

С.П. Жуков

ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ ВИДІВ ТА ФОРМУВАННЯ ФІТОЦЕНОЗІВ НА ТЕХНОГЕННО ПОРУШЕНИХ ЗЕМЛЯХ

сукцесія, фітоценози, техногенні екотопи, еволюція

Вступ

Еволюційні процеси у наш час перебувають під значним техногенним впливом, а порушені землі становлять все більшу частку біосфери. Внаслідок процесів розвитку ценозів у цих умовах формуються сучасні еволюційні тренди. Еволюція є дуже складним багаторівневим процесом і математичне моделювання її потребує відповідних абстракцій і радикального скорочення суттєвих ознак, прикладом такого підходу є Менделєвські закони спадковості, оптимізація шляхом мутацій і добору, нейтральна еволюція, а також процедури нелінійної оптимізації [13, 14]. Внаслідок наочності процесів розвитку рослинного покриву відвали гірських порід є зручним об'єктом для аналізу еволюційних процесів і проведення аналогій. В усіх галузях науки порівняльні аспекти, проведення аналогій відіграють важливу роль у з'ясуванні причинно-наслідкових зв'язків [12].

У техногенних екотопах міжвидові взаємовідносини рослин звичайно менш значущі в абсолютному відношенні, ніж у природних угрупованнях у зв'язку зі слабкою сформованістю цих екосистем, але часто відіграють значну роль у процесах функціонування й розвитку екосистем, адже у більш жорстких абіотичних умовах ці взаємодії сильніше позначаються на особинах, що зазнали антропогенного впливу, ніж у більш сприятливих умовах природних екотопів. Крім того, багато угруповань, що формуються в техногенних екосистемах, складаються з видів, слабо диференційованих за екологічними нішами, що відносно підсилює конкурентні взаємовідносини, незважаючи на незаповненість екологічного простору місцезростання. До цього звичайно призводить занесення адвентивних рослин або видів з екотопів із умовами, що сильно відрізняються від наявних. Наприклад, прибережно-водних видів, таких як *Persicaria maculata* (Rafin.) A. et D. Löve, на відвали вугільних шахт. Фактор міжвидових взаємовідносин визначає напрямок розвитку й структуру рослинних угруповань, що формуються.

Мета досліджень

Метою роботи є встановлення диференціації екологічних ніш видів у зв'язку з формуванням фітоценозів на техногенно порушених землях. Поставлені такі завдання: простежити розвиток міжвидових взаємовідносин на етапах послідовного формування фітоценозів; виявити можливості щодо екологічних ризиків в можливих варіантах подальшої еволюції рослинності на техногенно порушених землях.

Об'єкти і методи досліджень

Об'єкти досліджень – рослинні угруповання в екотопах численних породних відвалів вугільних шахт, кар'єрно-відвальних комплексів та промислових майданчиків в межах Донецької і Луганської областей, обстежені у 1996–2010 рр. Застосовували загальноприйняті методи ботанічних досліджень: рекогносцирувальні, маршрутні, пробних площ, статистичні [1–3]. Дослідження міжвидових взаємовідносин рослин у цих екотопах проводили за розробленим для досліджень рослинності відвалів вугільних шахт методом розділу кореляцій, який оснований на порівнянні міжвидових кореляцій з частковими кореляціями тих же видів [5]. Оскільки часткові кореляції показують взаємовідносини пар видів при усунутому впливі інших видів, то різниця міжвидових кореляцій щодо часткових кореляцій цих видів пропорційна ступеню стійкості виду до впливу інших видів угруповання. Обчислення проводили за розробленою на основі цих положень формулою:

$$K_{\text{sen}(i)} = \sum_{i=1}^n |r_{ij} - r_{ij \cdot n}| / \sum_{i=1}^n (|r_{ij}| + |r_{ij \cdot n}|)$$

де $K_{\text{sen}(i)}$ – коефіцієнт сензитивності, чутливості i -го виду до впливу інших видів,
 r_{ij} і $r_{j'n}$ – коефіцієнти кореляції і часткової кореляції між i -тим та j -тим видами,
 n – кількість видів, між якими вивчають взаємовідносини.

