

ЕКОЛОГІЧНА НІША ЯК ОБ'ЄКТ ТЕОРІЇ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ

В.І. Шанда

Криворожський державний педагогічний інститут

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША КАК ОБЪЕКТ ТЕОРИИ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ

Рассматривается средообразующая роль вида в сообществах и его интегральное реагирование в изменении экологической валентности, обеспечивающей существование в оптимальном или около оптимальном объеме экологического пространства сообщества

Ключевые слова: экологическая ниша, экологическая валентность, многомерное пространство.

V.I. Shanda

Krivoy Rog pedagogical institute

ECOLOGICAL NICHE AS OBJECT OF THE THEORY OF FUNDAMENTAL ECOLOGY

The ecological niche is multivariant component space. Is surveyed a role of sort in assemblages and his(its) integral reactins in change of an ecological valence providing existence in optimum or about optimum size of ecological space of assemblage

Key words: niche, ecosystem, ecology productoin.

Екологічна ніша є одне із фундаментальних понять екології, яке неоднозначно пояснюється з позицій різного наукового бачення в теоріях екології, еволюції організмів, біогеографії, генетики.

Розходження та різні модифікації функціонального, просторового, адаптаційного, комплексного, формалізованого та абстрактного пояснення екологічної ніші недостатньо інтегруються в її концепції як багатовимірного простору (гіпероб'єму, гіперпростору), котрі сформулювали Дж. Хатчінсон і його послідовники (Пианка, 1981). Теорія екологічної ніші окреслена лише в загальних обрисах, має суперечливості та нез'ясовані аспекти. Фундаментальна ніша Дж. Хатчінсона пояснюється як: 1) певний об'єм у багатовимірному просторі, котрий займає вид, при цьому кожний вимір відповідає одному з мінливих факторів (Грант, 1980); 2) уся сукупність умов, за яких дана організменна одиниця може існувати та відтворювати себе, причому її можна зобразити як набір точок у просторі середовища (Пианка, 1981); 3) об'єм гіперпростору, який містить усі необхідні для життя виду значення змінних (О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982); 4) найбільший абстрактний заселений гіпероб'єм (Одум, 1986).

В. Грант (1980, с. 199) вважає, що визначення фундаментальної ніші Дж.Е. Хатчінсоном відноситься до того, що екологи рослин і геоботаніки називають екологічною амплітудою або межами толерантності, тобто воно позначає потенціальну область, яку може займати вид, а не його нішу. Фундаментальна, прекокурентна або потенційна ніша розглядається багатьма авторами (Пианка, 1981; О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982; Джилер, 1982; Одум, 1986; Бигон, Харпер, Таусенд, 1986) як така, що є гіпотетична, уявна, абстрактна: її займає організм в оптимальних умовах середовища, у стані, відмежованому від конкуренції, головним чином, міжвидової.

Відзначаючи багатовимірність простору екологічної ніші, ці та інші автори оперують поняттями одновимірного, моделюючи взаємодію видів за різної ширини ніш і їх перекривання. На нашу думку: 1) реалізована в угрупованні ніша того чи іншого виду може насамперед визначатися абіотичними, біотичними та іншими факторами, які реально не можуть бути всі оптимальними, оскільки антибіоз, і особливо конкуренція, незавжди відіграє вирішальну та достатньо зрозумілу роль; 2) уявлення про нішу як певний об'єм (Грант, 1980; Одум, 1986) і про положення виду у вигляді хмари в багатовимірному просторі угруповання (О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982) в цілому аргументують механістичну гіпотезу вкладання багатовимірних просторів екологічних ніш, як малих геометричних фігур, у великий багатовимірний простір угруповання, в його якусь велику порожнину, що є далеким від істини, але достатньо образним; 4) використання терміна «перекриття»

