

К.Ю. РОМАЩЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, МСП-1, 01601, Україна

ЕКОЛОГІЧНІ НІШІ УКРАЇНСЬКИХ КОВИЛ: ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ, СТРУКТУРА, ЛІМІТУЮЧІ ФАКТОРИ

*Ключові слова: Stipa, синфітоіндикація, перекриття
ніш, організація екоспростору*

Концепція екологічної ніші, що сформувалася на початку ХХ сторіччя, з часом значно трансформувалася від трофічних [8, 12] до конкурентних позицій [2, 10, 18], а після праць Дж.Е. Хатчинсона [15] акцент був змінений з відношення конкурентності на модель комплексної оцінки екологічного гіпероб'єму. Якщо методику оцінки факторів розробив ще Раменський [6], то методики оцінки екологічного гіпероб'єму не створено, вона, значною мірою, залишилася лише теоретичною моделлю і реально не «працювала» [30]. Таким чином, проблемними були тільки питання оцінки широти ніші як показника рівномірності використання видом різних класів одного ресурсу та перекриття ніш як співвідношення використання класів ресурсу для двох видів. Петрайтис розробив математично складну міру визначення перекриття ніш для кількох видів за одним фактором [24], але не для кількох ресурсів або факторів. З часом проблеми конкурентних відношень в оцінці перекриття ніш відійшли на другий план [9, 14, 28, 29], а найінформативнішою виявилася міра розподілу, отримана на основі коефіцієнта подібності Чекановського [5].

Модель багатовимірного екологічного простору Хатчинсона заснована на уявленнях про те, що: а) реакція популяції на один фактор не залежить від впливу іншого фактора (прямі кути перетину осей); б) фактори розглядаються як незалежні; в) простір у межах однієї ніші є однорідним. Перше і друге положення відображають нульову гіпотезу будь-якої теорії, тоді як простір у межах однієї ніші може вважатися однорідним для окремих угруповань. Це так звана соціологічна реакція видів [22], близька до поняття класичної реалізованої ніші, але для об'єктів іншого рівня організації. Соціологічну реакцію визначають такі інтегративні процеси: а) розподіл за градієнтом кожного фактора за відсутності конкуренції та лімітуючих для видів значень факторів (фундаментальна, або фізіологічна ніша); міра визначення ніші — її ширина; б) розподіл за градієнтом кожного фактора за наявності конкуренції та лімітуючих значень факторів (реалізована ніша); міра визначення — перекриття ніш; в) розподіл за градієнтом фактора для угруповань (соціологічна ніша). В останньому випадку міра, за якою встановлюється даний розподіл, має асимілювати подвійний градієнт — окремого фактора

та умов, що змінюють його, а це практично неможливо. Отже, при градієнтному аналізові та розрахунках щодо перекриття ніш для угруповань слід використовувати точкові екологічні простори, що визначаються за однорідною соціологічною реакцією. Цей підхід дає змогу безпосередньо застосовувати модель екологічного гіперпростору та оцінити подібність екологічних ніш як збіг контурів розподілу факторів точкових просторів за більш як трьома параметрами. Можлива залежність значень факторів та ступеня реакції видів на їх зміну (що вважалося помилковим для моделі Хатчинсона) забезпечує більшу диференціацію еконіш.

Існуючі міри перекриття ніш [7, 13, 14, 16, 17, 19–21, 23–26, 28, 31] переважно не можна використати для їхньої типологізації, оскільки значний об'єм вибірки залишається у ділянці високих показників, які наближаються до 1 (або 100 %) [5]. Такі методи підходять лише для порівняння об'ємів вживання ресурсу, а не для його якісної оцінки. Для такої оцінки ми запропонували експонентну міру перекриття ніш D_e , яка описує розподіл параметрів за ступеневою функцією з верхнім фіксованим значенням, що дорівнює одиниці. Вона відображає ймовірність збігу контурів у певному діапазоні відносно всієї амплітуди факторів. Перекриття еконіш вважається максимальним, якщо різниця значень факторів дорівнює нулю. За обраною дуже вузькою межею достовірних значень показник перекриття вважається інформативним, якщо він перевищує 50 (тобто менше 1 % від амплітуди значень кожного фактора). Така чутлива міра необхідна для аналізу умов існування видів рослин, передусім трав'янистих екосистем з досить строкатим видовим складом. Цей підхід було використано для вивчення екологічного простору видів роду *Stipa* L. України, зокрема оцінки однорідності та специфічності, закономірностей розподілу видів залежно від зміни екологічних факторів та ступеня їх лімітуючої ролі. Ми не ставили за мету дати критичний аналіз видів (особливо дрібних). Для дослідження взято види, які візуально й екологічно різняться між собою, що знайшло відображення у геоботанічних описах.

Методика досліджень

Міжвидове та внутрішньовидове перекриття визначалося за експонентною мірою D_e [5], що диференціює екотопи за дуже високим порогом, який становить один відсоток (при $D_e = 50$) від загальної амплітуди факторів. Загалом було обрано вісім нормованих параметрів: п'ять едафічних факторів (у порядку, наведеному для циклограм) — кислотність (Rc), карбонатність (Ca), вологість (Hd), вміст мінерального азоту (Nt) і сольовий режим (Tr), три кліматичні фактори — терморежим (Tm), кріорежим (Cr) і континентальність (Kn). Значення факторів розраховано за методом синфітоіндикації [4]. За мірою D_e , збіг екологічних амплітуд видів відзначався тоді, коли показник перекриття значень факторів між екотопами перевищував порогове значення. На основі середніх показників перекриття для екотопів певного виду оцінювалася однорідність екологічних умов його існування.

