

**АСПЕКТИ ТЕОРІЇ ЕКОЛОГІЧНОЇ НІШІ***Криворізький державний педагогічний університет*

У теорії екологічної ніші актуальними є узагальнення, переосмислення, аксіоматизація існуючих уявлень, формування проблематики, поглиблення та розширення її як теоретичної абстракції та реальної сутності.

*Ключові слова:* екологічна ніша, валентність, система, багатовимірний простір, адаптаціогенез.

W. I. Shanda

*Kyryvyy Rig state pedagogical university***ASPECTS OF THE ECOLOGICAL NICHE THEORY**

The generalizations, axiomatization, reconsideration of existing representations, problems formulating, their expansion as a theoretical abstraction and real essence proved to be key elements for the ecological niche theory.

*Key words:* ecological niche, valency, system, multidimensional space.

Елементи теорії екологічної ніші викладені в працях багатьох авторів (Одум, 1975, 1986; Риклефс, 1979; Федоров, 1980; Грант, 1980; Пианка, 1981; Джиллер, 1988; Бигон, 1989; Шанда, 2002).

Проблема екологічної ніші покриває все поле екологічної науки, є однією з визначальних у фундаментальній екології та екосистемології (Шеляг-Сосонко, 1969; Риклефс, 1979; Грант, 1980), специфічно окреслює теорії існування індивіду, популяції виду, угруповання, біосфери, їх структури, функцій, розвитку, адаптацій та еволюції. Різносторонні загальні та спеціальні розробки в теорії екології (і, зокрема, біогеоценології) забезпечують поступальний розвиток учення про екологічну нішу. Розширення полів бачення в теорії екологічної ніші, переосмислення існуючих уявлень, гіпотетичні та аксіоматичні побудови, аналітичний і синтетичний підходи, узагальнення є необхідною умовою поглиблення теорії угруповань організмів (Сукачев, 1964; Дылис, 1969; Шеляг-Сосонко, 1969; Одум, 1975, 1986; Івашов, 1991; Федоров, 1980; Мыщик, 1998; Дідух, 1998; Голубець, 2000; Миркин, 2001; Шанда, 2002; Чернишенко, 2006). Екологічна ніша є складним і неоднозначним поняттям поліфундаментального та поліфункціонального характеру.

Метою дослідження є узагальнити основні уявлення та власне бачення сутності і значущості екологічної ніші, визначити її особливості, властивості та закономірності на основі загальнонаукової та дисциплінарної екологічної методології.

У класичному розумінні екологічна ніша може бути представлена рядом неальтернативних визначень, які окреслюють всі аспекти її об'єктивної багатогранності. Екологічна ніша – це: 1) комплекс явищ і процесів, який складається в екосистемі за участю виду та забезпечує йому певні межі для реалізації екологічного та генетичного потенціалів, описується рядом мінливих станів, у яких здатний утримуватися вид і має вираз в гомологічних рядах ситуацій, залежних від сезонної та річної динаміки угруповання; 2) сукупність перемінних величин, градієнтів екологічних факторів і ресурсів, яка інтегрується на основі своїх взаємодій, середовищевірної та саморегулятивної діяльності виду; 3) реалізовані потенції виду в певному екоотопі по наявному комплексу факторів, з усіма можливостями різного суміщення, синергізму, антагонізму, заміщення, нейтралізму факторів і ресурсів, які потребує та які витримує вид; 4) максимально можливий об'єм екологічного простору угруповання, що може займати, проте цього не завжди досягає вид, внаслідок блокування його розвитку іншими видами, абіотичним, біогенним середовищем.

