

---

# БІОГЕОЦЕНОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ

---

---

УДК 581.524

В. І. Шанда

## СКЛАДНІСТЬ І ДИНАМІЧНІСТЬ ЕКОЛОГІЧНИХ НИШ БІОЛОГІЧНИХ ВИДІВ

*Криворізький державний педагогічний університет*

Екологічна ніша, як багатовимірний простір біологічного виду, є нестабільною онтогенетично та екологічно обумовленою сутністю. Як теоретична абстракція та реальне явище вона відзначається множиною проявів активності, взаємодій, реакцій, адаптацій і функціональною значущістю в існуванні та еволюції біогеоценозів, генотипічними та онтогенетичними залежностями.

*Ключові слова: ніша, багатовимірний простір, вид, адаптація, біогеоценоз.*

В. И. Шанда

*Криворожский государственный педагогический университет*

## СЛОЖНОСТЬ И ДИНАМИЧНОСТЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ БИОЛОГИЧЕСКИХ ВИДОВ

Экологическая ниша, как многомерное пространство биологического вида, является нестабильной онтогенетически и экологически обусловленной сущностью. Как теоретическая абстракция и реальное явление она отличается множественностью проявлений активности, взаимодействий, реакций, адаптаций, динамики и функциональной значимостью в существовании и эволюции биогеоценозов, генотипическими и онтогенетическими зависимостями.

*Ключевые слова: ниша, многомерное пространство, вид, адаптация, биогеоценоз.*

V. I. Shanda

*Krivoy Rog State Pedagogical University*

## COMPLEXITY AND DYNAMICS OF ECOLOGICAL NICHEs OF BIOLOGICAL SPECIES

An ecological niche, as multidimensional space of biological species, is an unstable essence dependent on ontogenetic and ecological sciences. It can be theoretical abstraction and the real phenomenon. The ecological niche characterized by multiplicity of displays of activity, interactions, reactions, adaptations, dynamics and functional existing and evolutionary meaningfulness of biogeocenoses.

*Key words: niche, multidimensional space, species, adaptation, biogeocenosis.*

Формування уявлень про екологічну нішу біологічного виду відзначається сутнісною спряженістю з розвитком проблематики загальної, факторіальної екології, біогеоценології. Узагальнюючі спеціальні та часткові розробки теорії екологічної ніші (Одум, 1986; Риклефс, 1979; Федоров, 1980; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Солбриг, 1982; Джиллер, 1988; Бигон, 1989; Миркин, 2001; Шанда, 2002, 2007) сприяють розширенню полів її бачення при опорі на популяційні, геоботанічні, біогеоценологічні дослідження (Марков, 1962; Сукачев, 1964; Шеляг-Сосонко, 1969; Травлеев, 1973, 1978, 1989; Ємельянов, 1984, 1999; Ивашов, 1991; Голубець, 1995, 2002; Дідух, 1998; Мицик, 1998; Злобин, 1989; Царик, Жилиев, 1989; Жилиев, 2005).

Термінологічно екологічна ніша є близькою і порівнюваною з поняттями «екологічний простір», «амплітуда», «валентність», «спектр» тощо. В. Грант (1980) відзначив, що фундаментальна ніша Дж. Е. Хатчинсона є близькою до того, що екологи

рослин і геоботаніки називають екологічною амплітудою або межами толерантності, тобто характеризує потенціальну область, яку може займати вид, але не нішу. П. Джиллер (1981) назвав екологічну нішу спектром ресурсів, що використовуються організмами. Аналіз факторіально-ресурсної суті екологічних ніш біологічних видів (Шанда, 2007) дозволив сформувати в першому наближенні їхню статичну періодичну типологічну систему, показати онтогенетично залежні варіації екологічних ніш при взаємодії видів.

Мета та методологія досліджень визначаються: 1) аналізом складності та динамічності явищ і процесів, які характеризують екологічні нішу, простір, спектр біологічного виду на основі елементно-компонентного підходу, формалізації, екстраполяцій; 2) уточненням деяких власних позицій у цьому контексті.

## РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Теорія екологічної ніші розвивається в напрямку її поглиблення, розширення, переосмислення, деталізації її суті та спряжених з нею понять. Уявлення про екологічний простір біологічного виду, як усяку можливу множину комбінацій значень (координат у ньому) екологічних факторів (Федоров, 1980), є майже тотожним з визначенням екологічної ніші (Піанка, 1981) як багатовимірного простору, координатами якого є точки на осях екологічних факторів, які відповідають таким їхнім значенням, що забезпечують існування виду. Екологічний простір біологічного виду (у межах будь-якого царства живої природи) ми розуміємо як невизначено велику множину факторів і ресурсів, факторіально-ресурсну систему, яка інтегрована з його активністю (специфічним середовищевтворенням, функціонуванням, розмноженням, поширенням у просторі біогеоценозу тощо).