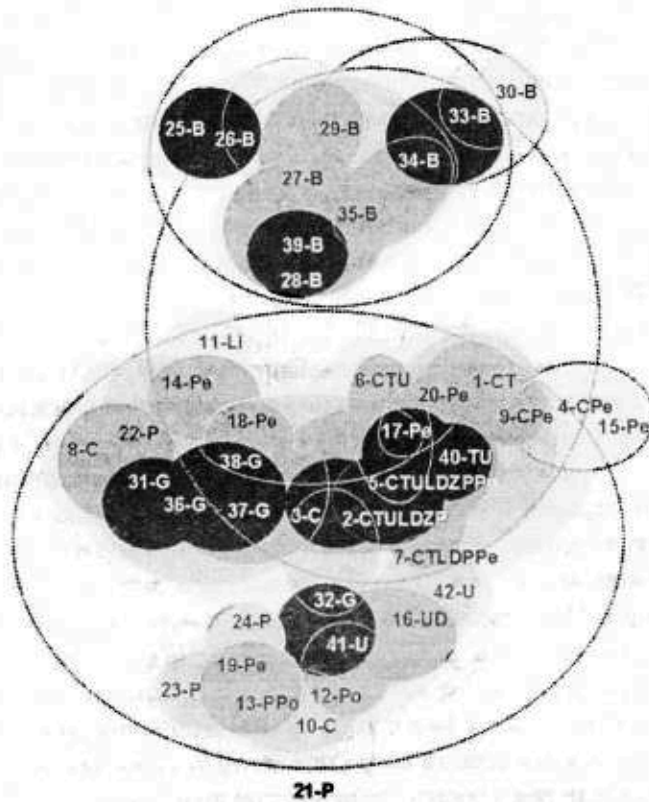


Рис. 1. Нелінійна ординація за перекриттям екологічних параметрів еконіш видів роду *Stipa* L. (умовні позначення видів наведені в таблиці)

Fig. 1. Nonlinear ordination of the ecological niches of the genus *Stipa* L. species according to their overlap values (indexes are shown in the table)

Така комбінація факторів, відзначена з періодичністю, характеризує певну стабільність стану екологічного простору і відображає окрему еконішу. Враховуючи ступінь перекриття між еконішами, змодельовано їхній розподіл за принципами нелінійної ординації, коли рівномірному збільшенню однієї ознаки відповідають різні, але закономірні зміни інших ознак. Співвідношення об'єктів ординації відображено за класовим інтервалом, що дорівнює п'яти, починаючи з $D_e = 40$ (найтемніше забарвлення) до $D_e = 20$ (інформаційний поріг) (рис. 1).

Групи ніш, які відображають закономірне специфічне співвідношення значень параметрів та їхні відхилення від середніх, об'єднувалися в окремі тенденційні ряди. Ми оцінювали: а) участь видів у складі еконіш, що входять до тих чи інших рядів; б) специфічність зміни значень параметрів між рядами; в) модельні типи ніш, які репрезентують окремі ряди (рис. 2).

Розподіл значень факторів для еконіш у полі нелінійної ординації був представлений за сімома класами з класовим інтервалом у 4 % відхилення

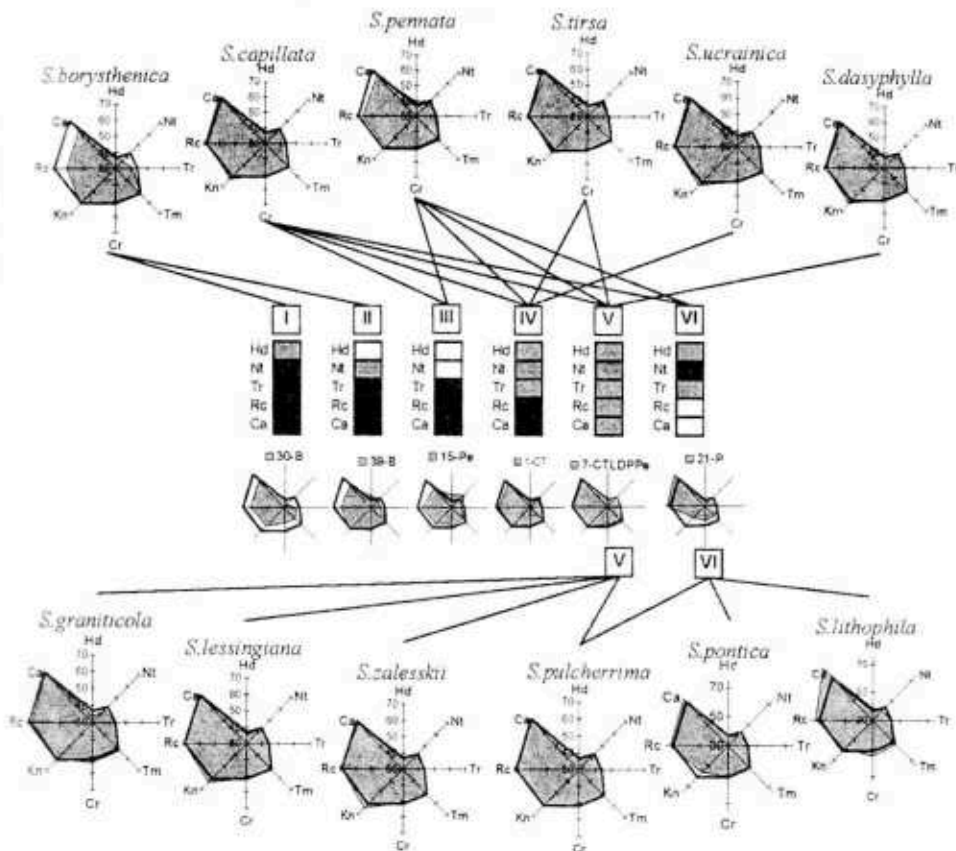


Рис. 2. Тенденційні ряди екологічних ніш видів *Stipa* (чорне забарвлення означає, що значення фактору є значно нижчим від середнього, сіре — близьким до середнього, біле — вищим за нього)

Fig. 2. Tendency series of the ecological niches of *Stipa* species (black colour means that the factors value is significantly lower than average meaning, grey — that it is close to the average meaning, white — that it is higher than average meaning)

від середніх показників, розрахованих для всього масиву даних. Відповідно до зменшення класового розподілу та найбільшої зміни екологічних показників для суміжних екологічних ніш побудовано модель загального розподілу величин факторів за принципом найбільших включень. Для цього спочатку обиралися такі показники, які охоплювали найбільші групи ніш, а в подальшому, у межах цих груп, диференціація здійснювалася за принципом найбільшого включення, але згідно з показниками інших факторів. У результаті такої операції ми отримали комплексну характеристику кожної ніші, що відображає особливості комбінації величин факторів, починаючи з найзагальнішого розподілу (рис. 3).