Екологічну нішу можна розглядати не тільки як багатовимірний простір, але також як сутнісну силу, активність нішеформуєчого виду при зовнішньому середовищеворенні. Екологічна ніша не є стабільним виділом екологічного простору угруповання: вона варіює в залежності від станів виду та угруповання. Екологічна ніша виду є місцем в сітчастій структурі екосистеми, а екологічна ніша екосистеми – в екосистемах більш високих рангів. Вона не тільки внутрішньоекосистемна сутність: є види, ніші яких пов'язані з багатьма екосистемами. Екологічна ніша біологічного виду має індивідуальний спектр екологічних факторів, який постійно змінюється, формуючи в кожному конкретний момент нові комбінації. Безперечно, що градієнти чутливості індивідів, видів коливаються на фоні взаємодій, інтегрування екологічних факторів, життєдіяльності та розвитку організмів. Екологічні спектри угруповань відбивають потенціал екологічного простору в забезпеченні того або іншого числа ніш певних видів.

Теорія екологічної ніші включає пошуки та осмислення: 1) ролі генотипу в реакціях і адаптаціях; 2) характерних рис фенотипу; 3) потенціальних можливостей виду та угруповання; 4) таксономічних і екоморфічних спектрів.

В її теорії парадоксальними було оперування планіметричними, одноплосинними поняттями (ширини, накладання, перекриття ніш) та її образами як багатовимірних просторових об'єктів від хмароподібної форми до сфероїду невизначеної форми чи гіперболоїду обертання зі складними топографічними внутрішньою та зовнішньою поверхнями (Шанда, 2002). Планіметричні зображення екологічних ніш, як проєкцій просторових фігур на площину, доцільніше замінити уявленнями про взаємопроникнення, дотичність, вміщення (знаходження меншого в більшому), часткового або повного суміщення просторових фігур з урахуванням нестабільності їх об'ємів і постійної рухливості.

Вивільнення від прямої геометричної моделі багатовимірного простору в теорії екологічної ніші є необхідним, тому що при відрахунку від нульової точки за полями бачення залишаються інтегративне реагування виду, яке може розширювати екологічну валентність виду за межі критичних точок або звужувати її.

Просторові образи екологічної ніші, як теоретичної абстракції, в уявленнях більшості авторів є розмитими. Оперування конкретними факторіально-ресурсними показниками, серед яких якийсь, якісь або багато з них, на думку деяких дослідників, є основними рушіями життєдіяльності, розвитку та взаємин організмів, не завжди може бути виправданим і правомірним, тому що може не відповідати станам і потребам організмів, в усій їх об'єктивно існуючій множині.

Відповідно до реального факторіально-ресурсного стану будь-якого біологічного виду в екосистемі логічно припустити нульовий рівень забезпеченості (відсутність її), внаслідок чого споживання можна розглядати як атрибутивну властивість виду, або готовність, яка не може бути реалізована при будь-якому рівні потреб. Така ситуація, як можлива або об'єктивно існуюча в біоценозі для певного виду щодо якогось фактора чи ресурсу, дозволяє виділити особливий клас екологічних ніш, у якому типи характеризуються на основі відсутності забезпечення, але при всіх інших існуючих критеріях визначення.

Наявність потреб, готовності до сприймання факторів і споживання ресурсів та екологічна обумовленість такого стану при відсутності забезпечення може виявлятися як тимчасова, періодична чи випадкова ситуація, яка переводить біологічний вид у недіяльний, латентний стан, близький до нього, або обумовлює міграцію, загибель.

Формалізовано тип екологічної ніші може виражатися в комбінаціях різних рівнів потреб, готовності до приймання факторів і споживання ресурсів та нульового ними забезпечення.

Потреби організмів щодо сприймання факторів, споживання ресурсів описуються періодами різних рівнів потреб та нульового рівня в типологічній періодичній системі ніш. Сутнісно теоретичне нульове забезпечення, нульові потреби можуть комбінуватися з різними рівнями готовності до споживання.

