

<https://doi.org/10.15407/dopovidi2020.03.100>

УДК 574:57.017.3

І.М. Коваленко

Сумський національний аграрний університет

E-mail: kovalenko_977@ukr.net

Екологічна диференціація як фактор співіснування рослин у нижніх ярусах лісових фітоценозів

Представлено академіком НАН України Я.Б. Блюмом

*Проаналізовано екологічні особливості великої групи видів рослин, що формують трав'яно-чагарничковий ярус лісових фітоценозів на Північному Сході України. Встановлено, що в трьох асоціаціях *Mercurialo perennis–Quercetum roboris*, *Quercus–Pinetum (sylvestris)* і *Peucedano–Pinetum (sylvestris)* стійке співіснування константних видів рослин забезпечується за рахунок механізму екологічної диференціації насамперед за такими факторами, як вологість ґрунту, багатство ґрунту, вміст у ґрунті азоту, кислотність ґрунту і режим освітлення. За результатами кластерного і дискримінантного аналізу можна стверджувати, що механізм екологічної диференціації є для лісових екосистем універсальним і доповнений механізмами розбіжностей екологічних ніш та фенотипічною пластичністю забезпечує тривалу й стабільну підтримку видового складу трав'яно-чагарничкового ярусу.*

Ключові слова: лісові фітоценози, екологічна диференціація, співіснування видів рослин.

Проблема формування рослинних угруповань і підтримання їх структури є в сучасній геоботаніці однією з центральних [1]. У лісах фітоценогенез відбувається особливо складно через багатоярусну структуру й наявність у складі флори рослин різних життєвих форм. Важливу роль при цьому відіграють рослини трав'яно-чагарничкового ярусу, оскільки вони не тільки формують самостійний ярус, а й визначають процес відновлення лісоутворювальних деревних порід. З'ясування структури і функціональних зв'язків у цьому ярусі, як одного з факторів стійкості лісових угруповань, є актуальною науковою проблемою [2, 3].

Вважається, що склад фітоценозів багато в чому визначається взаємовідносинами між видами рослин, які в ньому зростають, а самі взаємовідносини зводяться до конкуренції, нейтралізму або взаємного сприяння. При цьому конкуренції, відповідно до принципу конкурентного виключення Гаузе, відводиться вирішальна роль, оскільки важливою особливістю всіх зелених рослин є схожість у споживаних ресурсах — це світло, вуглекислий газ повітря, вода й елементи мінерального живлення. Крім того, через нерухомість рослин у

Ц и т у в а н н я: Коваленко І.М. Екологічна диференціація як фактор співіснування рослин у нижніх ярусах лісових фітоценозів. *Допов. Нац. акад. наук Укр.* 2020. № 3. С. 100–107. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2020.03.100>

них загострена конкуренція за територію. На думку П. Чессон [4], нейтралізм є вкрай рідкісним випадком, тоді як в основі існування видів лежить їх розбіжність за різними екологічними нішами.

Запропоновано багато теоретичних схем і моделей для пояснення взаємовідносин рослин у фітоценозах. Зазвичай вважається, що механізм, який пом'якшує конкуренцію між видами рослин одного фітоценозу — це диференціація за екологічними нішами [5]. Але А.М. Гіляров [6], розглядаючи лотерейні моделі, прийшов до висновку, що “умова тривалого співіснування конкуруючих видів — не відмінність їх ніш, а схожість”. Пропонувалася і “модель каруселі”, згідно з якою одну й ту ж нішу можуть по черзі займати різні види рослин. В основному всі такі моделі будуються на загальних еколого-біологічних судженнях. Актуальним завданням є встановлення фактично працюючих механізмів співіснування видів рослин.

Можна розрізнити два види розбіжностей структурно-функціональних відмінностей у рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісів. Це морфолого-біологічна і екологічна диференціація.

Раніше нами було показано [2], що основні види нижнього ярусу хвойних і листяних лісів індивідуальні за їх життєвими формами, середньою висотою особин, тривалістю життя і терміном зацвітання. Структурно-функціональна диференціація як механізм співіснування була підтверджена і для видів рослин трав'янистих фітоценозів [7].