Диференціюючу роль кожного фактора уточнювали, зіставляючи показники мінливості екологічних факторів зі ступенем структурної реакції екологічної ніші на одиницю зміни їхніх величин, які відображають його ліміту-

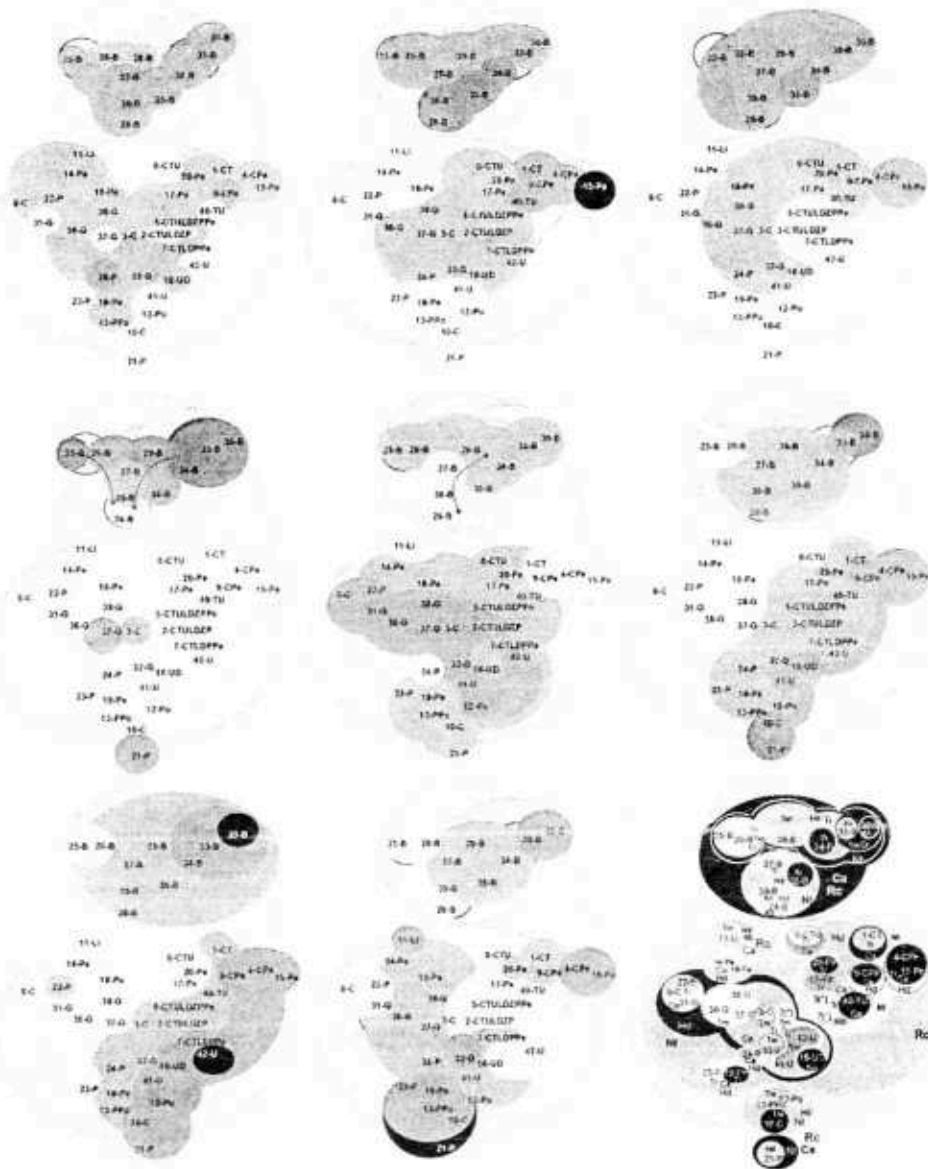


Рис. 3. Нелінійна ординація еконіш видів *Stipa* за зміною едафічних та кліматичних факторів (А – *Tr*, Б – *Ca*; В – *Re*; Г – *Nr*; Д – *Hd*; Е – *Tm*; Ж – *Cr*; З – *Kl*; И – загальний розподіл величин факторів за принципом найбільших включень)

Fig. 3. Nonlinear ordination of the ecoiniches of the species of *Stipa* according to the edaphic and climatic factors changing (A – *Tr*, B – *Ca*; В – *Re*; Г – *Nr*; Д – *Hd*; Е – *Tm*; Ж – *Cr*; З – *Kl*; И – general distribution of the factors values due to the major encompassing principle)

ючу властивість. Змінність розглядається як обернена міра щодо попередньої. Тобто чим нижчим є показник, тим мінливішим вважається певний фактор. Ступінь структурної реакції ніші визначався як відношення серед-