Ранжування видів за конкурентноздатністю здійснювали від менших значень коефіцієнту сензитивності до більших.

Результати досліджень та їх обговорення

При вирішенні проблем, пов'язаних зі взаємовідносинами суспільства і природи, вкрай важливим є використання історичного, еволюційного підходу до розглядання проблем їх взаємодії. Нами запропоновано метод фрактальних аналогій, як механізм мислення, що дозволяє знайти відповідні аналогії розвитку екологічних та біологічних систем і шляхи подальшої їхньої еволюції [7]. Таким шляхом можна знайти системні аналогії як давнім еволюційним подіям, так і сучасним кризовим станам [6, 7]. Збільшення площі порушених територій і відповідно, потоку енергії, контрольованого угрупованнями, що формуються в цих умовах, згідно математичної основи методу фрактальних аналогій призводить до виходу фазових траєкторій таких систем на дивний або хаотичний аттрактор (притягуюча множина, це поняття широко використовується для аналізу адаптивних ландшафтів, у нелінійній термодинаміці, тощо [7, 9, 10]) з можливістю формування фрактальної структури [5, 7, 9], тобто нових видів і угруповань, що й спостерігається в наш час [8, 11]. У регіональних сукцесійних системах можуть бути відсутні ланки переходу від таких угруповань до природних. Тут можна провести аналогію зі спалахом покритонасінних, серед яких виникли трав'янисті форми на відміну від голонасінних і, за моделлю В.В. Жерихина блокували сукцесійні ряди останніх під час середньокрейдяної біоценотичної кризи [4, 8]. За цією моделлю покритонасінні виникають спочатку як ценофоби, що не входять в існуючі тоді сукцесійні ряди. Основою середньокрейдяної експансії їх стало те, що вони змогли закріпитися як нормальна піонерна рослинність, чому сприяла їхня схильність до неотенії, тобто утворення трав'янистих форм, що стали ефективними експлерентами. Витиснувши колишніх піонерів, вони блокували всі наступні стадії сукцесії мезозою (точніше, мезофіта).

Так само й у випадку техногенних екосистем ми маємо піонерну рослинність, що сформувалася із ценофобних по відношенню до природних угруповань видів, високоексплерентних, здатних до неотенії (і серед трав'янистих, і, деякою мірою, серед деревних рослин). Також в умовах техногенних екосистем ефективним виявляється вітрозапилення, до якого ці види піонерної рослинності значною мірою пристосовані. Ще одним яскравим симптомом кризи є «спливання реліктів» – екологічний вакуум ненадовго заповнюють вже відтиснуті конкуренцією в угрупованнях на той час давні форми [4, 8]. У нашому випадку також є розширення просторових або екологічних ареалів різних видів, у тому числі й ендеміків, наприклад серед ліщиць із гвоздичних. Також спостерігається занос на відвали шахт багатьох видів (*Polygonum persicaria* L., різні види тополі та верби, тощо) із зволжених прибережних місцезростань. Вони освоюють посушливі екотопи вершин та схилів відвалів шахт за рахунок зниженої конкуренції в них, при цьому спостерігаються неотеничні явища із плодоносінням деяких видів при розмірах особин менших ніж 10 см, наприклад, *Polygonum persicaria*.

У попередніх наших реконструкціях сукцесійних процесів [6] ми розглядали сукцесійну систему регіону як складову із двох підсистем, природної і антропогенної, вважаючи, що в міру розвитку угруповань антропогенної підсистеми вони зникаються із природною підсистемою, входять у сформовані сукцесійні ряди. Однак, тепер можна припустити й можливість самостійного розвитку антропогенної підсистеми з витісненням і локалізацією природних сукцесій.