Екологічну диференціацію зазвичай визначають як відокремлення видів рослин у багатомірному просторі ресурсів і умов їх місця існування. За рахунок процесу екологічної диференціації пом'якшується процес конкуренції, формуються багатовидові фітоценози і підтримується біологічне різноманіття в біосфері.

Завдання цього дослідження — оцінка вираженості екологічної диференціації у рослин нижніх ярусів лісових екосистем на прикладі Північного Сходу України.

Опис лісів Північного Сходу України і суміжних регіонів виконувався багатьма авторами [8–10 та ін.). Флористична класифікація лісів цього регіону розроблена В. Онищенко [11]. Ліси досліджуваного регіону виконують важливі екологічні та водоохоронні функції й охороняються у Національному природному парку “Деснянсько-Старогутський”.

Основну роль у підтримці стабільності рослинних угруповань відіграють структуроутворювальні, або ключові види. У лісах це лісоутворювальні деревні породи і види рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, що мають високу різноманітність і частоту трапляння.

Як об'єкт дослідження взято групи структуроутворювальних видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу трьох поширених на Північному Сході України типів лісових фітоценозів.

Асоціація *Mercurialo perennis—Quercetum roboris* порядку Fagetalia sylvaticae, що являє собою фітоценоз дубового лісу з *Quercus robur* за участю *Acer platanoides* і *Fraxinus excelsior*. У трав'яно-чагарничковому ярусі високу константність мають: 1) *Aegopodium podagraria*, 2) *Anemone ranunculoides*, 3) *Anthriscus sylvestris*, 4) *Asarum europaeum*, 5) *Bidens tripartita*, 6) *Carex digitata*, 7) *Carex pilosa*, 8) *Convallaria majalis*, 9) *Deschampsia caespitosa*, 10) *Dryopteris carthusiana*, 11) *Fallopia dumetorum*, 12) *Glechoma hirsuta*, 13) *Lathyrus vernus*, 14) *Mercurialis perennis*, 15) *Stellaria holostea*, 16) *Viola mirabilis*.

Асоціація *Quercus—Pinetum (sylvestris)* порядку Quercetalia roboris, що представляє дубово-соснові мезофільні ліси на порівняно бідних ґрунтах. У цьому випадку констант-

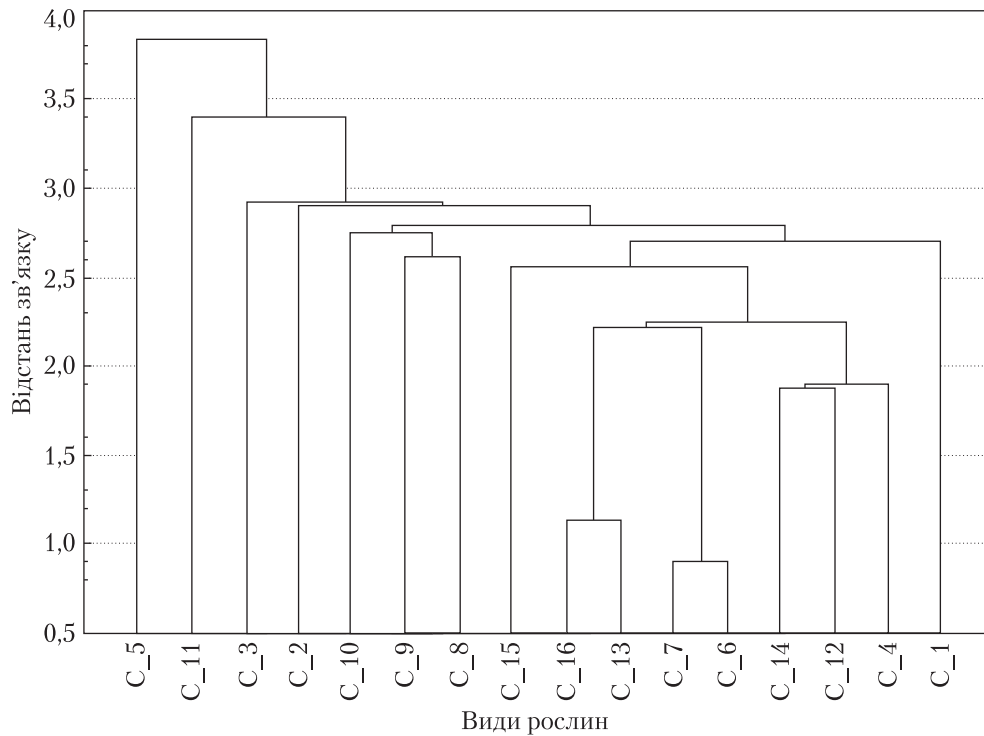


Рис. 1. Диференціація видів фітоценозу *Mercurialo perennis* – *Quercetum roboris* за екологічними оптимумами й розміром екологічної амплітуди. Нумерація видів рослин C_1–C_16 відповідає списку в тексті

