворюючою дією популяції, з одного боку, а з іншого – більшим наближенням даної реалізованої ніші популяції до її потенційної ніші.

Формування та функціонування екологічної ніші автотрофних компонентів в серійних угрупованнях первинних сукцесій на техногенних новоутвореннях ерковидобувних підприємств заходу України має свої особливості і залежить від екологічної ситуації, яка передусе інвазії представників конкретної популяції, типу біоморфи, життєвої стратегії та інших компонентів фітоценозу, характеру та інтенсивності дії зовнішніх чинників.

Швидкість проникнення та інтенсивність освоєння території популяціями значно різняться в залежності від типу їхньої стратегії. Відповідно, суттєві відмінності прослідковуються щодо особливостей та темпів формування екологічної ніші кожного виду зокрема. Інвазійний тип популяції типових експлерентів на початкових етапах сукцесії є доволі короткотривалим. Доступність основних життєво важливих ресурсів поряд із високими темпами вегетативного та генеративного розмноження дозволяють популяції *Tussilago farfara* L., яка є ценозоутворюючою на початку заростання відвалів, у короткому часі (2 – 3 роки) займати екологічну нішу, яка максимально наближена до фундаментальної в даних умовах (рис. 3). Водночас, існування такої ніші не є довготривалим. Надалі, після 2 – 4 річної стабільності, функціональна роль популяції починає невпинно звужуватись під тиском конкурентних взаємовідносин – як внутрішньо- так і міжвидових. Запас надземної фітомаси з близько 90% від загального у ценозі протягом короткого періоду зменшуються до 0,05%, а проективне вкриття – від майже 100% зменшується до рівня, що не перевищує 1%. На найбільш старих відвалах популяція обмежена лише

банком насіння або окремими особинами. Тобто, протягом доволі короткого проміжку часу екологічна ніша популяції зазнає суттєвих змін.

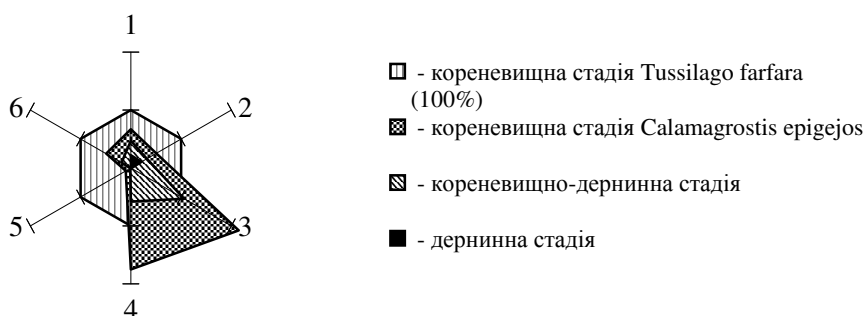


Рис. 3. Динаміка основних параметрів екологічної ніші популяції *Tussilago farfara* у сукцесійному ряді на техногенних новоутвореннях сірчаних родовищ Передкарпаття, %: 1 – надземна фітомаса віргінільних особин, 2 – надземна фітомаса зрілих генеративних особин, 3 – щільність популяції, 4 – запаси надземної фітомаси популяції, 5 – проективне покриття популяції, 6 – участь популяції у формуванні запасів надземної фітомаси фітоценозу.

Загалом, тривалість існування популяції *T. farfara* на відвалах може сягати 15 – 25 років й більше. При цьому період становлення і формування ніші складає лише незначну частину цього часового інтервалу. Поступова редукція реалізованої ніші, її “згасання” триває у декілька разів довше, ніж її формування. Екологічна ніша популяції типових піонерних видів може утримуватись на відносно стабільному рівні за умови існування певних бар’єрів, котрі стримують інвазію та приживання в угрупованні сильніших конкурентів. Стримуючими чинниками можуть бути як перманентні порушення антропогенного чи природного характеру, які стимулюють ерозійні явища і мають селективний негативний вплив на конкурентні види, так і віддаленість від природних джерел надходження діаспор. Наприклад, ніша *T. farfara* залишається достатньо широкою протягом тривалого часу на еродованих ділянках, на площах алювіальних відкладів. Водночас, осінні та пізньо-літні пожежі трав’яного покриву не завдають шкоди ефемероїдам, до яких, певною мірою, можна віднести й *T. farfara*.

Формування та функціонування екологічної ніші популяцій видів типових віолентних і патієнтних життєвих стратегій має дещо інший перебіг. Зокрема, *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth є домінантом наступного етапу первинної сукцесії на техногенних новоутвореннях і, порівняно з *T. farfara*, є конкурентноздатнішим. Власне збільшенням участі *C. epigejos* в угрупованні ініціюється поступове звуження ніші популяції попереднього домінанта. Однак, освоєння території *C. epigejos* завдяки вертикальній та частково сезонній сегрегованості цих двох популяцій на перших етапах взаємодії не є катастрофічною для *Tussilago farfara*. Доступність основних життєвих ресурсів дозволяє *T. farfara* зберігати, а *Calamagrostis epigejos* збільшувати об’єми своїх екологічних ніш. На цей період проективне вкриття популяції *C. epigejos* сягає 65% при запасах надземної біомаси близько 56%; запаси

*T. farfara* – понад 33%. Лише з моменту максимального заповнення вільного простору та початку поширення щільнокущових видів розпочинається інтенсивне звуження ніші *T. farfara*.