ніш, яке означає покриття заново, не завжди є вірне й точне, особливо коли йдеться про складні об'ємні фігури, котрі можуть дотикатися, взаємопроникати, вкладатися, суміщатися, а їх проекції неможливо однозначно показати. Образ положення виду, як хмарини в багатовимірному просторі угруповання (О. Солбриг, Д. Солбриг 1982), логічно повертає до уявлень про просторово-об'ємні відношення середовища угруповання та виду, котрі розвивав ще М.В. Марков (1962). Подібна ситуація відома з пройденого біологією механістичного етапу генетики «мішка з різнокольоровими бобами», коли генотип уявлявся як сукупність незалежно функціонуючих генів (Гершензон, 1979). Просторово-об'ємну залежність видів від факторно-ресурсного потенціалу угруповання слід поставити під сумнів, тому що багатовимірні простори угруповання і видів мають складні, рухомі, маловивчені сумірності, пов'язані не лише з вкладанням малого у щось велике, а існують у взаємозалежному збільшенні-зменшенні, втраті-прирощуванні, перебудові-надбудові, мінливості-стабільності, упорядкованості-неупорядкованості, неперервності-перервності станів, функцій, реакцій, розвитку. Внаслідок накладання та взаємопроникнення ніші видів набувають нових інтегративних, емерджентних ознак.

У багатовимірному математичному просторі початок координат і перетин осей координат визначаються однією точкою (Куликов, 1970), а в разі системи координат градієнтів екологічних факторів ці точки не можуть бути єдиними: положення виду, залежно від його онтогенетичного стану, особливостей життєдіяльності, реакцій на впливи середовища та взаємодії з іншими видами, на кожній з осей градієнтів екологічних факторів буде позначатися якоюсь точкою, між критичними, нижньою та верхньою. Концепція ніші, як багатовимірного простору, де кожний вимір відповідає одній з тих змінних, які забезпечують існування виду, дозволяє диференціювати уявлення про неї з позицій різних розділів екології, а потім інтегрувати їх в єдиній теорії. Уявлення про нішу як багатовимірний екологічний простір є частковим. Еволюційний, генетичний контексти екологічної ніші пов'язуються з факторами генетичної динаміки популяції організмів, насамперед з нагиском мутацій, котрі можуть обумовлювати просування (екологічні ліцензії) виду в ті середовища, де екологічна пластичність не дозволяла їх існування.

На осі кожного екологічного фактора екологічні валентності видів займають різні відрізки. Об'єктивно теоретична модель екологічної ніші виду, як багатовимірного простору, має будуватися на основі відкладання на осях градієнтів екологічних факторів видових екологічних валентностей не від початку координат, а достатньо довільно, залишаючи певну, вільну відстань до нульової точки, для можливого позначення розширення або звуження екологічних можливостей виду (рис. 1).

Значні та складні обумовленість, рухомість, невизначеність числа факторів багатовимірного екологічного простору угруповання та будь-якого виду, різна ймовірність позицій виду на осях градієнтів екологічних факторів і в межах екологічних амплітуд є об'єктивна реальність. Число варіацій стереоструктури екологічної ніші можна визначити, моделюючи її будову в горизонтальній проекції (рис. 1), де на осях градієнтів екологічних факторів ($a, b, c \dots$) жирними лініями визначені екологічні амплітуди ($a_1-a_2, b_1-b_2 \dots$), крайні точки котрих є нижніми або верхніми критичними для виду. Лінії I – $a_1, b_1, c_1, d_1, e_1, f_1, g_1, h_1$ – окреслюють положення виду в нижньому, II – $a_2, b_2, c_2, d_2, e_2, f_2, g_2, h_2$ – у верхньому екстремумах; III – $a_x, b_x, c_x, d_x, e_x, f_x, g_x, h_x$ – довільне, можливе положення виду, як екологічну нішу (рис. 3)

Екологічний простір виду і варіанти його екологічної ніші (I – $a_1, b_1, c_1, d_1, e_1, f_1, g_1, h_1$, II – $a_2, b_2, c_2, d_2, e_2, f_2, g_2, h_2$) є пульсуючі структури.

За числа m факторів багатовимірного екологічного простору виду і можливих n положень його на осях градієнтів екологічних факторів розрахункове імовірне число (k) варіацій екологічної ніші визначається згідно з формулою

$$k = m * (m-1) * (n-1) + n$$

Загальновизнане поняття багатовимірного простору екологічної ніші слід модифікувати в невизначено вимірне, тому що система осей теоретично включає ймовірноснокінцеве, але невизначене число суттєвих і несуттєвих факторів за своєю природою та вимірами.

