



УДК 574

РЕПРОДУКТИВНА НІША ПОПУЛЯЦІЇ

В. Г. Кияк

*Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru*

Репродуктивні особини і молоде потомство становлять частину популяції, яка розвивається за особливих умов і якій притаманні специфічні позиції та функції у популяції, угрупованні й екосистемі. Тому в межах екологічної ніші популяції як її складову виокремлено репродуктивну нішу. Під репродуктивною нішею популяції розуміємо умови існування, за яких реалізується відтворення, позицію репродуктивних особин і молодого потомства у популяції та біоценозі, їхню середовищотвірну і функціональну роль в екосистемі. Репродуктивна ніша популяції диференціюється на дві складові – нішу потомства і нішу репродуктивних особин. У будь-якій популяції рослин і тварин параметри цих ніш істотно відрізняються, що важливо враховувати під час вивчення екології популяцій, впровадження заходів зі збереження і відновлення їхньої життєздатності та для практики реінтродукції і репатріації. Ніша потомства і ніша репродуктивних особин взаємопов'язані двобічним позитивним зв'язком – виникнення умов для реалізації або для розширення одної ніші стимулює появу або розширення іншої ніші, а звуження (зникнення) одної веде до звуження (зникнення) іншої.

Ключові слова: екологічна ніша, репродуктивна ніша, популяція.

Наукові праці, які стосуються питання екологічної ніші популяції, до цього часу мають більше теоретичний, ніж прикладний характер. Водночас теоретичні аспекти і поняття екологічної ніші потребують подальшого удосконалення, опрацювання з позицій популяційної екології, зважаючи на екологічну поліморфність і генетичну гетерогенність біологічного виду [2, 9]. Ці проблеми зумовлені, передусім, багатоманітністю складових гіперпростору, в якому перебуває популяція і які змінюються у процесі її існування. Поняття екологічної ніші, оцінка її розмірності, перекриття і динаміки дає можливість підійти до розв'язання цілої низки складних і важливих проблем організації, функціонування та розвитку екосистем [3].

Фактичний матеріал щодо параметрів екологічної ніші, передусім реалізованої екологічної ніші, представлений великим обсягом даних, які охоплюють, однак, здебільшого або окремі параметри, або усереднені до всього ареалу конкретних популяцій. Це характерне для наукових робіт, об'єктами яких є як малі, так і великі за

обсягом популяції. Ще мало досліджень, які розкривають внутрішньопопуляційну структурованість, просторово-часову динаміку складових популяції за мінливих умов середовища, внесок цих складових у функціонування, життєздатність, самовідтворення і самовідновлення популяцій. Водночас, кожна популяція – від малої локальної до великої континуальної, а особливо метапопуляція, є складною системою із низкою елементів – часткових популяцій, субпопуляцій, ценопопуляцій, популяційних локусів, колоній, стад, зграй, сімей тощо, яким притаманні відмінності у їхній позиції щодо екологічної ніші та ролі щодо забезпечення структурної і функціональної цілісності популяції.

Особливо важлива позиція і роль тих складових, які пов'язані з репродукцією та забезпечують самовідтворення популяції. Під час життєвого циклу особин і популяцій найістотніші зміни екологічної ніші відбуваються саме у їх репродуктивній фазі. Розмноження відбувається переважно в зоні оптимуму загального діапазону екологічної толерантності, але, водночас, розвиток потомства є найвразливішим періодом життєвого циклу. На численних прикладах рослин і тварин різноманітних життєвих форм продемонстровано, що на різних етапах онтогенезу потреби і середовищевірна роль організмів відрізняються дуже істотно [1, 7, 12].

В екології рослин застосовується поняття “регенераційна ніша” [13], під яким розуміють умови, сприятливі для розвитку насіннєвого підросту і його приживання у фітоценозі, а саме, умови, які виникають у прогалинах між взаємоконкуруючими рослинами внаслідок відмирання старих індивідів, у місцях порушень ґрунтового та дернового покриву тощо. Це поняття запроваджене з огляду на те, що підростові стадії особин особливо важливі для розвитку популяції [11], а межі толерантності на початкових етапах онтогенезу значно вужчі, ніж для дорослих індивідів [7, 8]. Однак очевидним є й те, що для забезпечення відтворення необхідна також наявність репродуктивних особин, а з'ясування їхньої екологічної ніші – не менш важливе.

З того огляду, що репродуктивні особини і молоде потомство становлять частину популяції, яка розвивається за особливих умов і якій притаманні особливі позиції та функції у популяції, угрупованні й екосистемі, очевидно, має сенс виокремлення їхньої ніші у межах екологічної ніші популяції як окремої складової – репродуктивної ніші. Ця стаття власне спрямована на розкриття аспектів репродуктивної ніші популяції.

Під репродуктивною нішею популяції розуміємо умови існування, за яких реалізується відтворення, позицію репродуктивних особин і молодого потомства у популяції та біоценозі, їхню середовищевірну і функціональну роль в екосистемі.