Цей простір окреслюється критичними точками амплітуд екологічних факторів і ресурсів. Його крайні варіанти на межах нижнього та верхнього екстремумів характеризують теоретично можливі форми екологічних ніш. У стереометричних моделях екологічної ніші сферіодного чи гіперболоїдного обертання типу зі складними внутрішніми та зовнішніми топографічними поверхнями (Шанда, 2002, 2007) відрахунки екологічних амплітуд ведуться не від нульових точок, а від довільно взятих на осях екологічних факторів, ресурсів і форм активності виду. Це дає можливість показати вірогідний стан, положення біологічного виду на будь-якій з осей за межами критичних точок, внаслідок інтегративного розширення чи звуження можливостей існування виду (толерантності) щодо будь-яких фактора, ресурсу чи активності. Отже, окремі варіанти екологічної ніші того чи іншого виду можуть виходити за межі екологічного простору, як ми його розуміємо.

Екологічний простір біологічного виду не завжди може повністю використовуватися ним на основі екологічного (екотопічного, біотичного) або онтогенетичного «виключення», зупинки, блокування певних реакцій, форм активності, сприймання факторів, споживання та використання ресурсів. Відповідно до цього змінюються просторові конфігурації екологічних ніш і форми екологічних спектрів видів, які залучені в такі явища та процеси.

Екологічний простір є виразом множинної варіативності екологічної ніші біологічного виду. Екологічний простір і ніша біологічного виду мають розглядатися як абстрактні (багатовимірні), так і реальні сутності, які відображають стани активності виду та загалом умови середовища. Ресурси та фактори в системі екологічного простору мають різні ємності, концентрації, напруженість, діапазон впливу на певні функції, ознаки та властивості організмів. Їхні параметри по-різному відповідають потребам, використанню, споживанню та сприйманню організмами.

У кожний момент свого існування, на фоні онтогенетичної та екологічної обумовленості, генотипічної норми реакції біологічний вид займає різні позиції (точки) у межах кожної амплітуди екологічного фактора, ресурсу або тієї чи іншої форми активності (чи поза ними), що окреслює мінливий об'єм його екологічної ніші. Осі біотичних факторів і ресурсів є глибоко індивідуалізованими, на них мають бути показані (по-різному) основні типи впливів взаємодій – позитивні, негативні, переходи між ними та нейтралізм.

Екологічні ніші багатьох видів можуть достатньо варіювати на фоні невичерпного чи такого ресурсу, споживання якого може блокуватися якимось фактором або прискорюватися. Зміни в забезпеченні ресурсами чи факторами змінюють активність виду, викликаючи різні адаптації, зміни поширення в просторі, міграції.

Екологічна ніша є: 1) специфічним динамічним комплексом факторів, ресурсів середовища та специфічної активності виду в цьому середовищі; 2) екологічним простором факторів і ресурсів ендегенного і екзогенного характеру, що забезпечує існування виду та його рухомі середовищевірні функції. Видова індивідуальна специфічність і різні рівні сумісності лежать в основі взаємообумовленого існування видів у біогеоценозі. Відповідно до специфічної природи та активності того чи іншого виду складаються певні рівні забезпеченості факторами, ресурсами та їхнього сприймання, використання, споживання. Специфічні та неспецифічні потреби різних видів узгоджуються при різнорівневому використанні необмежених, обмежених і формованих видами факторів і ресурсів, при їхній доступності та недоступності. Середовищевірні функції біологічних видів можуть розширювати екологічний простір біогеоценозу: проникнення в нього та утримання позицій біологічним видом може не зменшувати, а збільшувати його факторіально-ресурсну ємність. Саморегулювання стану біологічного виду, на основі прямих і зворотних зв'язків в екосистемі, визначає його лабільність у межах екологічної ніші. Динамічні позиції, координати реальних екологічних ніш, мають бути розглянуті за всіма показниками сприймання та реагування на фактори споживання ресурсів при їхніх змінах. Екологічні ніші одного і того ж біологічного виду в різних екотопах (біогеоценозах) можуть мати сутнісні відмінності і визначати різні стани виду: довготривалий оптимум, біляоптимальний, білянижньоекстремальний, біляверхньоекстремальний.

Динаміка екологічних ніш відзначається зміною їхніх координат у багатовимірному просторі біологічного виду на осях екологічних факторів і ресурсів залежно від їх екологічно обумовлених реакцій, на які можуть накладатися синергізм, антагонізм або нейтралізм. Суміщення та взаємопроникнення ніш є неповним, неоднотимним, дискретним, мозаїчним, динамічним так само, як їхня стереобудова.