Невизначеномірний простір екологічної ніші є не тільки теоретична абстракція, але й виразом екологічної реальності стосовно неоднозначних природних сутностей, суб'єктів, об'єктів-організмів, популяцій, видів, екосистем, людини, біосфери. Один фактор, діючи на організм, може змінювати його потреби чи реакції на певні ресурси та фактори. На основі інтеграції екологічних амплітуд можливості виду можуть виходити за межі нижнього чи верхнього екстремумів (Шанда, 1989; 1998). Екологічна ніша є простір, сукупність координат якого визначається точками на осях градієнтів екологічних факторів, число яких є невизначеним і мінливим в онтогенетичній, екологічній, просторово-часовій обумовленості. У концепції екологічної ніші, як багатовимірного простору виду, необхідним є вивільнення від: 1) абстрактної, прямої геометричної моделі та відліку градієнтів екологічних факторів від початку координат; 2) хмаровидного образу положення виду в угрупованні організмів (О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982) та перехід до уявної геометричної фігури, котра наближається до однопорожнинного гіперболіду обертання чи сфероїду зі складними топографічними внутрішніми та зовнішніми поверхнями (рис. 2). Багатовимірний простір екологічної ніші по-різному проявляється у своїй будові в різних проекціях або площинах, котрі його перетинають (рис. 1, 3)

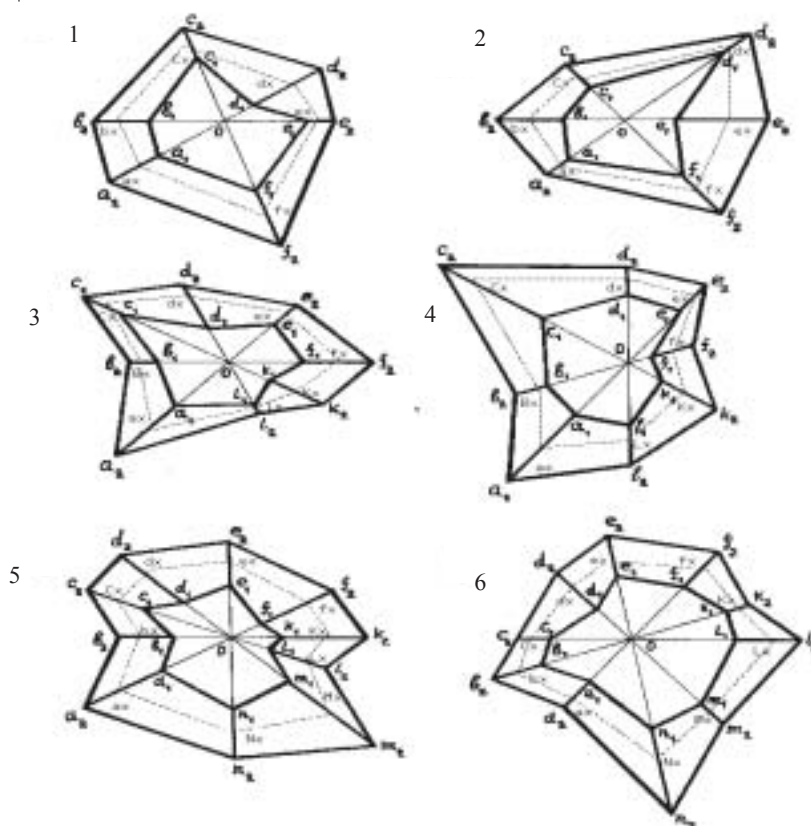


Рис. 1. Варіанти площин перерізів (1, 2, 3, ...) n -вимірного простору ($a_1, a_2, b_1, b_2, c_1, c_2, \dots$) та екологічної ніші біологічного виду (a_x, b_x, c_x, \dots)

Дискретність, системність, різномасштабність, рухомість, оборотність і необоротність багатьох екологічних явищ і процесів, складність активності та реакцій організмів є універсальні характеристики, котрі слід використовувати в обґрунтуванні теорії екологічної ніші.

Екологічна ніша є: 1) динамічний комплекс факторів і ресурсів, який формується в угрупованні за участю того чи іншого виду; 2) екологічний простір факторів, екзогенного та ендегенного характеру, котрий забезпечує існування видів, їх мінливі середовищеві рні

функції; 3) об'ємна та мінлива сутність, котра характеризує організми на фоні індивідуальної, видової, онтогенетичної, екологічної обумовленості.; 4) ситуаційне поняття, що відбиває мінливий стан умов, в яких живе та які творить вид у кожний даний момент свого існування в угрупованні. Екологічна ніша уявно, просторово окреслюється сукупністю змінних величин градієнтів екологічних факторів, які інтегруються на основі своїх взаємодій та середовищотвірної і саомінливої активності виду. Екологічній ніші властиві поліфункціональна, поліфакторна обумовленість, динамічний мозаїцизм.