Зміни екологічної ніші під час життєвого циклу особин і популяцій у рослин і тварин бувають дуже істотними. Просторово та в часі ніші потомства і репродуктивних особин часто не збігаються. Окрім того, умови, сприятливі для розвитку потомства, або умови, сприятливі для репродуктивних особин, істотно відрізняються від умов існування дорослих пре- і пострепродуктивних особин. Необхідно також відзначити, що у численних популяціях більшість особин відмирає, не досягнувши репродуктивного вікового стану. Часто репродуктивний стан в онтогенезі пропускається, що притаманне рослинам. У численній групі різних видів тварин участь у відтворенні беруть не всі особини, які досягли репродуктивного віку. Окрім того, у багатьох життєвих форм репродукція забезпечується нестатевим розмноженням.

Репродуктивна ніша при статевому розмноженні становить велику частку реалізованої ніші популяції:

- у видів, які розмножуються переважно або лише статевим способом;
- за слабкої внутрішньо- і міжвидової конкуренції;
- за виникнення сприятливих для колонізації умов;
- за збільшення ресурсів живлення;
- за аут- і синекологічного оптимуму;
- за сприятливих фаз природних циклів і ациклічних змін;
- за сприятливих еколого-ценотичних змін під час сукцесій.

Загалом, чим більший обсяг популяції охоплений оптимальними умовами, тим ширшою є репродуктивна ніша, а її частка у реалізованій ніші популяції – більша. Мала частка репродуктивної ніші притаманна, якщо в оселищі популяції домінують песимальні та критичні умови [5]. Найчастіше така ситуація спостерігається у загалом несприятливих умовах середовища існування, зокрема, на висотних межах поширення, на краю ареалу, за напруженої конкуренції, за песимуму щодо режимів температури, вологості й інших екологічних чинників.

У популяціях рослин встановлено низку закономірностей у перерозподілі інтенсивності генеративного і вегетативного розмноження залежно від умов їхнього росту й розвитку. Під час онтогенезу особин генерування стимулюють такі чинники:

- переpons для вегетативної рухливості у вегетативно активних видів. Це притаманне, зокрема, для видів довгокореневищної, повзучої та сланкої біоморфи (*Senecio carpaticus*, *Ptarmica tenuifolia*, *Rhododendron kotschy*);
- порушення едафотопу (ущільнення, осипання, зсування, викопування та інші порушення ґрунту) у сусідстві особин видів коротко-, довгокореневищних і щільнодернинних (*Ranunculus tatrayae*, *Ptarmica tenuifolia*, *Salix herbacea*, *Saussurea alpina*, *Oreochloa disticha*);
- збільшення доступних ресурсів живлення, освітлення, зниження конкуренції з боку видів-сусідів та інші чинники, вектор яких спрямований до фітоценотичного оптимуму виду. Характерне для більшості видів, особливо для вегетативно малоактивних.

Вегетативну рухливість стимулюють:

- затінення. Притаманне вегетативно активним геліофітам;
- порушення едафотопу (оголення, осипання, викопування та інші порушення ґрунту) в сусідстві особин вегетативно активних видів піонерної стратегії (*Ptarmica tenuifolia*, *Salix herbacea*, *Saussurea alpina*);
- збільшення вологості ґрунту і підстилки, зменшення кам'янистості ґрунту тощо. Характерне для вегетативно активних видів різних життєвих форм.

Більшості видів притаманна висока варіабельність і пластичність онтогенезу особин за багатьма ознаками. Для виявлення діапазону характерних варіантів онтогенезу доцільними є порівняльні дослідження індивідуального розвитку особин як у різних популяціях у контрастних еколого-ценотичних умовах, так і у різних внутрішньопопуляційних складових в умовах різної віддаленості від оптимуму.

В оптимальних умовах для особин популяцій вегетативно активних трав'яних багаторічних полікарпиків характерний швидкий розвиток і, зокрема, пришвидшене

проходження прегенеративних фаз (рис. 1). У песимальних умовах розвиток особин сповільнюється, а прегенеративні фази особливо тривалі. Найбільше сповільнюється іматурна фаза. Тривалість онтогенезу і частка у ньому генеративної фази закономірно змінюються залежно від умов середовища за такою схемою:

- в оптимальних умовах – загальний онтогенез особин немаксимальної тривалості, послідовний; генеративна фаза настає швидко і становить максимальну частку онтогенезу;
- у проміжних умовах – загальний онтогенез максимальної тривалості, з аберраціями; у генеративній фазі притаманні пропуски цвітіння;
- у песимальних умовах – загальний онтогенез тривалий; генеративна фаза настає пізно і становить мінімальну частку онтогенезу;
- у критичних умовах – загальний онтогенез нетривалий, без генеративної фази.