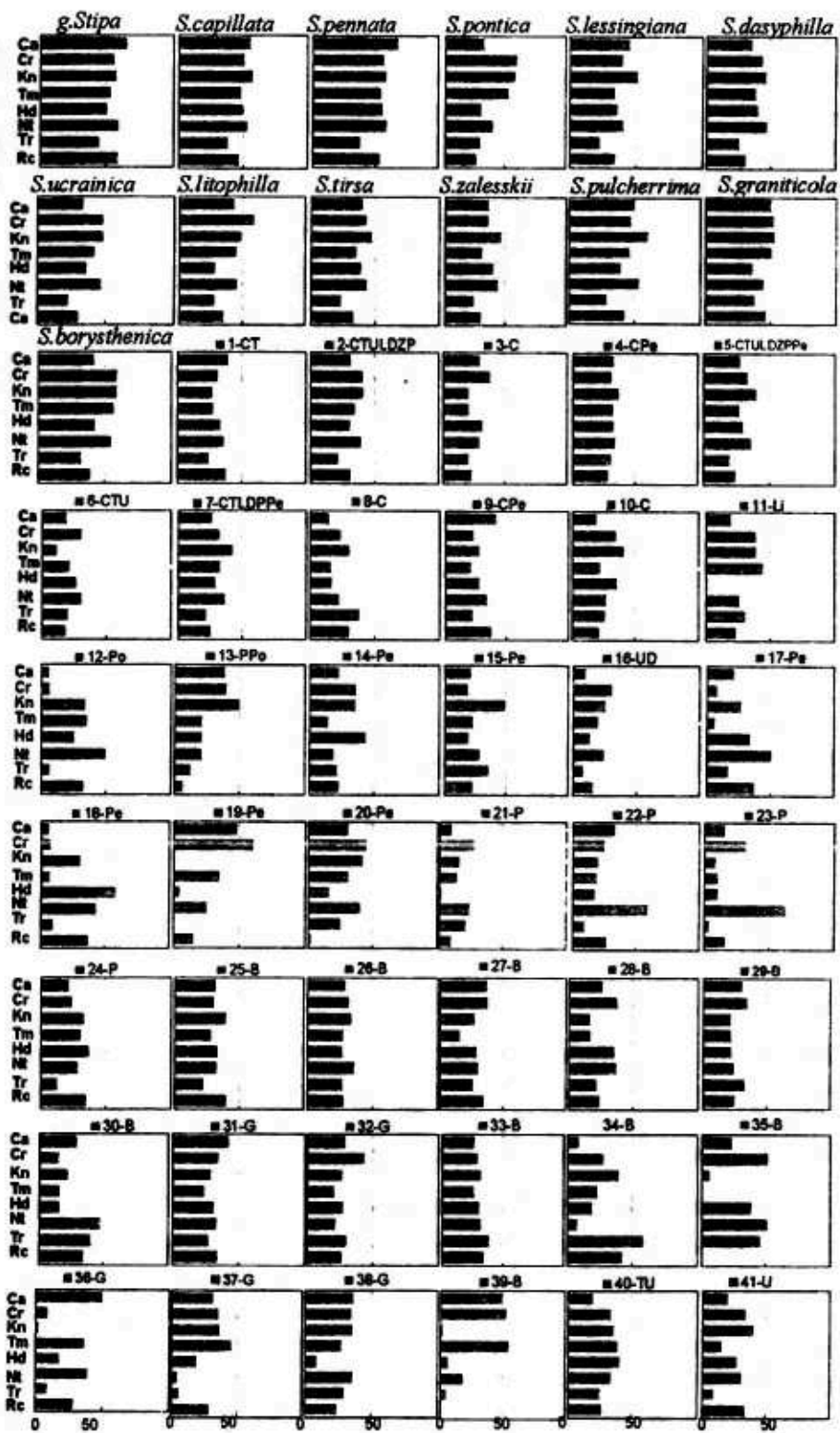


Рис. 4. Мінливість показників едафічних та кліматичних факторів у межах еконіш видів *Stipa*
 Fig. 4. Variation of the values of edaphic and climatic factors within the econiches of the species of *Stipa*

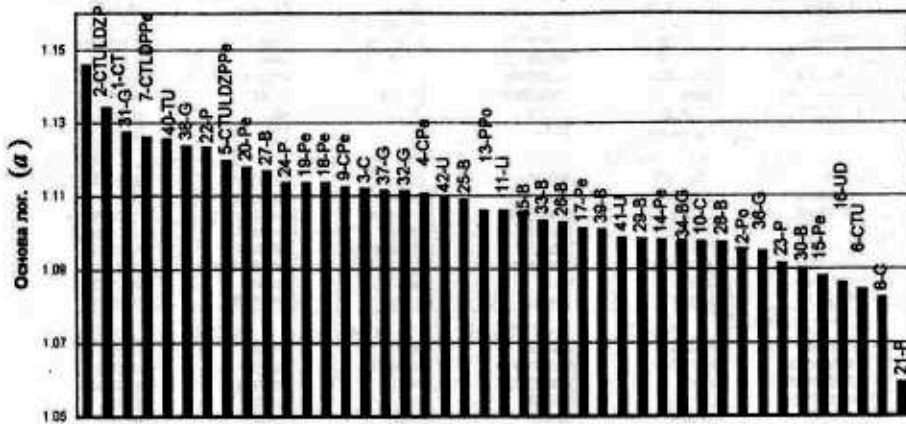


Рис. 5. Відмінність екологічних ніш за основою логарифмічної функції (a), що відображає від'ємний градієнт значень їх перекриття

Fig. 5. Differentiation of the ecological niches according to the base value (a) of the logarithm function which reflects the negative gradient of their overlap

нього значення регресійного коефіцієнта для окремого фактора щодо решти факторів до середньоквадратичної дисперсії значень цього фактора ($b_{i,j-p}/S_i$), що відображає характер зміни структурної організації ніші відносно зсуву показників фактора на одиницю значень. Висока стабільність (або низька мінливість) цього показника, коливання якого не призводять до різких змін величин інших факторів, означає, що ніша не втрачає своєї специфічності, а вплив цього фактора на структуру ніші є незначним (фоновим). І навпаки, якщо для стабільного фактора характерним був високий ступінь структурної реакції ніші, то такий фактор вважався лімітуючим, оскільки його величина є фіксованою для певних умов існування і її невеликий зсув може призвести до кардинальних змін і переходу до іншого екологічного стану (рис. 4).

Специфічність екологічних ніш визначалася за величиною основи логарифму (a) відповідної функції ($y = \log_a x$), за якою описувався ступінь зміни (зменшення) від'ємно ординованих показників перекриття між певною нішею та рештою суміжних ніш. Чим швидше зростала логарифмічна крива за відповідно меншої величини a , тим специфічнішою вважалася комбінація екологічних показників, властивих для цієї ніші (рис. 5).