Кожен вид в угрупованні постійно змінює свої позиції в межах амплітуд екологічних факторів залежно від свого онтогенезу та особливостей ценотично обумовленого функціонування (рис. 1, 2).

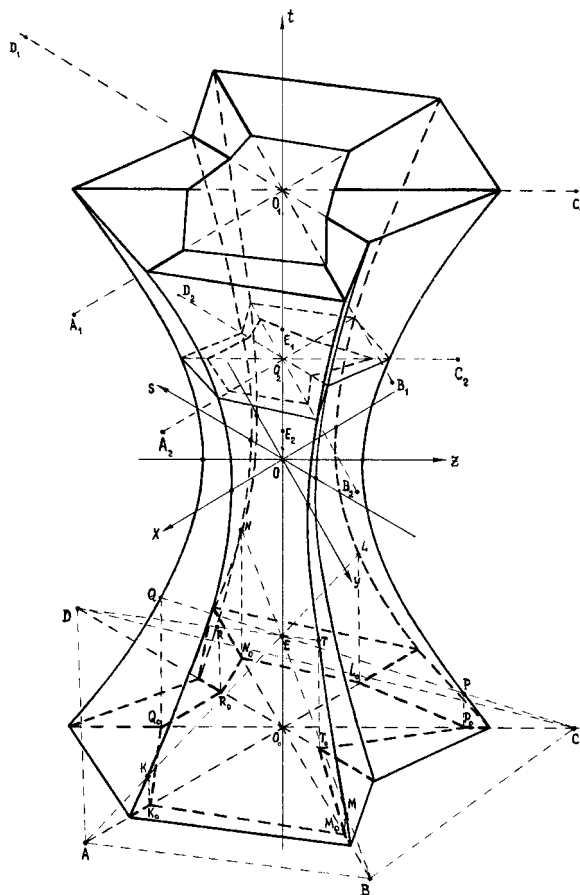


Рис. 2. Гіпотетична форма n-вимірного простору та екологічної ніші біологічного виду: однопорожнинний гіперболоїд обертання з складними топографічними, внутрішньою та зовнішньою поверхнями

му або в різних угрупованнях, як наприклад метелики, жуки, комарі та їх личинки. Зміни екологічних функцій виду обумовлені як онтогенетично, так і екологічно. Екологічна обумовленість залежить від внутрішньо- та зовнішньоценотичних причин, включаючи нестабільність абіотичного середовища та біотичних зв'язків.

Онтогенетична мінливість будь-якого виду значною мірою обумовлює його середовище-твірні функції. Невизначена ви-мірність екологічного простору угруповання є реальність, вона обумовлена складністю екологічних факторів і ресурсів, неможливістю розчленування факторно-ресурсних сфер чи полів потреб, вимог, споживання та користування організмів. Екологічна ніша може розглядатися як максимально можливий об'єм

Конфігурація екологічних просторів виду та його ніші змінюється відповідно до вимог, потреб та реакцій відносно факторів і ресурсів середовища, тобто вони пульсують, розширюються чи звужуються в онтогенезі або необоротно блокуються у своїх певних зонах. Крайні точки обмежують поля пульсації виду, але не багатоваріантність їх комбінацій. Координати екологічної ніші пояснюються як сукупність градієнтів (точок) на осі кожного фактора.

Вид здатний «рухатися» в багатомірному просторі ніші на фоні свого онтогенезу та динаміки умов, виживати на межах нижнього та верхнього порогів (критичних точок) свого існування за всіма факторами та ресурсами.

Чутливість організмів до факторів або ресурсів середовища (температур, вологості, живлення, освітлення) екологічно та онтогенетично багатфакторно обумовлені. Положення виду на осях градієнтів різних екологічних факторів є мінливим, нестабільним. Тому екологічна ніша є пульсуюча структура в межах багатомірному потенціального простору виду.