Оптимум, особини високої життєвості

p,j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss,s
-----	----	---	----------------	----------------	----------------	------

Проміжні умови, особини середньої життєвості

p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss,s
---	---	----	---	----------------	----------------	----------------	------

Песимум, особини низької життєвості

p	j	im	v	g ₁	ss	s
---	---	----	---	----------------	----	---

Критичні умови, особини не набувають генеративного стану

p	j	im	v	ss	s
---	---	----	---	----	---

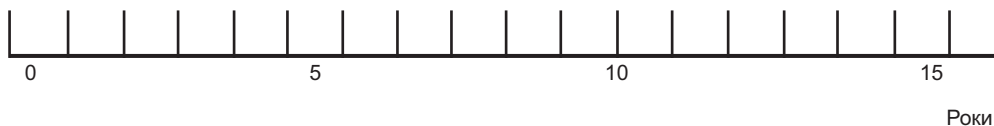


Рис. 1. Модальна схема онтогенезу вегетативно рухливого (трав'яного) багаторічного полікарпіка за різних умов розвитку

Fig. 1. Modal scheme of ontogeny of vegetatively mobile (herbaceous) perennial polycarpic plant in different developmental conditions

Для вегетативно неактивних багаторічних полікарпиків, зокрема для дерев і чагарників, характерний дещо інший характер онтогенезу (рис. 2). В оптимальних умовах для особин також характерний швидкий розвиток і пришвидшене проходження прегенеративних фаз. Однак у проміжних, песимальних і критичних умовах розвиток особин у прегенеративних фазах затримується набагато менше, ніж у вегетативно активних видів. У міру погіршення умов росту сильно скорочується тривалість генеративної фази. Максимальна тривалість життя особин спостерігається в оптимальних умовах, а чим гірші умови росту, тим тривалість життя менша.

Ключова різниця розглянутих схем онтогенезу полягає в тому, що у вегетативно рухливих видів за несприятливих умов тривалість підростових фаз збільшується дуже істотно, що забезпечує їм тривалішу потенційну можливість у разі покращання

умов переходу до дорослої фази і реалізації вегетативного розмноження. Багатьом видам вегетативна активність притаманна також у підростових фазах.

Ефект затримки онтогенезу полягає у тривалому сповільненні розвитку особи на одній із стадій (або сповільнення онтогенезу загалом) у зв'язку з песимізацією умов середовища або розвитку особи в песимальних умовах. Найвагомими є чинники, несприятливі для насіннєвого розмноження або вегетативного розростання. Різкі пришвидшення онтогенезу найчастіше виникають як реакції на оптимізацію умов для розмноження – появу площ, сприятливих для колонізації.

Оптимум, особи високої життєвості

p,j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss,s
-----	----	---	----------------	----------------	----------------	------

Проміжні умови, особи середньої життєвості

p,j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss,s
-----	----	---	----------------	----------------	----------------	------

Песимум, особи низької життєвості

p,j	im	v	g ₁	ss	s
-----	----	---	----------------	----	---

Критичні умови, особи не набувають генеративного стану

p,j	im	v	ss	s
-----	----	---	----	---

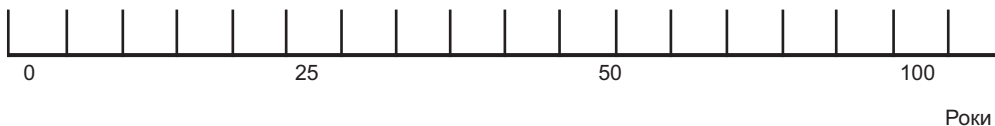


Рис. 2. Модальна схема онтогенезу вегетативно нерухливого (деревного) багаторічного полікарпіка за різних умов розвитку

Fig. 2. Modal scheme of ontogeny of vegetatively immobile (arboreous) perennial polycarpic plant in different developmental conditions

Найвищі адаптаційні потенції до змін умов середовища виявлено у вегетативно рухливих видів завдяки високій пластичності поведінки протягом онтогенезу. Особливо важливу роль у життєздатності популяцій цих видів відіграє ефект взаємної компенсації вегетативного і генеративного розмноження, який полягає в активації одного способу розмноження у разі пригнічення іншого. У вегетативно активних видів за появи поблизу їхніх особин площ, сприятливих для колонізації, генеративне розмноження і вегетативна рухливість можуть активуватися одночасно.

У вегетативно активних видів, за умов, несприятливих для вегетативної рухливості, перехід до генеративної фази пришвидшується, а її тривалість істотно збільшується. Тому у скельних і кам'янистих оселищах тривалість генеративної фази в онтогенезі особин значно довша, порівняно з лучними ценозами, а частка особин, котрі протягом онтогенезу не вступають у генеративну фазу, – значно менша. Відповідно, вікові спектри популяцій або популяційних складових у скельних і лучних ценозах вагомо відрізняються відсотком генеративних особин.

Для чагарників і дерев, на відміну від трав, не характерні тривалі затримки і різкі пришвидшення онтогенезу, спалахи цвітіння та вторинний спокій, і, у підсумку, індивідуальний розвиток їхніх особин послідовніший.