Результати досліджень та їх обговорення

Використання теорії еконіші за багатопараметральною моделлю екологічного простору дало змогу встановити специфіку умов зростання видів роду *Stipa* L. та детально проаналізувати відповідні властивості самих видів. На основі D_e аналізу з'ясовано, що перекриття екологічних амплітуд між видами цього роду не є рівномірним. Так, існує група видів, що відображає середні та найтипівші для роду умови зростання (*S. zaleskii*, *S. lessingiana*, *S. dasyphylla*, *S. tirsata*, певною мірою, *S. ucrainica*). Їм властиве високе перекриття за амплітудою екологічних факторів, внутрішньовидова цілісність та одноманітність

щодо умов існування (таблиця). Ці види обіймають 7 з 42 виділених еконіш для представників роду *Stipa* L. в Україні, але дані ніші є високооб'ємними, частіше комплексними, більшість з них характеризується високим ступенем взаємного перекриття (рис. 1). Утворений ними тенденційний ряд (рис. 2, ряд V) за специфікою зміни передусім едафічних факторів, зокрема їхніх середніх величин, є фактично невираженим. Тобто показники екологічних факторів тут збігаються з середніми і найтиповішими для всього роду (рис. 3, А-З). Найважливішими для умов місцезростань цих видів є фактори вологості, карбонатності та, певною мірою, сольового режиму, але їх лімітуюча активність не дуже висока і також близька до середньої. Щодо кліматичних факторів ця група видів має відносно високу стабільність показника термо-режиму (рис. 4).

Одноманітніші умови місцезростання відзначені для *S. zaleskii* (рис. 1). Найвищим є ступінь перекриття амплітуд екологічних факторів, властивих для нього та решти видів групи. Отже, цей вид трапляється лише у двох таких комплексних нішах, які є найоб'ємнішими та найтиповішими (ніші 2-СТULDZP та 5-СТULDZPpe; рис. 1). Перша з них є трохи сухішою за другу та характеризується меншим накопиченням азоту в ґрунті (рис. 3, И), хоча останні показники в межах еконіш, властивих *S. zaleskii*, менш стабільні щодо решти екологічних факторів (рис. 4).

Досить подібною до *S. zaleskii* за перекриттям амплітуд екологічних факторів є *S. lessingiana*. Однак, на відміну від попереднього виду, *S. lessingiana* має нижче перекриття зі *S. tirsia* та *S. ucrainica*. Умови його зростання є менш одноманітними тому він, займаючи дві ніші, властиві для *S. zaleskii*, бере

Показники міжвидового та внутрішньовидового перекриття екологічних ніш видів роду *Stipa* L.

Умовні позначення виду	Види	Міжвидове перекриття											Внутрішньовидове перекриття	
		Z	L	D	T	U	C	P	Li	B	Pe	G		Po
Z	<i>S. zaleskii</i> Wilensky	-	41.1	41.0	41.0	37.4	34.6	34.4	18.5	17.2	24.8	25.9	22.3	43.0
L	<i>S. lessingiana</i> Trin.et Rupr	-	38.7	37.4	37.3	33.8	33.8	19.2	16.4	23.2	26.5	23.2	40.0	
D	<i>S. dasyphylla</i> Trautv.	-	39.8	37.6	34.1	33.9	18.5	17.6	25.1	27.1	23.1	40.1		
T	<i>S. tirsia</i> Stev.	-	34.9	33.4	32.8	18.3	17.8	25.8	24.5	21.8	40.0			
U	<i>S. ucrainica</i> P.Smirm.	-	33.0	32.8	18.0	17.6	23.4	29.2	23.7	38.6				
C	<i>S. capillata</i> L.	-	30.1	18.4	18.1	24.3	25.7	18.4	29.5					
P	<i>S. pulcherrima</i> C.Koch	-	20.1	16.7	23.0	26.5	26.4	31.2						
Li	<i>S. lithophila</i> P.Smirm.	-	13.8	17.1	19.2	22.6	33.9							
B	<i>S. borysthenica</i> Klok.	-	18.5	18.5	14.9	26.7								
Pe	<i>S. pennata</i> L.	-	21.3	19.6	25.4									
G	<i>S. graniticola</i> Klok.	-	24.1	31.5										
Po	<i>S. pontica</i> P.Smirm.	-	33.4											

участь у складі третьої — 7-CTLDPPe з нижчим показником континентальності (рис. 3, З). Отже, континентальність є найменш стабільним кліматичним фактором для *S. lessingiana*, тоді як з едафічних факторів таким виступає карбонатність ґрунту (рис. 4).

Порівняно широка амплітуда за фактором континентальності відзначається і для *S. dasyphylla*. Вона трапляється в усіх типових нішах, що займають *S. zalesskii* та *S. lessingiana*, але також може займати дуже специфічні (рис. 5) екотопи з низькими вологістю, континентальністю і терморезимом (рис. 3, Е, Ж, И; ніша 16-UD). До того ж ці екотопи належать до іншого тенденційного IV ряду (рис. 2), в якому лімітуюча дія вологості є значно вищою порівняно з типовими комплексними нішами з низькою вологістю та високою континентальністю, де лімітуючий вплив цього фактора (а також фактора карбонатності) досить помірний (рис. 4). Разом з *S. dasyphylla* таку нішу поділяє *S. ucrainica*, яка, в межах означеної групи, виявляє тенденцію до екстремальних умов зростання вологості та континентальності (рис. 3, Д, З). Крім спільної зі *S. dasyphylla* ніші, для *S. ucrainica* властива ще одна ніша з нижчим показником континентальності (41-U), яка до того ж належить до групи ніш з низькою вологістю (рис. 3, Д), де цей фактор за своїм мінімальним значенням є лімітуючим (рис. 4). Решта ніш виду, серед яких є такі, що мають низькі показники вологості, карбонатності і високі — вмісту азоту в ґрунті (42-U), та дві типові комплексні ніші з участю *S. zalesskii*, *S. lessingiana* та *S. dasyphylla*, характеризуються досить високим показником континентальності (рис. 3, З). Однак така типова комплексна ніша, в якій поєднуються середні показники вологості та континентальності, не є властивою для цього виду (наприклад, 7-CTLDPPe), а також інші суміжні ніші, де континентальність є нижчою, а волога — вищою. Більшість ніш *S. ucrainica* поділяє *S. tirsa*, проте лише такі, що мають вищу вологість (2-CTULDZP, 5-CTULDZP, 6-CTU, 40-TU). За достатнього сольового режиму, який тут є лімітуючим фактором (рис. 4), *S. tirsa* заходить навіть у IV ряд (рис. 2), що має вищі показники вологості і зазвичай типовий для *S. pennata*. Разом зі *S. capillata* вони займають досить типову нішу — 1-CT (рис. 5), яка характеризується високими показниками азоту та низькими — карбонатності ґрунту (рис. 3, И). Оскільки ці екотопи є вологішими та відзначаються меншою континентальністю, *S. ucrainica* тут відсутня.