ними видами з високою частотою трапляння були: 1) *Asarum europaeum*, 2) *Campanula persicifolia*, 3) *Carex digitata*, 4) *Clinopodium vulgare*, 5) *Convallaria majalis*, 6) *Fragaria vesca*, 7) *Galeopsis bifida*, 8) *Galium mollugo*, 9) *Geranium sylvaticum*, 10) *Geum urbanum*, 11) *Luzula pilosa*, 12) *Moehringia trinervia*, 13) *Rubus saxatilis*, 14) *Solidago virgaurea*, 15) *Stellaria holostea*, 16) *Vaccinium myrtillus*, 17) *Veronica chamaedrys*, 18) *Viola riviniana*.

Асоціація *Peucedano–Pinetum (sylvestris)* порядку *Cladonio-Vaccinietalia* як представник бореальних соснових лісів на бідних ґрунтах, в якій найбільш рясними з високою константністю були такі види рослин: 1) *Achillea submillefolium*, 2) *Agrostis vinealis*, 3) *Calamagrostis epigeios*, 4) *Campanula rotundifolia*, 5) *Festuca ovina*, 6) *Hieracium umbellatum*, 7) *Hypericum perforatum*, 8) *Luzula pilosa*, 9) *Melampyrum pratense*, 10) *Pilosella officinarum*, 11) *Polygonatum odoratum*, 12) *Rumex acetosella*, 13) *Solidago virgaurea*, 14) *Veronica chamaedrys*, 15) *Veronica officinalis*, 16) *Viola canina*.

Матеріали і методи. Для кожного виду рослин трав'яно-чагарничкового ярусу на підставі екологічних шкал [12] встановлювалося оптимальне значення п'яти основних екологічних режимів: вологості ґрунту, сольового режиму (багатство) ґрунту, вміст азоту в ґрунті, кислотності ґрунту і режиму освітлення. Також для кожного виду обчислювалося значення ширини потенційної екологічної амплітуди за формулою [13]