У популяціях багатьох видів значна частка особин прегенеративних вікових груп під дією сприятливих або і стресових екзогенних чинників набуває здатності прискореного переходу до генерування, а постгенеративних – до реверсії у генеративний стан. У випадку спалахів цвітіння в популяціях видів, особини яких можуть утворювати багато генеративних пагонів, їх кількість збільшується у вищій пропорції, порівняно зі збільшенням кількості особин, які генерують.

Названі вище особливості перерозподілу інтенсивності генеративного і вегетативного розмноження під впливом природних і антропогенних чинників можна використовувати для керування онтогенезом рідкісних і ужиткових видів, зокрема, для стимулювання або пригнічення генерування чи вегетативної рухливості, пришвидшення або сповільнення онтогенезу в різних фазах, стимулювання розвитку підросту тощо.

Репродуктивна ніша у фазі розвитку потомства становить невелику частку реалізованої ніші популяції. Оптимальні умови для потомства охоплюють найвужчий діапазон зони екологічної толерантності популяції. У цей найвразливіший період життєвого циклу притаманна найвища смертність особин. Загрозу становлять різні чинники – абіотичні, біотичні й антропогенні. Середовищевірна роль молодих організмів невелика і розширення ніші завдяки покращенню ними умов середовища – незначне.

Законом існування популяції є переважання чисельності потомства над чисельністю репродуктивних особин, що зумовлене смертністю на початкових фазах онтогенезу. У більшості видів рослин і тварин чисельність потомства істотно або навіть багатократно перевищує ефективну чисельність. Навіть протягом вегетаційного сезону чисельність, зокрема, проростків може змінюватися в широких межах у кілька етапів.

Висока динамічність притаманна також ділянкам, які сприятливі для реалізації регенераційної ніші – так званим “динамічним локусам проростання” [10]. Такі локуси переважно невеликих розмірів. Вони виникають у місцях відмирання старих особин або мікропорушень природного чи антропогенного характеру і порівняно швидко змінюються внаслідок заростання. У процесі освоєння цих ділянок різними видами рослин збільшується конкуренція між ними. Одні витісняють інших, змінюється спектр видів за їхньою стратегією. Конкуренти і стрес-толеранти витісняють представників рудеральної стратегії, які мали перевагу на початковому етапі заростання. Завдяки припасовуванню ніш формується динамічна рівновага у структурі цих популяційних локусів. У результаті більшість підросту різних видів елімінує, не реалізувавшись у дорослі особини. До репродуктивного вікового стану доживають особини тих видів, для яких синекоелогічний оптимум уже інший, бо істотно змінився, порівняно з початковою фазою освоєння локусів.

Вікова структура, щільність, життєвість й інші параметри на індивідуальному і груповому рівнях у межах популяційного ареалу навіть у малих за обсягом популяціях дуже істотно відрізняються, залежно від того, яка фаза статевого відтворення у даній внутрішньопопуляційній просторовій складовій переважає, – чи це зона, сприятлива для розвитку потомства, чи для репродуктивних особин. Наприклад, у популяції *Arnica montana* на г. Пожижевська (хребет Чорногора, Українські Карпати) за подібних абіотичних і біотичних чинників, однак за наявності або відсутності витопту-

вання, формуються такі зони, які кардинально відрізняються переліченими параметрами. У зоні, сприятливій для генеративних особин, насіннєвий підріст майже не розвивається, і навпаки, у зоні, сприятливій для підросту, генеративні особини формуються зрідка, на низькому рівні життєвості як за морфометричними ознаками, так і за показниками насіннєвої продуктивності. Якщо ж їхню оцінку проводити усереднено на популяцію, то втрачається масив інформації про показники репродуктивної ніші популяції – ознак, які мають вирішальне значення у встановленні сприятливих умов для генеративних особин, насіннєвого розмноження і розвитку підросту.

Важливо відзначити, що під час сукцесії, у даному випадку – демутаційної, відбувається просторовий перерозподіл сприятливих і несприятливих зон генеративного відтворення *Arnica montana*. У наведеному випадку сучасна ділянка, сприятлива для генеративних особин, сформувалася за умов демутації на місці колишньої площі з інтенсивним випасом і витоптуванням, яка до встановлення заповідного режиму (40 років тому) була, очевидно, сприятливою для розвитку підросту.

Для завдань із реінтродукції, репатріації та розроблення способів збереження і відновлення життєздатності популяцій рідкісних видів необхідними є дослідження внутрішньопопуляційної варіабельності і структурованості репродуктивних зон, особливостей онтогенезу в початковій і генеративній фазах, встановлення оптимальних і критичних умов для особин і популяцій загалом та диференційовано для зон розвитку підросту і для репродуктивних особин. Для практики реінтродукції важливо враховувати такі просторові різниці розподілу сприятливих і несприятливих умов у межах складових репродуктивної ніші. Автор цієї статті був учасником наукового проекту з відновлення популяцій *Arnica montana* в оселищах, де вона зникла на території Рудних гір у Німеччині. Головною причиною невдалим наслідків цих заходів на початковому етапі були спроби підсівання насіння на ділянках, сприятливих власне для генеративних особин, а не для підросту.