Фактор міжвидових взаємовідносин визначає напрямок розвитку й структуру рослинних угруповань, що формуються. В еволюційному часі конкуренція веде до розходження екологічних ніш видів, а в сукцесійному аспекті міжвидові взаємовідносини ведуть до формування угруповань з видів, все більш диференційованих за екологічними нішами. Нами вивчалася структура міжвидових взаємовідносин в угрупованнях різноманітних антропогенних екосистем, насамперед з первинними сукцесіями, їхній вплив на процеси формування угруповань і можливі еволюційні наслідки цих процесів. Також нами проводилися експерименти щодо з'ясування можливості регулювання розвитку фітоценозів із застосуванням різних методів впливу, зокрема, механічних, хімічних, коригування видового складу.

Особливості протікання еволюції в наш час у більшості випадків визначаються впливом Людства, що закриває одні еволюційні шляхи і відкриває інші різним групам організмів і їх угрупованням. Фітоценогенез (філоценогенез) в умовах техногенних екосистем промислових регіонів визначається можливостями занесення й виживання різних видів рослин у цих умовах і складною специфікою взаємовідносин між ними, що й визначає особливості ценотичної структури рослинного покриву цих екосистем.

Дотепер людський вплив на розвиток рослинності здійснюється стихійно, некеровано. З одного боку, йде постійне скорочення природних територій, з іншого боку – збільшення антропогенно трансформованих, часто освоєваних заносними видами. Цьому сприяють великий розмір антропогенних порушень, що обмежує контакт із локальними природними екосистемами, що залишилися; часто нетипові екологічні умови – хімічний і механічний склади ґрунтів; їх невивітреність; круті кути схилів, що не досягли природного виположення; черепичне залягання плоских уламків гірських порід і інші фактори. При цьому природні сукцесійні процеси, спрямовані у бік видів із високою конкурентною здатністю в зональних умовах і відповідними життєвими стратегіями, замінюються трансформованою антропогенною дією, що призводить до переваги експлерентних життєвих стратегій у видів із несформованих, недиференційованих за екологічними нішами угруповань. Час повернення до сукцесійної системи регіону виходить при цьому набагато швидше утворення нових таких територій і руйнування природних угруповань.

Якщо розглянути сукцесії деревно-чагарникової рослинності в центрі Донбасу, то в багатьох лісонасадженнях, на ділянках із природним заростанням деревними рослинами, на відвалах вугільних шахт спостерігається формування сукцесійного ряду *Acer negundo* L. – *Fraxinus pennsylvanica* Marsh.). При цьому місцеві лісові види, наприклад, дуб звичайний (*Quercus robur* L.), не беруть участь у цих процесах і навіть у моновидових насадженнях на зональних ґрунтах не дають самосіву. Одиначний самосів дуба утворюється знов-таки переважно тільки на відвалах, але він відіграє значно меншу роль, ніж самосів вищевказаних видів, і поки що навіть не доходить до генеративного стану.

У трав'янистих адвентивних рослин також спостерігається формування подібного сукцесійного ряду. Наприклад, в останнє десятиліття сформувалося угруповання, що замінює монодомінантні зарості амброзії (*Ambrosia artemisiifolia* L.), які раніше довго існували у верхніх частинах відвалів вугільних шахт. Домінуючу роль у цьому грає фалакролома (стенактис) однорічний (*Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort.), уперше відмічений на відвалі ш. № 3 в 1997 р. Передумовою цього є особливості життєвого циклу стенактису, тому що цей вид, маючи озимі форми, до початку проростання насіння амброзії навесні має вже сформовані рослини. Після деякого періоду первинної адаптації, мабуть, почнеться й масове проникнення цього виду в інші угруповання навколо відвалів, як це відбулося північніше, наприклад, в Чернігівській або Харківській областях. Формування таких сукцесійних рядів підтверджує можливість «сукцесійного блокування» за В.В. Жерихиним [4]. Серед піонерних угруповань першої – початку другої стадії сукцесії з експлерентних видів є і досить сталі угруповання, які існують на одному місці протягом десяти і більше років. Види природного оточення в цих угрупованнях зустрічаються рідко і мають низьку життєвість. Якоюсь мірою це зумовлено і етапом розвитку едафотопу. Але при високому проективному покритті цих піонерних угруповань, наприклад, стан рослин *Silene supina* M. Vieb. на відвалі шахти Леніна (м. Макіївка) значно поступається рослинам у ектопах з розрідженими піонерними угрупованнями того ж складу, що свідчить про фітоценотичний вплив на цей вид. Тобто аналогічно тому, як на кам'янистих відслоненнях Калинової балки, що розташована поблизу, цей вид поступово стає ценофобом у більш сукцесійно розвинутих угрупованнях, так і в піонерних угрупованнях відвалу його теж можна віднести до ценофобного елемента. При формуванні сукцесійного ряду з синантропних видів так само в його угрупованнях будуть почуватися і інші види природної сукцесійної системи.