Поза межами даної групи видів з високим перекриттям за амплітудою екологічних факторів є ще два види — *S. capillata* та *S. pennata*, які входять до складу типових комплексних ніш, але мають низьке внутрішньо- та зовнішньовидове перекриття (таблиця), що свідчить про широку екологічну амплітуду цих видів. Кожен з них займає по 10 еконіш, чотири з яких є сумісними: дві типові комплексні ніші (5-CTULDZP та 7-CTLDPPe) та дві ніші (4-CPe та 9-CPe) з високим показником вологості, середнім та високим вмістом азоту в ґрунті (рис. 3, Г). Названі фактори за своїми максимальними значеннями є лімітуючими (рис. 4). Хоча з поступовим зниженням

вологості азот втрачає лімітуючу роль, у межах його досить високих значень за низького вмісту карбонатів та середнього сольового режиму *S. capillata* утворює нішу з *S. tirsia* (рис. 3, А, Б, И; 1-СТ). З подальшим підвищенням карбонатності разом з ними трапляється *S. ucrainica* у ніші 6-СТU, яка характеризується найвищими показниками сольового режиму (рис. 3, А) і є досить специфічною (рис. 5). Отже, у межах високих показників азоту для *S. capillata* найкоротшим та послідовнішим шляхом повністю реалізується його екологічна амплітуда щодо сольового режиму, тоді як ряди карбонатності, вологості та континентальності мають мінімальні значення у спільних нішах зі *S. pennata* та є неповними. Ряд карбонатності ґрунту для *S. capillata* реалізується через комплексні найтипівіші ніші (рис. 3, Б), але ті, в яких трапляється *S. pennata*, тобто з помірною вологістю. За цих умов та деякого зниження вмісту азоту у ґрунті *S. capillata* формує власну нішу (10-С), що характеризується максимальними для виду показниками карбонатності, які разом з показниками вологості втрачають свою лімітуючу роль і стають фоновими, а лімітуючим стає фактор основності (тобто *Rc*), що має максимальні значення (рис. 4). Ніша 10-С відзначається високими показниками сольового режиму — як і та, яку *S. capillata* займає разом зі *S. tirsia* і *S. crainica* (6-СТU), але є її антиподом за кліматичними факторами. Складнішими є ряди, які частково збігаються за факторами вологості та континентальності.

Таким чином, після комплексних ніш із *S. pennata*, що мали середні показники вологості, перший етап зменшення вологості спостерігається у найтипівішій комплексній ніші, але такій, де *S. pennata* не бере участі (рис. 3, Д; 2-СТULDZP). При переході до наступної, окремої ніші *S. capillata* (8-С), фактор вологості набуває лімітуючої активності за своїм низьким значенням (рис. 4) за максимальних (навіть для роду) показників континентальності (рис. 3, З). Однак оскільки ця ніша має дуже високу специфічність, то можна припустити, що такі умови, як і умови одночасно високого сольового режиму та вмісту азоту комплексної ніші 6-СТU, властивої як для *S. capillata*, так і *S. ucrainica* та *S. tirsia*, є дуже рідкісними в природі і ряди вологості, сольового режиму та континентальності для *S. capillata* переважно залишаються незакінченими.

З найбільшою повнотою, від мінімальних до максимальних значень, відзначених для всього роду, екологічна амплітуда за фактором карбонатності реалізується для *S. pennata*, але за умови нижчих за середні лімітуючих та фонових показників сольового режиму (15-Рe → 4-СРe → 9-СРe → 20-Рe → 17-Рe → 18-Рe → 14-Рe). У цьому напрямку простежується зниження показників вмісту азоту в ґрунті від максимальних для роду та лімітуючих за значенням до помірних, а водночас — підвищення значень терморезиму. До цього ряду входять сім із десяти ніш, властивих для *S. pennata*, з низькою або помірною континентальністю, з яких лише дві є комплексними (зі *S. capillata*), що відображає екологічну специфіку виду. За помірних значень терморезиму і низьких — континентальності (рис. 3, Е, З) *S. pennata* займає еконіші,

що формують карбонатний ряд (17-Рe → 5-CTULDZPPe → 7-CTLDPPe → 19-Рe), який не доходить до максимальних значень, але є більш типовим (рис. 5). Отже, можливо, високі показники терморезиму зумовлюють закінчення карбонатних рядів для еконіш цього виду, оскільки такі види, як *S. capillata* та *S. pulcherrima*, трапляються у нішах з високою карбонатністю (10-С та 21-Р) і низькими значеннями терморезиму (рис. 3, Б, Е). Іншою екологічною ознакою *S. pennata* є те, що він бере участь у нішах з дуже низькою вологістю.

Для ніш *S. pulcherrima*, на відміну від *S. pennata*, показники карбонатності та вологості часто є лімітуючими і стабільними (рис. 4) і навпаки — показники континентальності є менш стабільними, в разі їх зниження утворюється поступовий ряд (2-CTULDZP → 7-CTLDPPe → 24-Р → 23-Р → 13-PPo → 21-Р), що є від'ємно завершеним щодо загальної амплітуди фактора для роду (рис. 3, 3). Однак як у зону високої, так і низької континентальності цей вид входить за умов зменшення вмісту азоту та збільшення карбонатності ґрунту. Тобто за умов дуже низьких континентальності та терморезиму формується найспецифічніша ніша — 21-Р (рис. 5), що характеризується низькими показниками вологості та вмісту азоту і високими — карбонатності (рис. 3, И). Аналогічна комбінація екологічних факторів, але з протилежними значеннями континентальності та терморезиму, є дуже типовою (рис. 5; 22-Р). У цілому вона відбиває умови верхньої частини карбонатного ряду для відносно високої континентальності, досить повно представленого за нішами *S. pennata*, тоді як нішами *S. pulcherrima* повніше представлена низькоконтинентальна частина ряду.