У популяціях видів рідкісної флори, які у більшості є стенотопними малоконкурентними і представниками *r* і *S* – стратегій, насіннєвий підріст успішно розвивається на ділянках із малою конкуренцією – порушеннях дерново-ґрунтового покриву, розрідженнях травостою, відслоненнях гірських порід тощо. У багатьох випадках антропогенний вплив у вигляді випасання, витоптування, викошування сприяє формуванню таких площ із послабленою конкуренцією. Тому тривале заповідання, внаслідок якого відновлюється конкурентна напруженість між видами під час ущільнення екологічних ніш, не завжди сприятливе [5, 6]. Для збереження популяцій таких малоконкурентних рідкісних видів необхідно ширше застосовувати активні способи охорони.

Заходи з підтримання і відновлення життєздатності вже існуючої популяції будь-якого виду повинні бути спрямовані на підтримання або створення умов, сприятливих і для розвитку потомства, і для розвитку репродуктивних особин. З іншого боку, заходи з реінтродукції й репатріації мають бути диференційовані: якщо вони проводяться способом вселення молодих особин (підсівання насіння), то для цього повинні підбиратись або створюватись умови, сприятливі для потомства, а не для репродуктивних особин. Якщо ж вселяються дорослі пререпродуктивні або репродуктивні особини, – відповідно мають підбиратись або створюватись умови, сприятливі власне для репродуктивних особин, а не для

потомства. Відсутність такої диференціації на практиці, очевидно, часто призводить до неефективності названих заходів.

Ніша репродуктивних особин. У більшості випадків для життєздатності популяції наявність ніші репродуктивних особин є визначальною передумовою для реалізації ніші потомства. Це притаманне передусім для природно-історичної популяції, неодмінними властивостями якої є наявність самовідтворення й ізолюваність від інших популяцій виду. Надходження діаспор з-поза меж популяції, тобто та ситуація, коли наявність репродуктивних особин у популяції необов'язкова, є окремим випадком і стосується популяції на стадії інвазії або такого популяційного утворення, як метапопуляція. Переважно ніша репродуктивних особин і ніша потомства є необхідними взаємодоповнюючими складовими екологічної ніші популяції.

Очевидним є прямий позитивний зв'язок між нішами: чим ширша ніша репродуктивних особин, тим ширша ніша потомства і, навпаки, вужча ніша репродуктивних особин є передумовою вужчої ніші потомства. Іншими словами, чим кращі умови для існування репродуктивних особин, чим більша їхня чисельність і життєвість, тим більше потомства вищої життєвості й життєздатності вони продукують, і навпаки.

Окрім того, ніша потомства і ніша репродуктивних особин взаємопов'язані також зворотним позитивним зв'язком – виникнення умов для реалізації або для розширення ніші потомства стимулює розширення (появу) ніші репродуктивних особин, а звуження (зникнення) ніші потомства призводить до звуження (зникнення) ніші репродуктивних особин.

Важливо відзначити, що інформація про стан ніші потомства передається не лише репродуктивним особинам, але також представникам інших вікових груп – пре- і пострепродуктивним. Передавання такої інформації притаманне не лише тваринам, а й рослинам. Механізми такої комунікації, зокрема у рослин, практично не досліджені. Ефективне “зчитування” інформації про стан навколишнього середовища відбувається не лише у зоні безпосереднього контакту рослин з цим середовищем, але і на більших відстанях, які становлять принаймні декілька фітогенних полів особин [5]. Природа передачі такої інформації потребує дослідження.

У випадку виникнення сприятливих умов для реалізації або для розширення ніші потомства розширюються також ніші репродуктивних особин, зокрема за такими параметрами: 1) до репродукції долучаються нові особини завдяки пришвидженню онтогенезу на пререпродуктивних фазах; 2) відбувається реверсія до генерування постгенеративних особин; 3) збільшується тривалість репродуктивної фази в онтогенезі особин; 4) збільшується плодючість (насіннева продуктивність). У підсумку чисельність репродуктивних особин і, відповідно, народжуваність (насіннева продуктивність) у популяції можуть збільшуватися багатократно.

Просторова структура та часова динаміка репродуктивної ніші особливо складна у великих за обсягом популяціях і метапопуляціях. Найбільше виражена така структурованість у горах, де за контрастних екологічних умов навіть на суміжних схилах різної експозиції на порівняно малих відстанях спостерігається велика різниця параметрів репродуктивних ніш популяцій численних видів. У континуальних популяціях і метапопуляціях, наприклад, *Rhododendron kotschyi* у високогір'ї Карпат можна виділити дві екологічно зумовлені репродуктивно відмінні просторові складові: 1) з реалізацією генеративного і вегетативного розмноження і 2) з реалізацією

тільки вегетативного розмноження. Умови, несприятливі для насіннєвого розмноження, охоплюють стрімкі навітрені схили, на яких нагромаджується сніг значної глибини (3–6 м). За таких умов репродукція забезпечується на великих ділянках лише завдяки вегетативному розмноженню. Насіннєве розмноження *Rhododendron kotschyi* успішно реалізовується на пологих схилах або за невеликої глибини снігу.