$$PTV = (A_{\max} - A_{\min} + 1) / n,$$

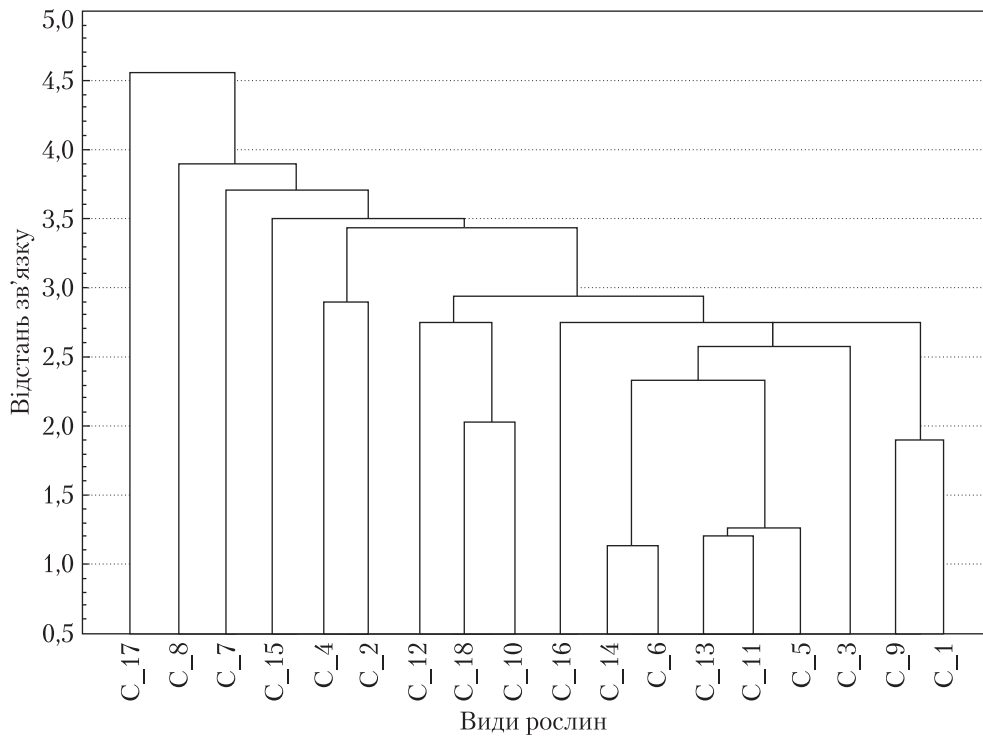


Рис. 2. Диференціація видів фітоценозу *Quercus–Pinetum (sylvestris)* за екологічними оптимумами й розміром екологічної амплітуди. Нумерація видів рослин C_1–C_18 відповідає списку в тексті

де A_{\max} і A_{\min} — максимальне і мінімальне значення екологічної шкали відповідно; n — число ступенів у шкалі.

Всього таким аналізом було охоплено 50 видів рослин нижніх ярусів лісів регіону. Отриманий матеріал був оброблений методами кластерного і дискримінантного аналізу.

Результати досліджень та їх обговорення. На підставі результатів кластерного аналізу для видів трав'яно-чагарничкового ярусу асоціації *Mercurialo perennis – Quercetum roboris* (рис. 1) встановлено, що на рівні евклідової відстані понад 0,5 усі константні види статистично достовірно відрізняються за екологічними оптимумами і шириною екологічних амплітуд.

Найбільш специфічні екологічні особливості *Bidens tripartita* (оптимум на багатих ґрунтах, найширша екологічна амплітуда щодо кислотності ґрунту) і *Fallopia dumetorum* (оптимум на сирих лісо-лучних ґрунтах). Навіть екологічно найбільш подібні види *Carex digitata* і *Carex pilosa* істотно відрізняються за шириною екологічної амплітуди щодо кислотності ґрунту — у другого з цих видів вона більш ніж удвічі вужча. Також інша пара близьких видів *Lathyrus vernus* і *Viola mirabilis* екологічно диференційовані щодо режиму освітленості й кислотності ґрунту. Для *Lathyrus vernus* оптимальні слабокислі ґрунти, а для *Viola mirabilis* — нейтральні. Перший з цих видів більш тіньовитривалий. Таким чином, для видів асоціації *Mercurialo perennis – Quercetum roboris* характерна чітка екологічна диференціація, яка і лежить в основі їх співіснування.