Один і той же вид залежно від онтогенетичного стану може виконувати різні функції в одно-

екологічного простору угруповання, котрий може займати вид. Цей вид може ніколи не досягти такого стану, внаслідок блокування його розвитку іншими видами, проте закономірним є те, що всі види угруповання розвиваються в напрямку реалізації своїх генетично визначених потенцій росту, розвитку, розмноження (чисельності), експансії, міграції, розповсюдження в межах простору угруповання та поза ним. Вид може займати різні об'єми екологічного простору угруповання на фоні внутрішньопопуляційних та між-популяційних взаємовідносин, адаптацій і мінливості відповідно до конкретних градієнтів екологічних факторів.

Складність поняття «екологічна ніша» об'єктивно пов'язана з неоднозначним тлумаченням (Шанда, 1969, 1998) його сутності, формування динаміки. К. Гунтер (1949, 1950, див. Рігер і Міхаеліс, 1967) визначає екологічну нішу як специфічну систему взаємовідносин організму та середовища, котра складається для кожного виду в результаті взаємодії його вимог з фактичними умовами середовища його використання, а умови середовища, що сприяють аннідації, тобто заселенню ніш мутантами, коли вони уникають елімінації, він називає екологічною ліцензією. Термін аннідація (В. Людвіг, 1948, див. Рігер, Міхаеліс, 1967) визначається як фактор еволюції, що реалізується тоді, коли мутанти, котрі мають незначні селективні недоліки, уникають елімінації через те, що знаходять у середовищі біотопу вільну від конкуренції екологічну нішу.

Поняття «екологічна ліцензія» визначено вузько в плані конкурентних аспектів теорії екологічної ніші, поза загальною проблематикою її складної обумовленості.

Нормою існування та тривалого утримання виду в угрупованні є його інтеграція в оптимальний або білооптимальний для нього об'єм простору угруповання, тобто зайняття чи освоєння екологічної ніші. Отже, ніша є один із варіантів екологічного простору виду, який реалізується в угрупованні на фоні загальноценотичної, онтогенетичної, сезонної, річної, багаторічної обумовленості. Інтегральне реагування виду та його середовищотвірні роль в угрупованні можуть звужувати чи розширювати його позиції за межі (більше чи менше) критичних точок сили дії на нього певного або певних екологічних факторів.

Екологічна сутнісна сила організму чи виду визначається їх активністю: специфічним середовищотворенням, місцем у складі, будові та взаємозв'язках угруповання, інтенсивністю розмноження, темпом розвитку і тривалістю життя, межами витривалості, пластичності та поширення, діапазоном впливу на інші види, специфічним збідненням, збагаченням свого індивідуального та загального середовища угруповання в процесі життя та посмертного розкладання.

Відносні активність видів (a_1 - висока, a_2 - середня, a_3 - мала) та амплітуди їх витривалості (екологічні валентності) в середовищі угруповання в цілому, або на фоні того чи іншого екологічного фактора (e_1 - широка, e_2 - середня, e_3 - вузька) проявляються в межах оптимуму виду (O), нижнього (e_1) чи верхнього (e_2) екстремумів і можуть по-різному комбінуватися, характеризуючи позиції в угрупованні (стійкість, середовищотвірні функції, роль у розвитку угруповання), котрі можна описати тими чи іншими формулами або комбінаціями. Різні рівні активності, видоспецифічно властиві організмам як показники їх різних стенобіонтності та еврибіонтності, виявляються в різних позиціях видів на осі градієнтів екологічних факторів (табл. 1, рис. 4).

Таблиця 1

Можливі стани видів в угрупованні організмів

Позиції	Активність	Екологічні амплітуди		
		b1	b2	b3
o	a1	a1b1o	a1b2o	a1b3o
	a2	a2b1o	a2b2o	a2b3o
	a3	a3b1o	a3b2o	a3b3o
e1	a1	a1b1e1	a1b2e1	a1b3e1
	a2	a2b1e1	a2b2e1	a2b3e1
	a3	a3b1e1	a3b2e1	a2b3e1
e2	a1	a1b1e2	a1b2e2	a3b3e1
	a2	a2b1e2	a2b2e2	a1b3e2
	a3	a3b1e2	a3b2e2	a3b3e2

Кожний вид активний у багатомірному просторі екологічної ніші – він творить цей простір за багатьма його параметрами.

Екологічна ніша є специфічна система, у межах якої можуть діяти нішетвірні і нішеруйнучі фактори, проявлятися хаос та певні закономірності.