Багатовимірний екологічний простір угруповання організмів, як абстрактно визначена та реально відчленована сутність, включає відповідні специфічні об'єми видів, окре-

слені критичними точками на осях екологічних факторів, ресурсів. Вийти за межі вкладання щось меншого в щось велике достатньо складно. Ніші не є незалежними фігурами, які заповнюють гіперпростір угруповання, – вони його складають на основі взаємопроникнення, вкладання одних в інші, що призводять до їх взаємних змін. Ніша одного й того ж виду в різних угрупованнях по-різному складається та розвивається. Вона має якісні та кількісні відмінності своїх ознак і властивостей. Екологічна ніша будь-якого біологічного виду характеризує всю сукупність умов, у взаємодії з якими вид забезпечує своє існування в угрупованні. Екологічна ніша є інтегративним цілим, тому що вона може розширювати або звужувати простір (окреслений амплітудами) індивіду, популяції, виду щодо певного екологічного фактора, ресурсу або їх сукупностей.

У проблематиці екологічної ніші слід визначати не аутекологічну чи синекологічні амплітуди (Шеляг-Сосонко, 1969), а синекологічний об'єм як реалізовану екологічну нішу. При цьому можуть бути дво- або багатобічне приростання чи спадання таких об'ємів. На певних стадіях онтогенезу стан ніші одного і того ж виду може змінюватися у факторіальних і ресурсних потребах і спеціалізаціях.

Об'ємно-просторові уявлення про ніші виявляються в судженнях щодо незаповнення або наявності вільних ніш. Ніші не можуть бути порожніми або вільними, поки в угруповання не проник вид, здатний освоїти частину екологічного простору екосистеми в процесі своєї активності. Ніша є похідне активності виду та середовища, у якому він адаптований. Генотипічний потенціал індивіду, виду може реалізуватися в умовах різного їх положення на осях екологічних факторів, необов'язково оптимальних.

В аксіоматиці теорії екологічної ніші відзначимо: 1) ніша не вичерпує всіх можливостей виду; 2) вид може існувати в угрупованні за рахунок заміщення лімітуючих факторів; 3) для виду суттєвими є умови, що наближаються до оптимальних; 4) екологічні ніші одного і того самого виду в різних угрупованнях відзначаються якісною специфікою та різними кількісними виразами; 5) екологічна ніша виду не завжди окреслює можливості всіх його популяцій; 6) ареал виду включає всі варіації його екологічних ніш; 7) екологічні ніші популяцій існують у межах інтегральної видової ніші; 8) внутрішньопопуляційна гетерогенність визначає індивідуальні варіації ніш у межах градієнтів екологічних факторів та екологічних валентностей популяцій; 9) якщо зміна адаптаційних можливостей виду не відповідає динаміці умов угруповання, то вид елімінується з нього; 10) екологічна ніша певним чином виражає просторово-часову континуальність популяції, виду, угруповання; 11) ніш, які не суміщаються, не існує; 12) суміщення чи взаємопроникнення ніш є закономірністю структури угруповань; 13) ніші еволюціонують швидше, ніж види; 14) в угрупованнях утримуються ті види, поліморфність яких зберігає резерви адаптацій до змін середовища; 15) види, які не дають спалахів поліморфізму при зміні умов та не еволюціонують, елімінуються з угруповань; 16) стійкість виду залежить від відповідності його екологічних амплітуд екологічним; 17) критичні точки факторів екотопу можуть обмежувати існування виду; 18) адаптивні можливості виду екологічно обумовлені та не використовуються до кінця; 19) вид може займати різні об'єми екологічного простору угруповання на фоні внутрішньопопуляційних та міжпопуляційних взаємовідносин, адаптацій і мінливості, відповідно конкретним градієнтам екологічних факторів; 20) ніша може перебудовуватися під впливом зовнішніх, позаекосистемних, внутрішньо-екосистемних та внутрішньонішових факторів; 21) уявлення про екологічні ніші включають теорію взаємодій в живій природі, оскільки біотичне середовище, як система взаємозв'язків багатьох видів, є невід'ємною умовою існування організмів; 22) в угрупованні здатні співіснувати тільки ті види, негативна взаємодія або однобічні негативні дії яких не захоплюють їх критичних періодів росту та розвитку, або певним чином компенсуються чи уникаються.