За песимальних умов процеси самовідтворення у популяціях можуть бути дуже сповільненими, коли розмноження протягом тривалого часу забезпечується лише вегетативним способом, а генеративним – епізодично, в особливо сприятливій за погодними умовами роки, або нерегулярно і локально. Прикладом може бути популяція *Saussurea alpina* на верхній висотній межі свого поширення в Українських Карпатах, а саме на г. Бербенеска на Чорногорі на висоті 1970 м н.р.м. Популяція розташована в екстремальних умовах привершинної ділянки головного хребта. За абіотичними і фітоценотичними екологічними чинниками умови оселища песимальні. У цій популяції протягом 1990–2009 рр. генеративного відтворення не відбувалося – генеративні особини не формувались і не відзначено підросту насіннєвого походження. Лише внаслідок експерименту з локального мікропорушення – точкового оголення ґрунту, було простимульовано генерування окремих особин *Saussurea alpina* поблизу цих порушень. Популяція таким чином відреагувала на появу передумов для регенераційної ніші. Відбулася реалізація репродуктивної ніші в усіх її складових – генеративних особин, насіннєвого підросту і вегетативного розмноження. Таким чином, ця популяція виявилася життєздатною, хоч на низькому рівні життєвості.

У критичних умовах, за яких не відбувається генеративного відтворення, можуть формуватися лише так звані “клональні популяції”, а існування природно-історичної (генетичної) популяції неможливе. Важливо також відрізнити молоді інвазійні популяції від груп особин популяційного рангу, які не мають умов для того, щоби сформуватися у популяції. Порівняно часто можна спостерігати появу окремих особин або їхніх груп у різних видів рослин і тварин у нових локалітетах, існування яких, однак, короткотривалі і які не засновують нових популяцій. Прикладами можуть бути такі утворення у вигляді тимчасових локалітетів *Festuca carpatica*, *Ranunculus tatrae*, *Gentiana punctata* у Чорногорі, *Alces alces* або *Canis lupus* у лісостепових районах західних областей України. У більшості випадків заснування нових популяцій не відбувається саме внаслідок несприятливих для відтворення природних або антропогенних чинників.

Сезонні зміни у потребах щодо умов середовища для репродукції у багатьох тварин спричиняють міграції та, відповідно, зміни просторової структури популяцій і параметрів репродуктивної ніші. *Salmo trutta*, наприклад, для нересту піднімається у верхів'я річок. Після відкладання ікри дорослі особини повертаються у нижче розташовані повноводніші ділянки ріки. На тривалий час відбувається просторове розділення репродуктивної ніші на нішу потомства і нішу дорослих статевозрілих особин. У інших тварин, зокрема птахів і ссавців, яким притаманна турбота про потомство, репродуктивна ніша під час появи і розвитку потомства менше просторово диференційована. Однак у численних видів тварин, яким властиві сезонні міграції, наприклад, перелітних птахів, деяких видів парнокопитних (оленів і антилоп), репродуктивний і трофічний ареали можуть бути віддалені між собою на тисячі кілометрів.

У популяціях рослин просторові параметри репродуктивної ніші набагато стабільніші. Однак їхні кількісні зміни – динамічні. Особливо істотна динамічність притаманна підросту насіннєвого походження, адже у видів різних життєвих форм смертність найвища у початкових фазах онтогенезу. Багаторічна динаміка ефективної чисельності зазнає менших змін. Істотні її флуктуації відбуваються завдяки пропускам у цвітінні генеративних особин, що зумовлено передусім особливостями онтогенезу. Найбільше притаманні пропуски цвітіння у генеративній фазі розвитку тим особинам і популяціям, які перебувають в умовах, дещо віддалених від оптимальних.

Багаторічні зміни репродуктивної ніші визначаються широким спектром ендоекологічних факторів: еколого-біологічними властивостями виду, структурою і динамікою популяції, її стратегією і фазою великого життєвого циклу, а також синекологічними чинниками в біоценозі. Для розвитку репродуктивних особин вагому роль відіграє репродуктивна інтерференція. Особливо напружені стосунки мають місце між середньовіковими репродуктивними особинами високої життєвості. Позитивний взаємовплив на цій стадії притаманний переважно між особинами популяцій видів тих життєвих форм, у яких екологічні ніші перекриваються найменше.

У біоценозах, які наближені до природних, за умови незначних антропогенних навантажень, природна динаміка популяцій достатньо повільна. Зміна екологічних ніш у цих умовах має флуктуаційний або циклічний характер. І, навпаки, антропогенні чинники, зокрема за умови інтенсивної або (і) тривалої їх дії, зумовлюють особливо високу та спрямовану динамічність популяцій. Відбувається швидка зміна екологічних ніш і їх перерозподіл між популяціями видів, що вижили, та популяціями видів, які вселились. Найістотніші перебудови притаманні власне для репродуктивних ніш популяцій.