Отже, з огляду на існуючі процеси в техногенних екосистемах, можна припустити, що у геологічно дуже короткі строки (порядку тисяч років проти десятків або навіть мільйонів років мезозойської кризи) на планеті може виникнути або вже виникає антропогенна біогеоценотична криза.

Сукцесійні зміни відзначено також у трав'янистому ярусі лісонасаджень регіону. Незважаючи на тривалий період існування (більше 70 років) деяких насаджень, тільки в деяких з них у центральній частині Донбасу відзначаються типові лісові трав'янисті рослини. Звичайно домінують бур'янисті види родів *Galium* L. й *Geum* L. В останні роки відбулося посилення ролі в цих угрупованнях *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara et Grande. В поточному році відзначено різкий спалах чисельності цього виду, на окремих ділянках із щільністю до 400 екз. на 1 м². При цьому простежуються іноді різкі межі зайнятих цим видом угруповань. Можливо, посилення впливу у фітоценозах лісонасаджень цього виду пов'язане зі сприятливими умовами попереднього року, або з появою більше конкурентоспроможної внутрішньовидової форми, що можна прояснити наступними спостереженнями.

Вивчена динаміка міжвидових взаємовідносин на ділянках, розташованих на північному схилі відвалу шахти «Ганзовка», які можна співвіднести з різними стадіями сукцесійного розвитку рослинного покриву (табл.). У цьому випадку ділянки розташовані в нижній частині схилу й на схилі з відносно сприятливими гідротермічними умовами, тому можна чекати саме відмінностей сукцесійного плану між ними. Проте спостерігається слабке перекривання за співпадаючими видами між угрупованнями різних стадій, що втім може пояснюватися й методичними причинами (недостатня кількість пробних площ уздовж хроноклину або недолік облікових ділянок для одержання достовірного показника).

Таблиця. Динаміка міжвидових взаємовідносин на різних стадіях сукцесійного розвитку рослинності на північному схилі відвалу шахти Ганзовка (м. Макіївка)

Вид	Конкурентоздатність за стадіями сукцесії					
	I / II стадії		II стадія		III стадія	
	сензитивність	ранг	сензитивність	ранг	сензитивність	ранг
<i>Daucus carota</i> L.	0,20	1				
<i>Senecio jacobaea</i> L.	0,26	2				
<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC.	0,26	3				
<i>Oberna behen</i> (L.) Ikonn.	0,26	4				
<i>Hieracium virosum</i> Pall.	0,28	5	0,27	2		
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	0,32	6				
<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	0,35	7				
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	0,40	8				
<i>Artemisia absinthium</i> L.	0,40	9			0,29	2
<i>Linaria vulgaris</i> L.	0,43	10	0,37	5		
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C.A. Mey.	0,48	11				
<i>Picris hieracioides</i> L.	0,52	12				
<i>Hieracium robustum</i> Fr.			0,15	1		
<i>Poa compressa</i> L.			0,30	3		
<i>Achillea collina</i> J. Becker ex Rchb.			0,36	4	0,39	6
<i>Ceratodon purpureum</i> Hedw.			0,37	6	0,33	3
<i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski					0,28	1
<i>Erysimum canescens</i> Roth					0,34	4
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.					0,37	5
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.					0,44	7
<i>Linaria genistifolia</i> (L.) Mill.					0,46	8