Теорію екологічної ніші слід доповнити онтогенетичними аспектами: мігруючі форми та види, з повним перетворенням в онтогенезі, можуть перебувати в різних екологічних нішах або в різних зонах однієї екологічної ніші. Один і той самий вид залежно від онтогенетичного стану може виконувати різні функції в одному або різних угрупованнях (наприклад, метелики, жуки та їх личинки). Зміни екологічних функцій виду можуть бути обумовлені як онтогенетично, так і екологічно. Екологічна

обумовленість залежить від внутрішньо- та зовнішньоекологічних причин, включаючи нестабільність абіотичного середовища та біотичних зв'язків. Збігання ніш може змінюватися в онтогенезі. Метелики через личиночну листоїдну стадію, після метаморфозу, переходять на зовсім іншу форму фітофагії. Отже, один і той самий вид може мати різні трофічні ніші в процесі онтогенезу зі зміною зв'язків.

Теорія екологічної ніші в значній мірі захоплена проблематикою негативних явищ при збіганні ніш, конкуренції, але практично не опрацьованими є проблеми синергізму, нейтралізму та позитивних взаємодій. На наш погляд, цілком доцільно ставити під сумнів багаторазово обговорювану проблему збігання екологічних ніш, тому що воно ніколи не може бути повним і пов'язане з одним, двома або декількома факторами чи ресурсами середовища, що спільно використовується двома або більшою кількістю організмів або популяцій. Суміщення екологічних ніш окремих видів не завжди є негативним – різні хижаки можуть відловлювати різних тварин з гетерогенних популяцій. Відмітимо також, що: 1) конкуренцію неможливо відчленити від інших впливів, взаємодій, у тому числі позитивних і нейтралізму; 2) можливо, що присутність одного виду включає механізм користування тим або іншим фактором або ресурсом другим видом; 3) суміщення ніш може бути «вигідним» видам однобічно чи взаємно; 4) взаємодії видів можуть мати різні ефекти; 5) реакції видів можуть скривлюватися різними факторами; 6) у біотичному підпросторі ніші важливим є співжиття, нейтралізм, симбіоз, а не антагонізм; 7) є різні варіації та комбінації нейтралізму, антибіозу та симбіозу взаємодіючих видів у статистичній та динамічній; 8) одним із законів співжиття є незбігання в часовій та просторовій певних максимальних потреб видів, тобто уживаються ті форми, максимуми потреб яких не збігаються; 9) у взаємодії двох і більшої кількості видів можуть бути ситуації, коли ніша одного виду суміщена з багатьма нішами і цей стан може змінюватися за напрямом і формою або нейтралізуватися; 10) об'єми збігання ніш та взаємодій можуть бути різними та змінюватися; 11) різні типи взаємодій у використанні середовища живими організмами є об'єктивною реальністю живої природи; 12) негативні, позитивні дії та взаємодії, різні реакції, нейтралізм властиві видам на фоні факторів середовища з їх безпосереднім контактуванням або без нього при збіганні та незбіганні в часовій; 14) усі види угруповання розвиваються в напрямку реалізації своїх потенцій росту, розвитку, розмноження чисельності, експансії, міграції, розповсюдження в межах простору угруповання та поза ним; 15) для факторіальної системи ніші характерними є: а) невизначальність та неоднозначність факторів та їх градієнтів; б) інтеграція факторів з їх незаміщенням, накладанням, компенсацією, підсиленням, нейтралізацією; в) є різні системно чи інтегративно обумовлені реакції індивіду, популяції, виду; 17) у балансі угруповань є види, які ніколи не реалізують значної потенціальної, генетично та екологічно можливої, чисельності та адаптованості.

Екологічна ніша як об'єкт теоретичного осмислення у фундаментальній екології відзначається такими ознаками, як 1) специфічність; 2) складність; 3) об'ємність; 4) певна відчленованість в екологічному просторі угруповання; 5) багатозначна обумовленість. Властивостями екологічної ніші є: 1) дискретність; 2) значна різноякісність складових; 3) зовнішнє та внутрішнє середовиществорення; 4) динамічність складових; 5) здатність до зміни об'єму та стереобудови.