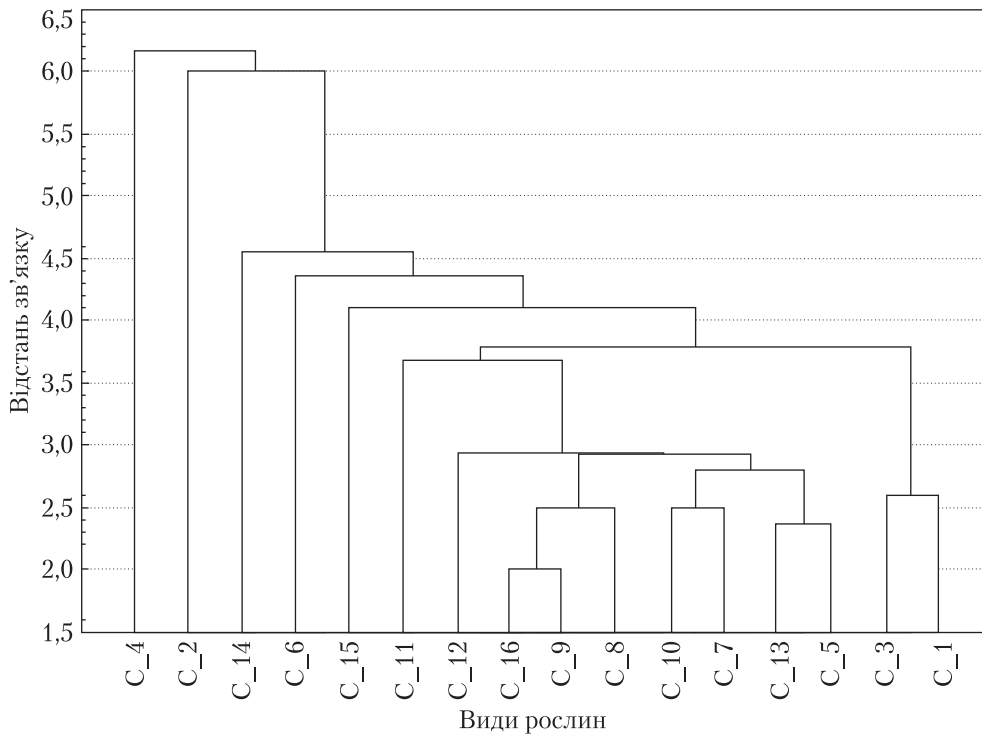


Рис. 3. Диференціація видів фітоценозу Peucedano–Pinetum (sylvestris) за екологічними оптимумами й розміром екологічної амплітуди. Нумерація видів рослин C_1–C_16 відповідає списку в тексті

В асоціації Quercus–Pinetum (sylvestris), як свідчать результати кластерного аналізу (рис. 2), екологічно найбільш специфічні і відрізняються від інших видів трав'яно-чагарничкового ярусу *Galium mollugo* і *Veronica chamaedrys*. Не однакові і їх екологічні характеристики: перший з цих видів має значно ширшу екологічну амплітуду щодо вмісту в ґрунті доступного азоту.

Близькі між собою за результатами кластеризації два види *Fragaria vesca* і *Solidago virgaurea* диференційовані за низкою екологічних властивостей. Перший з них більш вимогливий до багатства ґрунту і вмісту в ньому азоту. Два інших порівняно схожих види *Luzula pilosa* і *Rubus saxatilis* — також не ідентичні за своїми екологічними властивостями. *Rubus saxatilis* має ширші екологічні амплітуди за вологістю ґрунту, за освітленістю і особливо за кислотністю ґрунту. Отже, і в змішаних хвойно-листяних лісах асоціації Quercus–Pinetum (sylvestris) для константних видів рослин нижнього ярусу характерна достовірна різниця за їх екологічними характеристиками. Саме за її рахунок забезпечується співіснування цих видів у таких лісових угрупованнях.

В угрупованні Peucedano–Pinetum (sylvestris) результати кластерного аналізу також виявили статистично достовірну екологічну різницю між константними видами і тими видами трав'яно-чагарничкового ярусу, що мають найбільшу частоту трапляння (рис. 3). У фітоценозах цього типу екологічна диференціація видів рослин трав'яно-чагарничкового ярусу виражена найбільш чітко. Майже половина з константних видів розрізняється за

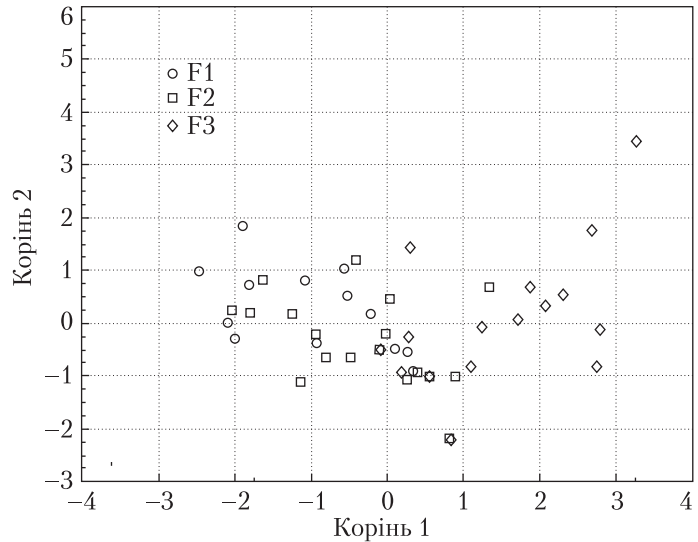
Рис. 4. Результати дискримінантного аналізу характерних видів рослин трьох лісових фітоценозів: F1 – *Mercurialo–Quercetum typicum*; F2 – *Quercu–Pinetum (sylvestris)*; F3 – *Peucedano–Pinetum (sylvestris)*