Перша ділянка відповідає скоріше межі I / II стадій сукцесії угруповань відвалів і тому багата видами. Найбільш конкурентоспроможним видом тут виявився вид *Daucus carota* L. На наступній ділянці кінця II стадії сукцесії досить масово для достовірних розрахунків конкурентоспроможності зустрічаються менше видів і тільки два види з I / II стадії сукцесії. Внаслідок посилення конкурентного впливу найбільш конкурентоздатних трьох видів формується більш замкнуте угруповання. Види, що переходять із I / II стадії, при цьому збільшують свою конкурентоспроможність, імовірно, внаслідок поліпшення умов для них. Це відповідає посиленню конкуренції в ході сукцесії й формуванню нечуйвітер-тонконового угруповання – *Hieracietum* (*virosae*) *roosum* (*compressae*). На третій ділянці з відносно кращими умовами вже більше просуване полідомінантне угруповання й кількість видів знову збільшується, але немає такого явного превалування перших за конкурентоспроможністю видів. Різниця в їхній чутливості до інших видів становить близько 50 % (0,28 – 0,46) проти 100 – 150 % на попередніх двох ділянках (0,2 – 0,52; 0,15 – 0,37). Ці дані, які отримано на прикладі одного відвалу, підтверджують тенденції зміни конкурентоздатності видів за результатами вивчення ценохронокліну рослинності відвалів вугільних шахт взагалі [5].

Враховуючи усе вищевказане, доцільно допустити аналогію між змінами стану видів в угрупованнях серійних угруповань і змінами статусу видів під час формування угруповань на переході від існуючої сукцесійної системи до наступної. В обох випадках іде перехід від ценофобного спочатку статусу видів до диференціації їх екологічних ніш (або добору видів з відповідними один до одного нішами). А при подальших змінах можливим стає повернення видами ценофобних ознак.

Висновки

В ході сукцесії рослинності відвалів шахт Донбасу формування ценозів супроводжується зміною структури міжвидових взаємовідносин з пірамідальною (з незначною кількістю конкурентоздатних видів і великим розривом у конкурентоздатності за вертикаллю) на виположену – з більш рівномірним розподілом за конкурентоздатністю. Це свідчить, що в угрупованнях іде добір видів за диференційованістю їхніх екологічних ніш. Цілком можливі і процеси активної диференціації екологічних ніш у адвентивних видів під час первинної адаптації на антропогенно порушених територіях. Взагалі слід припустити, що еволюційний розвиток рослинного світу йде етапами через зміни структури угруповань і видів, при цьому спочатку види в сприятливих умовах виявляють експлерентну життєву стратегію з ценофобними рисами, далі поступово йде диференціація екологічних ніш і формуються угруповання і сукцесійні ряди з цих видів, а наприкінці розвитку, при черговій зміні сукцесійної системи види знову можуть стати ценофобами. І нині може відбутися саме така зміна сукцесійної системи.

З метою збереження еволюційних трендів і можливості стійкого розвитку біосфери й Людства необхідна зміна регіональних сукцесійних структур із плям природних угруповань у матриці техногенних територій на зворотну і перехід частини регулюючих функцій екосистем на суспільство замість зруйнованих природних механізмів самопідтримки біосфери.