Теорія екологічної ніші безпосередньо пов'язана з уявленнями про сітчасту мережисту структуру життя, яку слід розглядати з позицій багатобічних взаємодій організмів. Трофічні ланцюги та сітки, біохімічні ланцюги та сітки відбивають багатосторонні трофічні та хімічні зв'язки. Є ланцюги та сітки взаємообумовленого існування. У такій системі взаємозалежностей можуть бути лімітуючі ланки чи фактори. Слід також відзначити, що ланцюги та сітки взаємозв'язків – це багатоступінчасте передавання позитивних та негативних впливів, яке може змінюватися при збереженні певного стану системи чи його зміні. Слабкі ланки в трофічних сітках можуть призводити до змін фаготрофії та трофічної спеціалізації. Одні і ті самі організми (індивіди), популяції, види можуть бути компонентами різних угруповань. Трофічні сітки можуть бути значно ширші екосистемних, захоплювати урочища (комплекси біогеоценозів), цілі або й різні біоми. Наприклад, хижі птахи в степовому ландшафті

можуть «контролювати» природні, природно-антропогенні урочища та різні культурбіоценози. Отже, екологічні ніші окремих видів є місцем у трофічній сітковій структурі не елементарної екосистеми (біогеоценозу), а взагалі комплексу угруповань. Рухливі види, фаготрофи взагалі, та особливо, хижаки, вписуються в трофічні сітки надугруповань різних рангів: їх переміщення визначається здобуванням їжі.

У багатомірному екологічному просторі угруповання мають місце різні комбінації умов, реакцій та поведінки в часові: А – градації змін (0 – відсутність, 1 – слабкі, 2 – середні, 3 – сильні зміни); В – напружень факторів; С – тривалості, впливів, взаємодій, реакцій (1 – мала, 2 – середня, 3 – велика тривалість). Д – відсутністю (0), слабкими (1), середніми (2), сильними (3) реакціями. У цілому формула життєдіяльності виду може визначатися на основі дії певного числа факторів, напружень, рівнів реакцій, тривалості дій та реакцій з певними градаціями. Поведінка виду за градієнтами факторів указує на рівні адаптованості (0-1-2-3) та сутність життєздатності. Можливе загальне число комбінацій різних станів видів угруповання можна відбивати формулами, що є суттєвим при визначенні інформаційної ємкості угруповання.

У моделях екологічних просторів угруповань організмів і ніш біологічний вид може займати різні позиції на осях факторів і ресурсів між нижніми і верхніми критичними точками, або при інтегративному реагуванні розширювати свої можливості та виходити за межі цих точок. У багатовимірному екологічному просторі угруповання організмів будь-якому біологічному виду належить певний об'єм, тобто простір, окреслений його критичними точками. У межах кожної екологічної амплітуди на осях екологічних факторів і ресурсів вид може займати різні положення в зонах оптимуму, нижнього та верхнього екстремумів, або виходити за їх межі внаслідок інтегративної реакції. Екологічні амплітуди будь-якого біологічного виду щодо того чи іншого фактора чи ресурсу характеризують в цілому багатовимірний простір цього виду. Ю. Одум (1975), доповнюючи «закон» толерантності, відмітив: 1) організми можуть мати широкий діапазон толерантності щодо одного фактора, та вузький діапазон щодо іншого; 2) організми з широким діапазоном толерантності за всіма факторами звичайно найбільш широко поширені; 3) якщо умови по одному екологічному фактору неоптимальні для виду, то може звужитися діапазон толерантності щодо інших екологічних факторів; 4) у природі організми дуже часто існують в умовах, не відповідних оптимальному значенню того чи іншого фізичного фактора, визначеного в лабораторії; 5) період розмноження є звичайно критичним: багато факторів середовища стають лімітуючими. Межі толерантності для особин, насіння, яєць, ембріонів, проростків і личинок значно вузьчі, ніж для дорослих рослин і тварин.