Розглядаючи **зону екологічної толерантності популяції**, у багатьох видів рослин і тварин можна відзначити, що репродуктивна ніша охоплює не лише зону оптимуму, але, принаймні частково, і зону песимуму. Умови, які є оптимальними для репродуктивних особин, можуть бути несприятливими для молодого потомства і, навпаки, потомство численних видів тварин різних життєвих форм розвивається за умов уникання дорослих репродуктивних особин. Підріст у рослин найкраще розвивається переважно на ділянках, вільних від генеративних особин, де конкуренція найменша. Таким чином, у популяціях можна виділити два оптимуми – для репродуктивних особин і для потомства. Параметри цих оптимумів можуть різко відрізнятись, а їхні зони розташовуватись навіть у протилежних ділянках загального діапазону екологічної толерантності популяції. Лише у тих видів рослин і тварин, яким притаманні позитивний вплив репродуктивних особин на підріст або турбота про потомство, обидва оптимуми будуть зближені. Модальною є ситуація, за якої в оптимальних умовах розвиваються репродуктивні особини високої життєвості, а для розвитку потомства існує другий оптимум, умови якого більшою чи меншою мірою відмінні (таблиця).

Найбільша різниця вимог до умов існування притаманна між початковими стадіями розвитку і стадією дорослих середньовікових особин високої життєвості. У молодих організмів, порівняно з дорослими, завжди менша конкурентна здатність. Для них характерна також менша толерантність до багатьох природних і антропогенних чинників. Водночас, за низкою умов існування зона екологічної толерантності може

бути ширшою у потомства, порівняно з репродуктивними особинами, що особливо притаманне рослинам. Наочно це спостерігається у найбільш несприятливих – критичних умовах, за яких підріст виживає, однак генеративні особини не формуються. Прикладом може бути розвиток рослин за таких несприятливих умов середовища, за яких не досягається формування критичної фітомаси і розміру, необхідних для цвітіння та плодоношення [1, 4].

**Сприятливі умови для розвитку репродуктивних особин і потомства
у популяціях рослин і тварин**
**Favorable conditions for development of reproductive individuals and progeny
in plant and animal populations**

Популяція	Чинник	Сприятливі умови для розвитку	
		репродуктивних особин	потомства
Рослини (<i>Ranunculus tatrae</i>)	Освітлення	помірне затінення	від повного до помірного
	Сусідство	наявність позитивних видів-сусідів	відсутність безпосередніх видів-сусідів
	Мікрофітоклімат	виражений	відсутній
	Глибина ґрунту	більше 5 см	більше 1 см
	Конкуренція	помірна	відсутня
	Висота н.р.м.	1 800–1 900 м	1 700–2 000 м
	Експозиція схилу	південно-східна	різні, крім північної
	Стрімкість схилу	45–60 град.	0–90 град.
	Вітровий режим	помірний	від помірного до інтенсивного
	Глибина снігу	0,5 м	0-1 м
Тварини (<i>Esox lucius</i>)	Температура води	4–15°C	8–20°C
	Площа водойми	більше 1 га	більше 0,1 га
	Наявність глибин	позитивна	індиферентна
	Наявність мілин	індиферентна	позитивна
	Наявність мирних видів риб	необхідна	індиферентна
	Наявність кормових видів зоопланктону	індиферентна	необхідна
	Наявність водної прибережної рослинності	бажана	необхідна
	Наявність дрібних хижих риб	позитивна	негативна

Відтак, сприятливими і лімітуючими на різних етапах життєвого циклу фігурують достатньо різні чинники, комплекси яких формують основу відмінностей між екологічною нішею потомства і нішею репродуктивних особин.

ВИСНОВКИ

У межах екологічної ніші популяції доцільно виділяти її репродуктивну нішу. Під репродуктивною нішею популяції розуміємо умови існування, за яких реалізується відтворення, позицію репродуктивних особин і молодого потомства у популяції та біоценозі, їхню середовищеву і функціональну роль в екосистемі.

Репродуктивна ніша популяції диференціюється на дві складові – нішу потомства і нішу репродуктивних особин. У будь-якій популяції рослин і тварин параметри екологічної ніші потомства та ніші репродуктивних особин істотно відрізняються, що важливо враховувати під час вивчення екології популяцій, їхньої вікової та статевих структур, самовідтворення і самовідновлення, опрацювання і впровадження заходів зі збереження й відновлення життєздатності популяцій.

Для практики реінтродукції та репатріації важливо враховувати просторові й часові різниці розподілу сприятливих і несприятливих умов у межах складових репродуктивної ніші. Такі заходи повинні бути диференційовані: якщо проводиться вселення молодих особин (підсівання насіння), то мають підбиратися або створюватися умови, сприятливі для потомства, а не для репродуктивних особин. Якщо ж вселяються дорослі прегенеративні або генеративні особини, – відповідно, мають підбиратися або створюватися умови, сприятливі власне для репродуктивних особин, а не для потомства. Відсутність такої диференціації на практиці може бути причиною неефективності названих заходів.