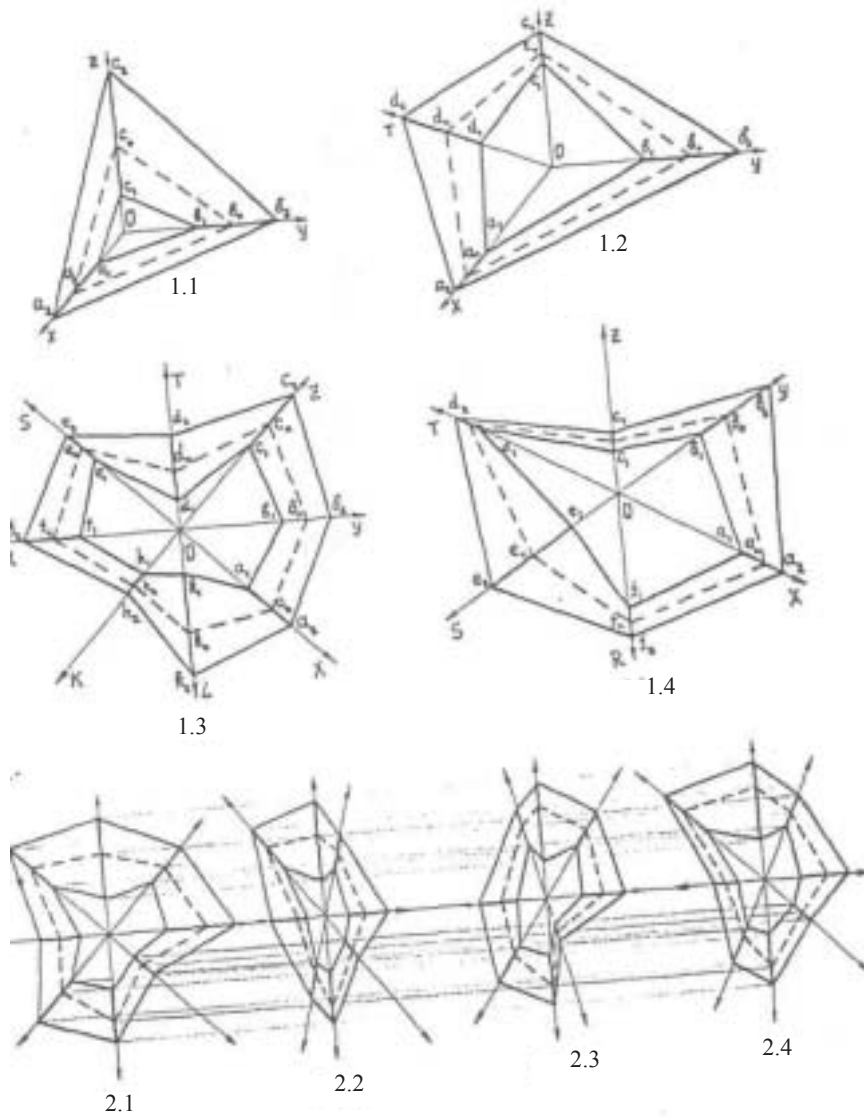


Рис. 3. Варіації та проекції екологічних просторів ($a_1, b_1, c_1 \dots a_2, b_2, c_2 \dots$) біологічного виду та ніші (a_n, b_n, c_n) на осях градієнтів, екологічних факторів і ресурсів ($x, y, z \dots$)

Перетворення ніш – це взаємообумовлений процес розвитку угруповання та виду, котрий веде до прояву потенцій поліморфізму виду, селективної цінності алелів і генотипів.

Заміщення та складна обумовленість екологічних факторів може в деяких випадках забезпечити існування виду за межами критичних точок.

Не всі параметри екологічної ніші однаково змінюються видом. Є фактори позаземного та глобального характеру, дії яких певним чином фіксовані відповідно до конкретної зони чи локусу планети та майже не змінюються в біотичному середовищі.

На різних етапах онтогенезу вид може існувати в межах різних градієнтів одного й того ж фактора, наприклад температур, вологості, елементів живлення. Суміщення та взаємопроникнення ніш є неповне, неодночасне, дискретне, мозаїчне, динамічне, так само як їх стереобудова.

Розширення полів бачення та осмислення екологічної ніші є необхідна умова поглиблення теорії угруповань. У класичному розумінні поняття екологічна ніша охоплює всі прояви та етапи життєдіяльності, варіації розвитку, адаптацій та еволюції виду. Проте це поняття може бути вживаним і до угруповань, таких внутрішньо екосистемних виділів, як парцели, до біосфери, окремо до людини, людства в біосфері планети Земля, а у майбутньому й поза нею.