1. *Александрова В.Д.* Изучение смен растительного покрова / В.Д. Александрова // Полевая геоботаника – М.; Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 300–447.
2. *Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения* / Под ред. Б.А. Юрцева. – СПб.: Изд-во РАН, 1995. – 185 с.
3. *Василевич В.И.* Статистические методы в геоботанике / В.И. Василевич. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
4. *Жерихин В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. / В.В. Жерихин. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. – 542 с.
5. *Жуков С.П.* Використання методу розділу кореляцій для вивчення взаємовідносин рослин / С.П. Жуков // Укр. ботан. журн. – 2001. – № 6. – С. 662 – 666.
6. *Жуков С.П.* Экологический кризис: эволюционные аналогии / С.П. Жуков // Экологический кризис – проблема социальная. Пути ее решения: матер. 1-й междунар. конф. – Макеевка: ДРО МАНЕБ, 2001. – С. 75 – 79.
7. *Жуков С.П.* О методе фрактальных аналогий и возможности его применения при анализе эволюции сложных биосистем / С.П. Жуков // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку: матер. міжнар. наук. конф. – Донецьк, 2007. – С. 164 – 165.

8. Жуков С.П. Фитоценогенез в условиях промышленных регионов / С.П. Жуков // Современные взгляды на эволюцию органического мира: матер. науч. конф. (г. Киев, 18 – 20 нояб. 2009 г.). – Киев, 2009. – С. 25.
9. Фокс Р. Энергия и эволюция жизни на Земле / Р. Фокс. – М.: Мир, 1992. – 216 с.
10. Max Shpak Simon-Ando decomposability and fitness landscapes / M. Shpak, Peter Stadler, Gunter P. Wagner, Lee Altenberg // Theory in Biosciences. – 2004. – Vol. 123, № 2. – 139–180.
11. Mosquin Th. Evolutionary aspects of endemism / Th. Mosquin // Nat. Canad. – 1971. – Vol. 98, № 2. – P. 121–130.
12. Richter S. Evolutionary developmental biology: new challenges to the homology concept? – The 46th phylogenetic symposium held in Jena / S. Richter, L. Olsson // Theory in Biosciences. – 2005. – Vol. 124, № 3–4. – P. 89–90.
13. Schuster P. Mathematical modeling of evolution. Solved and open problems / Peter Schuster // Theory in Biosciences. – 2010. – Vol. 129, № 2. – P. 1–19.
14. Verdult V. Bilinear state space systems for nonlinear dynamical modeling / Vincent Verdult, Michel Verhaegen // Theory in Biosciences. – 2000. – Vol. 119, № 1. – P. 1–9.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Надійшла 25.05.2011

УДК 581.524:581.55

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ВИДОВ И ФОРМИРОВАНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ ЗЕМЛЯХ

С.П. Жуков

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Рассмотрены межвидовые взаимоотношения в сообществах отвалов шахт и конкуренция видов на отвале ш. «Ганзовка». В ходе сукцессии формирование ценозов сопровождается сменой пирамидальной структуры межвидовых взаимоотношений на более выровненное распределение по конкурентоспособности за счет подбора видов по критерию дифференциации их экологических ниш, а для части видов и самой дифференциации ниш. Целесообразно предположить, что в ходе эволюции видов формирующейся новой сукцессионной системы идет изменение их положения в сообществе от исходно ценофобного, далее через стадию дифференциации экологических ниш и формирования сообществ, и вновь к ценофобному при смене сукцессионных систем. И подобную же трансформацию претерпевают виды и в серийных сообществах.

UDC 581.524:581.55

DIFFERENTIATION OF ECOLOGICAL NICHES OF SPECIES AND PHYTOCENOSIS FORMATION ON TECHNOGENICALLY DISTURBED AREA

S.P. Zhukov

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

Interspecific relations in communities of mine dumps and species competition on a dump of Hanzovka mine have been considered. During the succession period phytocenosis formation is accompanied by a change of pyramidal structure of interspecific relations to the more smoothed distribution by competitiveness due to species selection based on the criterion of their ecological niches and partly by differentiation itself. There are reasons to assume that during the evolution of species of newly formed succession system their status in the community is being changed from initially cenophobic, then through a stage of differentiation of ecological niches and formation of communities, and back to cenophobic while succession systems are changing. The species in serial communities undergo the same transformation.