Тенденції цього ряду щодо континентальності зберігає в цілому й екологічна ніша *S. lithophila* (11-Li), де показник карбонатності досягає найвищого значення для роду (рис. 3, Б) і є фоновим (рис. 4). Спільною рисою ніш карбонатного ряду, які характеризуються низькою континентальністю, і ніші 11-Li є схема стабільності екологічних факторів, особливо вологості та карбонатності. Однак виходячи з вищих показників таких кліматичних факторів, як термо- та кріорежим, ніша *S. lithophila* може вважатися продовженням карбонатного ряду *S. pennata* з однією нішею якого, що також характеризується високим рівнем карбонатності (14-Рe), в неї зберігається достатній рівень перекриття, хоча загалом ніша 11-Li є досить сателітною (рис. 1). Відмінність цієї ніші — підвищене значення вологості ґрунту та її значна лімітуюча значущість. На відміну від цього, показник фактора вологості у ряді, сформованому нішами *S. pulcherrima* з низькою континентальністю, дещо нижчий і фоновий (рис. 4), що відповідає також нішам *S. pontica*, одна з яких є спільною із *S. pulcherrima* (рис. 1; 13-PPo).

Зменшеною копією екологічного ряду *S. pulcherrima* є такий для ніш *S. graniticola*, де за градієнтом континентальності, з яким повністю корелюють показники термо- та кріорежиму, починаючи з середніх для ряду значень, спостерігається гомологічний прогресивний карбонатний ряд (32-G →

37-G → 36-G → 31-G), але з дуже вузькою амплітудою та значно нижчими показниками карбонатності (рис. 3, Б).

Якщо ніші *S. pulcherrima* та, певною мірою, *S. graniticola* можуть об'єднуватися за кліматичними рядами, то ряди ніш *S. borysthenica* формуються лише за екологічними ознаками, а саме екстремально низькими, фоновими та лімітуючими показниками кислотності, карбонатності та сольового режиму (рисунки 3, А, Б, В; 4). Цей вид взагалі є дуже специфічним і рівень перекриття його екологічної ніші з рештою видів — найнижчим (таблиця). Однак внутрішня цілісність його ніш також залишається низькою переважно за значної мінливості кліматичних факторів та певною мірою — азоту (рис. 4). Для *S. borysthenica* виділяють чотири групи еконіш, специфіка яких зумовлена високими чи низькими показниками континентальності, вмісту азоту та вологості (рис. 3, І). Поєднання з тією частиною екологічного простору, який опановують інші види *Stipa* L., відбувається в цьому разі через такий тип ніш, що характеризується низькими показниками карбонатності та сольового режиму та високими — вологості та вмісту азоту (рис. 3, І; 15-Рє) і є властивим для *S. pennata*. Значна специфічність такої перехідної ніші (рис. 5) свідчить про невисоку вірогідність цього переходу.

Фактори не завжди є лімітуючими за своїми екстремальними значеннями. Так, на відміну від азоту, максимальне значення якого є лімітуючим, наприклад, у ніші 15-Рє, фактор сольового режиму, що є найстабільнішим для еконіш усього роду, відіграє найбільшу лімітуючу роль саме за своїми середніми значеннями у найтипівіших комплексних нішах. Однак за впливом він поступається вологості, яка у зоні ніш з низькою вологістю є лімітуючою за екстремально низьких значень (рис. 3, Д). Подібні закономірності спостерігаються для показників карбонатності ніш цієї зони — лімітуючого за своїми мінімальними значеннями фактора лише в нішах *S. borysthenica* з низьким вмістом азоту, тоді як у верхній частині карбонатних рядів *S. pulcherrima* та *S. pennata* за максимальних значень він виступає лише як фоновий. Єдиним фактором, який найчастіше є лімітуючим за екстремальними величинами, залишається кислотність ґрунту, тоді як за середніми умовами він індіферентний.

Висновки

Використання D_e аналізу при дослідженні складної екології видів *Stipa* L. підтвердило високу чутливість цього методу. Встановлено, що незважаючи на передбачувану однорідність умов зростання українських ковил, вони представлені більш як 40 стабільними екологічними станами — еконішами, що мають різний ступінь перекриття між собою та формують за закономірною зміною екологічних показників п'ять тенденційних рядів. Еконіші, які характеризуються середніми значеннями величин факторів, є також і найтипівішими, з найменшим гіатусом між суміжними нішами. Індикатор таких місцезростань — *S. zalesskii* та, частково, *S. lessingiana*, *S. dasphylla* і *S. tirsia*.

Найвищий гіатус мають еконіші *S. borysthenica* та *S. lithophila*, які є дуже специфічними. Для решти видів, особливо таких, як *S. pennata* та *S. pulcherrima*, екологічна амплітуда, передусім щодо вологості (*Hd*) та карбонатності ґрунту (*Ca*), реалізується за цілою низкою еконіш, іноді охоплюючи великий діапазон значень факторів. За принципом найбільших включень саме вони зумовлюють головну диференціацію екологічних ніш та часто є лімітуючими навіть за своїм середнім значенням. Загалом виявлена можливість лімітуючого впливу фактора у межах його середніх значень доводить, що насправді організація екологічного простору, в якому існують ті чи інші види рослин, значно складніша, ніж лінійний розподіл за видовою амплітудою толерантності до зміни певного екологічного чинника, і підпорядкована законам системної організації та структурної відповідності, за якими у природі реалізуються лише можливі екологічні стани. Екологічний простір, за існуючої континуальності та мінливості, є організованим за станами різного енергетичного рівня, в тому числі високого, такими як екологічні ніші, що відрізняються за дискретністю, специфічністю та взаємозалежністю показників екологічних факторів. Таким чином, через участь в екологічних нішах реалізується амплітуда толерантності виду щодо кожного фактора, і навпаки, за відсутності повного ряду ніш для того чи іншого фактора вона може бути нереалізованою, проте служити певним потенціалом для формування екологічних адаптацій.

1. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. — Л.: Наука, 1983.
2. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. — М.: Наука, 1976.
3. Гуляров А.М. Популяционная экология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990.
4. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. — К.: Наук. думка, 1994. — 280 с.
5. Дідух Я.П., Ромащенко К.Ю. Теорія еконіші. Вимір широти та перекриття // Укр. ботан. журн. — 2001. — 58, № 5. — С. 529—542.
6. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — М.: Сельхозгиз, 1938. — 620 с.
7. Colwell R.K., Futuyma D.J. On the measurement of niche breadth and overlap // Ecology. — 1971. — 52, N 4. — P. 567—576.
8. Elton C. Animal ecology. — London: Sidgwick and Jackson, 1927.
9. Feinsinger P.E., Spears E.E., Poole R.W. A simple measure of niche breadth // Ecology. — 1981. — 62, N 1. — P. 27—32.
10. Gause G.F. Struggle for existence. — New York: Hafner, 1934.
11. Green R.H. Multivariate niche analysis with temporally varying environmental factors // Ecology. — 1974. — 55, N 6. — P. 73—83.
12. Grinnel J. Field test of theories concerning distribution control // American Naturalist. — 1917. — 51. — P. 115—128.
13. Horn H.S. Measurement of overlap in comparative ecological studies // Ibid. — 1966. — 100. — P. 419—423.
14. Hurlbert S.H. The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. — 1978. — 59, N 1. — P. 67—77.
15. Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. — 1957. — 22. — P. 415—427.

16. *Levins R.* Evolution in changing environments. — New Jersey: Princeton University Press, 1968.
17. *Lloyd M.* Mean crowding // *Jour. Anim. Ecol.* — 1967. — 36. — P. 1—30.
18. *Lotka A.* Elements of mathematical biology. — New York: Dover, 1956.
19. *MacArthur R.H., Pianka E.R.* On optimal use of patchy environment // *Amer. Natur.* — 1966. — 100. — P. 603—609.
20. *MacArthur R.H.* Geographical Ecology. Patterns in the distribution of species. — New York: Harper and Row, 1972.
21. *MacArthur R.H.* The theory of niche // *Population Biology and Evolution.* — New York: Syracuse University Press, 1968. — P. 159—176.
22. *Miller R.S.* Pattern and process in competition // *Advan. Ecol. Res.* — 1967. — 4. — P. 1—74.
23. *Morisita M.* Measuring of interspecific association and similarity between communities // *Memoirs of the Faculty of Science of Kyushu University. Ser. E. Biology.* — 1959. — 3. — P. 65—80.
24. *Petraitis P.S.* Likelihood measures of niche breadth and overlap // *Ecology.* — 1979. — 60. — P. 703—710.
25. *Pianka E.R.* Niche overlap and diffuse competition // *Proc. Nat. Acad. Sci.* — 1974. — 71. — P. 2141—2145.
26. *Renkonen O.* Statistish-ökologiske Untersuchungen über die Terrestrische der finnischen Bruchmoore // *Ann. Zool. Soc. Zool.-Botan. Fennicae Vanamo.* — 1938. — 6. — P. 1—231.
27. *Rogers, T.D.* Chaos in systems in population biology // *Progress in theoretical Biology.* — 1981. — 6. — P. 91—146.
28. *Schoener T.W.* Resource partitioning in ecological communities // *Science.* — 1974. — 185. — P. 27—39.
29. *Slobodchikoff C.N., Schulz W.C.* Measures of niche overlap // *Ecology.* — 1980. — 61. — P. 1051—1055.
30. *Steinmuller K.* A model of niche overlap and interaction in ecological systems // *Biom. J.* — 1980. — 22. — P. 211—228.
31. *Van Belle G., Ahmad I.* Measuring affinity of distribution // *Reliability and Biometry.* — Philadelphia: SIAM Publication, 1974.

Рекомендує до друку
Ю.Р. Шеляг-Сосонко

Надійшла 09.03.2006

К.Ю. Ромащенко

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України, г. Київ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ УКРАИНСКИХ КОВЫЛЕЙ: ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ, СТРУКТУРА, ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

Многопараметральная модель экологической ниши долго оставалась неработающей концепцией. Применение экспонентной меры (D) позволило рассчитать перекрытие ниш, используя несколько параметров (экологических факторов) и не нарушая основных положений концепции. Дифференциация экониш для некоторых видов украинских ковылей (*Stipa* L.) показала, что организация экологического пространства значительно сложнее, чем линейное видовое распределение по градиентам факторов, и подчиняется законам структурного соответствия, в свете которых в природе реализуются только наиболее вероятностные комбинации величин экологических факторов. В работе приводится анализ 42 экониш, сформированных в тенденционные и факторные ряды, дана характеристика их перекрытия, специфичности и распределения значений экологических факторов. Наиболее полными для некоторых видов оказались ряды карбонатности и влажности. Установлено, что лимитирующее значение факторов часто не зависит от их экстре-

мальных величин и может изменяться в рядах ниш, что свидетельствует о сложной системной организации экологического пространства.

Ключевые слова: Stipa, синфитоиндикация, перекрытие ниш, организация экопространства

K. Yu. Romashchenko

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

ECOLOGICAL NICHE OF UKRAINIAN FEATHER-GRASSES: DIFFERENTIATION, STRUCTURE, LIMITING FACTORS

The multiparameter model of ecological niche remained a non-working concept for a long time. Application of exponent measure (D_p) enabled us to calculate the niches overlap due to several parameters (ecological factors) avoiding the violation of the main principles of the concept. Differentiation of ecomiches of some Ukrainian feather-grasses (*Stipa* L.) has proved that their environmental organization is more complicated than linear species dispersion through the factors' gradient and depends on principals of structural relations, according to which only the ecological factors values combinations with highest probability could be realized in nature. The current study presents an analysis of 42 ecomiches grouped in tendencial and factorial series. Furthermore, specificity, overlap and ecological factors' values distribution are characterized. Carbonate richness and humidity series turned out to be the most complete for some species. The limiting capacity of factors was found to be often not dependent on their extreme values and could change within the niche series being the evidence of the complex system organization of the environment.

Key words: Stipa, synphytoindication, niche overlap, environment organization