своєю екологічною приуроченістю на рівні евклідової відстані 4,5 і більше. У цю групу входять види *Campanula rotundifolia*, *Agrostis vinealis*, *Solidago virgaurea*, *Hieracium umbellatum* і *Veronica officinalis*, які екологічно індивідуальні практично за всіма п'ятьма розглянутими екологічними параметрами. Два найбільш екологічно близьких види рослин – *Viola canina*

і *Melampyrum pratense* – мають відмінності за екологічними оптимумами режиму зволоження ґрунту, вмісту в ґрунті азоту і режиму освітленості. Таким чином, і в соснових лісах константні види рослин з високою частотою трапляння мають достовірну екологічну диференціацію.

Висновок про екологічну диференціацію як механізм підтримки співіснування видів у трав'яно-чагарничковому покриві широколистяних, змішаних і хвойних лісів на Північному Сході України підтверджують і результати дискримінантного аналізу (рис. 4). Розкид видів у просторі першого і другого дискримінантного коренів широкий. Усі види рослин займають особливу позицію, накладання точок на графіку відбулося тільки для випадків наявності спільних видів рослин у розглянутих фітоценозах.

В основних, характерних для Північного Сходу України, лісових фітоценозах головним механізмом співіснування різних видів рослин у трав'яно-чагарничковому ярусі є екологічна диференціація. Вона виражається в різниці положень екологічного оптимуму і широти екологічних амплітуд. Навіть близькі за морфологічною структурою види рослин однакових життєвих форм, як встановлено на прикладі 50 видів рослин, не ідентичні за їхніми вимогами до режиму зволоження ґрунту, його багатства, кислотності й умов освітлення. На підставі даних кластерного і дискримінантного аналізу можна стверджувати, що механізм екологічної диференціації є для лісових екосистем універсальним і доповнений механізмами розбіжностей екологічних ніш [14] та фенотипічною пластичністю [15] забезпечує тривалу й стабільну підтримку видового складу трав'яно-чагарничкового ярусу. Отриманий фактичний матеріал повністю підтверджує правило Л.Г. Раменського про екологічну індивідуальність видів рослин.



ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties. Oxford: Oxford Univ. Press, 2016. 231 p.
2. Коваленко І.М. Екологія рослин нижніх ярусів лісових екосистем. Суми: Університетська книга, 2015. 360 с.

3. Thrippleton T. The role of herbaceous vegetation in forest landscape dynamics. Zurich: ETH, 2017. 154 p.
4. Chesson P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theor. Popul. Biol.* 2000. **58**. P. 211–237.
5. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ Гилем, 2012. 488 с.
6. Гиляров А.М. Виды сосуществуют в одной экологической нише. *Природа*. 2002. № 11. С. 71–74.
7. Kraft N.J.B., Godoy O., Levine J.M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2015. **112**, № 3. P. 797–802.
8. Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона: Андрієнко Т.Л. (ред.). Київ: Фітосоціоцентр, 2006. 316 с.
9. Onyshchenko V.A. Forests order Fagetalia sylvaticae in Ukraine. Kyiv: Alterpress, 2009. 212 p.
10. Панченко С.М. Лесная растительность национального природного парка “Деснянско-Старогутский”. Сумы: Университетская книга, 2013. 213 с.
11. Онищенко В. Флористична класифікація рослинності Українського Полісся. *Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона*. Київ: Фітосоціоцентр, 2006. С. 43–122.
12. Didukh Ya. P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their synphytoindication. Kyiv: Phytosociocentre, 2011. 176 p.
13. Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. 368 с.
14. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. Москва: Мир, 1988. 184 с.
15. Turcotte M., Levine J.M. Phenotypic plasticity and species coexistence. *Trends Ecol. Evol.* 2016. **31**, № 10. P. 803–813.