Як закономірності екологічної ніші ми виділяємо: 1) екологічні потреби, реакції, толерантність будь-якого виду щодо сприймання та споживання певного фактора чи ресурсу мають відповідати об'єму екологічного простору екотопу з ефектами скривлення, суміщення, компенсації, заміщення, інтеграції; 2) стійкість виду в угрупованні сутнісно залежить від відповідності спектра його екологічних амплітуд екоотопічним, вид може утримуватися в екоотопі, якщо його критичні точки не виходять за межі екстремумів будь-якого екоотопічного фактора та цей фактор не заміщується, або його невідповідність екоотопу визначається несуттєвими для нього факторами та ресурсами в той чи інший період функціонування; 3) ритм активності видів має збігатися з оптимальним для нього ритмом умов екотопу; 4) адаптивні потенційні можливості виду в екосистемі не використовуються до кінця, що може бути умовою збереження його при сукцесіях в активному або латентному стані; 5) ніші генетично та екологічно близьких видів відзначаються гомологічністю екологічних спектрів й адаптацій. Еволюційно екологічні ніші в угрупованнях сформувалися так, що біологічні види примножували: 1) здатність максимально використовувати ресурси та фактори угруповання; 2) адаптованість і витривалість; 3) можливість утримувати свої екологічні позиції; 4) розвиватися в напрямку реалізації екологічного та генетичного потенціалів.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Бигон М. Екологія / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таузенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.  
Голубець М. І. Екосистемологія. – Л.: Поллі, 2000. – 316 с.

- Грант В.** Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980. – 407 с.
- Джиллер П.** Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
- Дідух Я. П.** Популяційна екологія. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
- Дылис Н. В.** Структура лесного биогеоценоза. – М.: Наука, 1969. – 54 с.
- Емельянов И. Г.** Разнообразие и устойчивость биосистем // Успехи современной биологии. – 1994. – Т. 114, вып. 3. – С. 304-318.
- Ивашов А. В.** Биогеоценологические системы и их атрибуты // Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115-129.
- Миркин Б. М.** Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
- Мыщик Л. П.** Закон экологической реактивности // Екологія та ноосферологія. – 1998. – Т. 4, № 1-2. – С. 58-66.
- Одум Ю.** Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
- Одум Ю.** Основы экологии. – М.: Мир, 1986. – 628 с.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 450 с.
- Риклефс Р.** Основы общей экологии. – М.: Мир, 1979. – 424 ч.
- Солбриг О.** Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
- Сукачев В. Н.** Основы лесной биоценологии. – М.: Наука, 1964. – 564 с.
- Травлеев А. П.** Опыт детализации структурных компонентов лесного биогеоценоза в степи // Вопросы степного лесоведения. – Д.: ДГУ, 1973. – Вып. 4. – С. 6-18.
- Травлеев А. П.** О пространственно-функциональной структуре лесных, едафотопов в степи // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов. – Д.: ДГУ, 1978. – С. 139-140.
- Травлеев А. П.** Научные основы техногенной биогеоценологии // Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной Украины. – Д.: ДГУ, 1989. – С. 4-9.
- Федоров В. Д.** Экология / В. Д. Федоров, Т. Г. Гильманов. – М.: МГУ, 1980. – 464 с.
- Чернишенко С. В.** Динаміка лісових біогеоценозів степової зони України: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Д.: ДНУ, 2006. – 36 с.
- Шанда В. І.** Екологічна ніша як об'єкт теорії фундаментальної екології // Екологія та ноосферологія. – 2002. – Т. 12, № 3-4. – С. 8-14.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.** До питання про синекологічну та аутоекологічну амплітуду видів. – Укр. ботан. журн. – 1969. – 25, № 3. – С. 34-39.

*Надійшла до редколегії 16.01.08*