Ще тривалішим є формування екологічної ніші у щільнокущових злаків, які в досліджених умовах представлені *Poa pratensis* L. та *Festuca pratensis* Hudson. У порівнянні з типовим експлерентом *T. farfara*, популяції зазначених видів потребують значно більше часу для опанування домінантних позицій в ценозі. Необхідність долати конкуренцію видів подібної життєвої форми, а також опір піонерних популяцій-попередників визначають значно більшу тривалість формування ними своїх екологічних ніш в угрупованні. У порівнянні з популяціями *T. farfara* та *Calamagrostis epigejos*, ніші котрих максимально реалізуються протягом 2 – 4 та 4 – 7 років відповідно, у *P. pratensis* та *F. pratensis* це може тривати 10 – 15 років. Водночас, їхня функціональна роль в угрупованні є стабільнішою у сезонному та річних аспектах. Вища конкурентна здатність популяцій щільнокущових видів визначає більшу стабільність угруповання загалом. Основні параметри їхніх ніш можуть змінюватись в окремі роки, проте баланс у розподілі головних ресурсів між популяціями залишається відносно стабільним, чого не спостерігається у випадку з піонерними видами.

Особливості формування екологічної ніші в межах однієї популяції детермінуються зовнішніми чинниками, в першу чергу – доступністю ресурсів. На різних типах субстрату, експозиції та стрімкості схилу, вологості тощо темпи освоєння території є відмінними. Найшвидшими є темпи реалізації ніші в оптимальних екологічних умовах. Наприклад, *P. pratensis* на піщаних достатньо зволжених відвалах досягає рівня субдомінанта, а згодом і домінанта, набагато швидше у порівнянні з ділянками щільних неогенових мергелистих глин. При цьому запаси фітомаси та проективне вкриття домінанта попереднього етапу сукцесії – *C. epigejos* змінюються порівняно слабо.

## Висновки

Дослідження основних принципів формування та розвитку екологічних ніш автотрофних компонентів природних та антропогенно змінених екосистем є важливим з огляду на їхнє науково-теоретичне і практичне значення у фітоценології, екології та природоохоронній справі. Встановлення чинників і механізмів динаміки екологічних ніш популяцій можуть сприяти вирішенню низки проблем, пов'язаних із використанням конкретного рослинного угруповання чи експлуатацією окремих популяцій, збереження рідкісних, ендемічних і загрожених видів, їхньої охорони та відтворення.

Головними природними лімітуючими чинниками, що зумовлюють специфіку екологічних ніш, розподіл і динаміку популяцій рослин у високогір'ї Карпат, є глибина і структура ґрунту, температурний, сніговий і вітровий режими та взаємовплив між видами.

Екотопами з найдинамічнішими природними екологічними нішами в Українських Карпатах є скелі, осипища і вершинні ділянки найвищих гірських хребтів. Незважаючи на наявність тут ніш із послабленою конкуренцією, у цих угрупованнях встановлено високу стабільність флористичного складу. Навіть у

динамічних ектопах, які наближені до природних, за умови незначних антропогенних навантажень, динаміка популяцій достатньо повільна. Зміна екологічних ніш в цих умовах має флуктуаційний або циклічний характер. І, навпаки, антропогенні чинники, за умови інтенсивних і (або) тривалих навантажень, зумовлюють особливу високу й спрямовану динамічність популяцій. Відбувається швидка зміна ніш і їхній перерозподіл між популяціями видів, що збереглись, і популяціями видів, які вселились.

1. Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре / Под общ. ред. К.А. Малиновского – К.: Наук. думка, 1984. – 208 с.
2. Кияк В.Г. К методике картирования особей ценопопуляций растений в биогеоценологических исследованиях // Биогеоценологические исследования на Украине: Тез. докл. III республик. совещ. – Львов, 1984. – С. 125-126.
3. Малиновський А.К., Білонога В.М. Кореляції морфометричних параметрів рослин на популяційному рівні // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2003. – 18. – С. 157-168.
4. Міркін Б.М., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Вплив теорії еволюції на становлення парадигми сучасної екології // Укр. ботан. журн. – 1990. – 47, № 5. – С. 3–11.
5. Полевая геоботаника /Под ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко, В.М. Понятовской. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1972. – Т. 4. – 336 с.
6. Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология: Учебно-методическое пособие. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. – 160 с.
7. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
8. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое обследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 615 с.
9. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 307 с.
10. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
11. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.
12. Clarke G. Elements of ecology. – Wiley, New York, 1954. – 560 p.
13. Elton C. Animal ecology. – London: Sidgwick and Jackson, 1927. – 209 p.
14. Gause G. The struggle for existence. – New York: Hafner, 1934. – 163 p.
15. Grinnell J. The niche relationships of the California transher // Auk. – 1917. – 21. – P. 364-382.
16. Huatchinson G. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. – 1957. – 22. – P. 415-427.
17. Kershaw K A. Pościowa i dynamiczna ekologia roślin. – Warszawa: PWN, 1978. – 383 s.
18. Whittaker R., Woodwell G. Evolution of natural communities // Ecosystem Structure and Function: Annual Biol. Collq. Corvallis. – Oregon State University Press, 1972. – P. 137-156.
19. Van Tooren Bart F. The ecological role of the bryophyte layer in Dutch chalk grasslands.– Utrecht: Stichting Pressa Trajectina, 1989. – 139 p.

Державний природознавчий музей НАН України, Львів  
Інститут екології Карпат НАН України, Львів