Надійшло до редакції 13.11.2019

REFERENCES

1. Garnier, E., Navas, M.-L. & Grigulis K. (2016). Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties. Oxford: Oxford Univ. Press.
2. Kovalenko, I. M. (2015). Ecology of plants of the lower tiers of forest ecosystems. Sumy: Universitetskaja knyha (in Ukrainian).
3. Thrippleton, T. (2017). The role of herbaceous vegetation in forest landscape dynamics. Zurich: ETH.
4. Chesson, P. (2000). General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theor. Popul. Biol.*, 58, pp. 211-237.
5. Mirkin, B. M. & Naumova, L. G. (2012). The current state of the basic concepts of the science of vegetation. Ufa: AN RB Gilem (in Russian).
6. Gilyarov, A. M. (2002). Species coexist in the same ecological niche. *Priroda*, No. 11, pp. 71-74 (in Russian).
7. Kraft, N. J. B., Godoy, O. & Levine, J. M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 112, No. 3, pp. 797-802.
8. Andrienko, T. L. (Eds.). (2006). Phytodiversity of Ukrainian Polissya and its protection. Kyiv: Fitosotsiotsentr (in Ukrainian).
9. Onyshchenko, V. A. (2013). Forests order Fagetalia sylvaticae in Ukraine. Kyiv: Alterpress.
10. Panchenko, S. M. (2013). Forest vegetation of the Desnyansko-Starogutsky national natural park. Sumy: Universitetskaja knyha (in Russian).
11. Onyshchenko, V. (2006). Floristic classification of the vegetation of the Ukrainian Polissya. In Phytodiversity of Ukrainian Polissya and its protection (pp. 43-122). Kyiv: Fitosotsiotsentr (in Ukrainian).
12. Didukh, Ya. P. (2011). The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their synphytoindication. Kyiv: Phytosociocentre.
13. Zhukova, L. A., Dorogova, Yu. A., Turmukhametova, N. V., Gavrilova, M. N. & Polyanskaya, T. A. (2010). Ecological scales and methods for analyzing the ecological diversity of plants. Yoshkar-Ola: MarGU (in Russian).
14. Giller, P. (1988). Community structure and ecological niche. Moscow: World (in Russian).
15. Turcotte, M. & Levine, J. M. (2016). Phenotypic plasticity and species coexistence. *Trends Ecol. Evol.*, 31, No. 10, pp. 803-813.

Received 13.11.2019

И.Н. Коваленко

Сумский национальный аграрный университет

E-mail: kovalenko_977@ukr.net

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
КАК ФАКТОР СОСУЩЕСТВОВАНИЯ РАСТЕНИЙ
В НИЖНИХ ЯРУСАХ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ**

Проанализированы экологические особенности большой группы видов растений, формирующих травянисто-кустарничковый ярус лесных фитоценозов на северо-востоке Украины. Установлено, что в трех ассоциациях *Mercurialo perennis—Quercetum roboris*, *Quercu—Pinetum (sylvestris)* и *Peucedano—Pinetum (sylvestris)* устойчивое сосуществование константных видов растений обеспечивается за счет механизма экологической дифференциации в первую очередь по таким факторам, как влажность почвы, богатство почвы, содержание в почве азота, кислотность почвы и режим освещения. По результатам кластерного и дискриминантного анализа можно утверждать, что механизм экологической дифференциации является для лесных экосистем универсальным и дополненный механизмами расхождения экологических ниш и фенотипической пластичности обеспечивает длительное и стабильное поддержание состава травянисто-кустарничкового яруса.

Ключевые слова: *лесные фитоценозы, экологическая дифференциация, сосуществование видов растений.*

I.M. Kovalenko

Sumy National Agrarian University

E-mail: kovalenko_977@ukr.net

**ECOLOGICAL DIFFERENTIATION AS A FACTOR
OF PLANT COEXISTENCE IN THE LOWER LAYERS
OF FOREST PHYTOCENOSES**

The ecological features of a large group of plant species forming the herbaceous and subshrub layers of forest phytocenoses in the North-East of Ukraine are analyzed. It is established that, in the three associations of *Mercurialo perennis—Quercetum roboris*, *Quercu—Pinetum (sylvestris)*, and *Peucedano—Pinetum (sylvestris)* Constanta, the sustainable coexistence of plant species is ensured through the mechanism of ecological differentiation, firstly, by such factors as soil moisture, soil fertility, content of nitrogen in the soil, soil acidity, and lighting regime. According to the results of the cluster and discriminant analyses, it can be argued that the mechanism of ecological differentiation is versatile for forest ecosystems and, while supplemented by the mechanisms of divergency of ecological niches and phenotypic flexibility, provides the long-term stable support for the species composition of the herb and subshrub layer.

Keywords: *forest phytocenoses, ecological differentiation, coexistence of plant species.*