У межах репродуктивної ніші популяції існує закономірність у кореляції між її складовими: ніша потомства і ніша репродуктивних особин взаємопов'язані двобічним позитивним зв'язком – виникнення умов для реалізації або для розширення одної ніші стимулює появу або розширення іншої ніші, а звуження (зникнення) одної призводить до звуження (зникнення) іншої.

Вагоме практичне значення, зокрема, для реінтродукції рідкісних видів і для управління популяціями мають дослідження, які стосуються можливостей керованого впливу на онтогенез: стимулювання або пригнічення генерування чи вегетативної рухливості, пришвидшення або сповільнення онтогенезу на різних стадіях, стимулювання розвитку підросту тощо.

Важливою складовою заходів зі збереження рідкісних видів, зокрема на природоохоронних територіях, повинні бути активні способи охорони, спрямовані на оптимізацію умов розвитку популяцій під час репродуктивного періоду і в зонах відтворення.

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. **Екология. Особи, популяции, сообщества**: в 2 т. Москва: Мир, 1989. Т. 1. 668 с.; Т. 2. 477 с.
2. Дідух Я.П. **Популяційна екологія**. Київ: Фітосоціоцентр, 1998. 192 с.
3. Дідух Я.П. Сучасні уявлення про еконішу і підходи до її оцінки. **Наук. записки НаУКМА**, 2012; 132. Біологія та екологія: 41–48.
4. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. **Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения**: монография. Сумы: Университ. книга, 2013. 439 с.
5. Кияк В.Г. **Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат**. Львів: Ліґа-Прес, 2013. 248 с.
6. Кобів Ю.Й. Типи і причини раритетності на прикладі видів рослин Українських Карпат. **Укр. ботан. журнал**, 2010; 67(6): 832–844.

7. Одум Ю. П. **Экология**. Москва: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
8. Шанда В.І. Аспекти теорії екологічної ніші. **Екологія та ноосферологія**, 2009; 20(1–2): 115–120.
9. Шанда В.І. Екологічна ніша біологічного виду як система. **Екологія і ноосферологія**, 2011; 22(3–4): 90–98.
10. Brink D.-J. **The Role of Regeneration in Plant Niche Differentiation and Habitat Specialization**. Lund, 2007. 114 p.
11. Ewald J. Ein pflanzensoziologisches Modell der Schattentoleranz von Baumarten in den Bayerischen Alpen. **Forum Geobotanicum**, 2007; 3: 11–19.
12. Falińska K. **Przewodnik do badań diologii populacji roślin**. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN, 2002. 587 s.
13. Grubb P.J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Reviews**, 1977, 52: 107–145.

REPRODUCTIVE NICHE OF A POPULATION

V. H. Kyyak

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine, 4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru*

Reproductive individuals and young progeny make a part of population that develops in special conditions and has special positions and functions in population, community and ecosystem. Therefore, a reproductive niche is delimited within population ecological niche. That niche of a population includes life conditions that allow recruitment, position of fertile individuals and young progeny in the population and biocoenosis, their environmental and functional role in the ecosystem. Population reproductive niche is differentiated into two constituent parts – niche of progeny and niche of reproductive individuals. Parameters of these niches differ significantly in any plant or animal population, which should be considered in studying populations, taking measures for their conservation and restoration of viability, as well as in reintroduction and repatriation practice. A niche of progeny and niche of reproductive individuals are interrelated by bilateral positive connection – formation of conditions for realization or extension of one niche stimulates an appearance or extension of another niche, whereas contraction (vanishing) of one of them causes contraction (vanishing) of another.

Keywords: ecological niche, reproductive niche, population.

РЕПРОДУКТИВНАЯ НИША ПОПУЛЯЦИИ

В. Г. Кияк

*Институт экологии Карпат НАН Украины, ул. Козельницкая, 4, Львов 79026, Украина
e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru*

Репродуктивные особи и молодое потомство составляют часть популяции, которая развивается в особых условиях и для которой характерны специфические позиции и функции в популяции, сообществе и экосистеме. Поэтому в границах экологической ниши популяции как ее составляющая выделена репродуктивная ниша. Под репродуктивной нишей популяции понимаем условия существования, в которых

реализуется воспроизводство, позицию репродуктивных особей и молодого потомства в популяции и биоценозе, их средообразующую и функциональную роль в экосистеме. Репродуктивная ниша популяции дифференцируется на две составляющие – нишу потомства и нишу репродуктивных особей. В любой популяции растений и животных параметры этих ниш существенно отличаются, что важно учитывать при изучении экологии популяций, внедрения мероприятий по сохранению и восстановлению их жизнеспособности и для практики реинтродукции и репатриации. Ниша потомства и ниша репродуктивных особей взаимосвязаны двусторонней позитивной связью – возникновение условий для реализации или для расширения одной ниши стимулирует появление или расширение другой ниши, а сужение (исчезновение) одной ведет к сужению (исчезновению) другой.

Ключевые слова: экологическая ниша, репродуктивная ниша, популяция.

Одержано: 01.07.2013