Екологічний простір угруповання можна уявляти не тільки як теоретичну абстракцію, а й як матеріальну об'ємну динамічну систему, котра визначається складом, зв'язками, функціями живих організмів, сукупністю тіл і факторів неживої природи, а також полів і сфер, які формують це угруповання. Екологічний простір угруповання виражається фізичним, хімічним, біотичним середовищами та їх поширенням за межі цього угруповання, взаємопроникненням з іншими угрупованнями. Він може бути мозаїчним, включати локуси чи біохори різної природи.

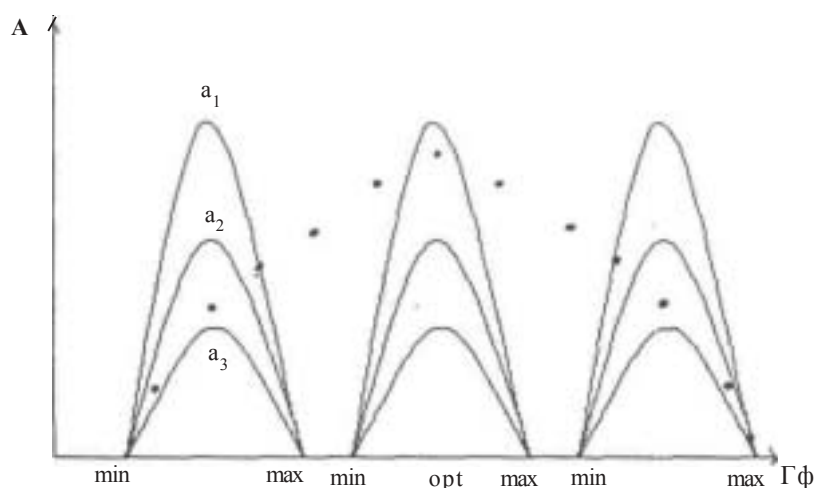


Рис. 4. Факторозалежні (ГФ) рівні активності (А) видів (a_1, a_2, a_3)

Дискретність екологічного простору угруповання визначається насамперед його різноякісними складовими компонентами – тілами живої, біогенної, біокосної та косної природи.

Екологічна ніша – це частина екологічного простору угруповання, що виражається рядом мінливих станів, у яких здатний утримуватися вид: екологічна ніша формується за участю виду і має вираз в гомологічних рядах екологічних ситуацій, залежних від сезонної та річної динаміки угруповання.

У концепції багатовимірного простору слід акцентувати його дискретність, якісні відмінності вимірів і проявів. Імовірнісні стереоконттури екологічної ніші визначаються точками на осях градієнтів сутнісних і несутнісних факторів і ресурсів. Коли фактор не діє, зникає або консервується, або організм уникає його, мігруючи, то ніша цього організму чи виду кардинально змінює свою конфігурацію. Отже, екстраполяція з математики в екологію поняття багатовимірний простір як визначення екологічної ніші дозволило сформулювати достатньо плідну і загально визнану концепцію, у надрах якої виявляються цілком очевидна її відносність та певна абстрактність, які потребують переосмислення та доповнення. Геометрична модель багатовимірного простору біологічного виду має бути модифікована відповідно до екологічного змісту.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Бигон М., Харпер Дж., Таузенд К. Экология. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
Гершензон С.М. Основы современной генетики. – К.: Наук. думка, 1979. – 619 с.

- Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980. – 407 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
- Куликов С.М. Введение в начертательную геометрию многомерных пространств. – М.: Машиностроение, 1970. – 84 с.
- Марков М.В. Геоботаника. – М.: Высш. шк., 1962. – 450 с.
- Одум Ю. Основы экологии. В 2 т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 628 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 450 с.
- Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. – М.: Колос, 1967. – 608 с.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
- Шанда В.И. Экологические ниши культурбиогеноценозов: теоретический контекст // Биогеноценолог. исслед. лесов техноген. ландшафтов степи Украины. – Д.: ДГУ, 1989. – С. 94-102
- Шанда В.І. Елементи теорії екологічної ніші // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д.: ДДУ, 1998. – С. 38-43.

Надійшла до редколегії 10.01.01