У теорії екологічної ніші слід відзначити: 1) аутоекологічні та синекологічні критичні точки нижнього та верхнього екстремумів біологічних видів можуть не збігатися; 2) позиція (точка, координата) виду на кожній з осей екологічних факторів або ресурсів є відповідною загальному онтогенетичному та функціональному стану біологічного виду; 3) за певних умов позиції виду можуть виходити за межі критичних точок на осях екологічних факторів і ресурсів; 4) екологічні валентності виду можуть розширюватися або звужуватися чи бути стабільними в онтогенезі.

Екологічні ніші біологічних видів мають таксономічну та екоморфічну специфіку, вони як феномени існування біологічних видів потребують глибокого осмислення з позицій синтетичної теорії еволюції.

Просторово-функціональну ємність біогеоценозу, що формується сукупністю факторів і ресурсів, інтегрованих із середовищевірними функціями та активністю біоценозу, ми схильні розглядати як поняття, близьке його екологічному простору. Вона не вичерпується екологічними нішами біологічних видів, які складають біоценоз. Ця ємність використовується видоспецифічно та неспецифічно на основі взаємообумовленого існування організмів, при наявності невикористаних факторів і ресурсів відновлювальної та невідновлюваної природи.

Певна надмірність факторіально-ресурсної ємності біогеоценозів є їхньою атрибутивною властивістю та відображає об'єктивні закономірності їхнього складу, функціонування, динаміки та розвитку. Біогеоценози є інерційними системами гомеостатичного характеру, що забезпечує загальний напрям підтримання складу, будови, функціонування та розвитку на фоні збурювальних впливів.

З усього комплексу факторів і ресурсів екологічного простору біогеоценозу кожний біологічний вид використовує тільки ті, які відповідають його специфічній природі, чи ті, поза впливом яких він не може існувати.

Екологічний простір біогеоценозу має багатовимірну природу, він характеризується різними рівнями напружень, концентрації, діапазонів дії екологічних факторів,

екологічними функціями абіогенних і біокосних структур, складністю біотичних взаємодій. Загалом середовище біогеоценозу відзначається термічним, газовим, гідрологічним, світловим, хімічним і біохімічним режимами, які слугують абіотичними бар'єрами для втиснення нових видів. Біотичне середовище, як сітьова структура взаємообумовленого існування видів у біогеоценозі, є системою біотичного опору проникненню інших видів та підтримання видової стабільності біогеоценозу.

Екологічний простір біогеоценозу є динамічною сезонно, річно, багаторічно варіативною сукупністю факторів і ресурсів, забезпечується екологічними умовами та функціонуванням біоценозу. Він є відносно відчленованою від інших системою абіотичних, біокосних і біотичних факторів і ресурсів, характеризується різними їхніми напруженістю, концентрацією, діапазоном дії та взаємодією з іншими угрупованнями на цих же основах.

Кожен біогеоценоз може специфічно та неспецифічно реагувати на порушення свого складу та функціонування компонентів і елементів. Характер реакцій загалом залежить від особливостей порушень і включення еколого-автоматичних процесів гомеостазу та гомеорезу. Неспецифічними змінами в біогеоценозах є: 1) переформування складу, будови та зв'язків; 2) порушення загального та біохімічного середовища; 3) відтворення зниклих, усунених чи мігрованих видів від потенційних банків діаспор у субстратах або поява нових на основі ецезису; 4) заповнення простору біогеоценозу на оновленій основі; 5) зміни середовищевірних функцій; 6) вияв нових адаптивних залежностей взаємообумовленого існування видів; 7) збільшення екологічного поліморфізму та генетичної гетерогенності. Як специфічне реагування біогеоценозів на порушення складу, будови та зв'язків біогеоценозів можна виділити: 1) розмноження певних видів; 2) специфічні зміни загального та біохімічного середовища.

Біогеоценоз не є мозаїкою екологічних ніш біологічних видів, він є їхньою інтегративною системою, у якій реалізуються нішетвірні та нішеруйнівні явища, процеси, зв'язки. При змінах біогеоценозів мікроеволюційні явища та процеси (мутації, генетичний дрейф) забезпечують, на основі екологічних ліцензій, утримання видів у сукцесіях та їхнє просторове просування в нові угруповання.

Загальна картина складання, функціонування, розвитку біогеоценозів та взаємообумовленого існування організмів є неповною, з'ясованою тільки в окремих, загальних фрагментах на рівнях макро- і мезорозмірностей організмів.

Кожному біологічному виду властивим є своє специфічне питома споживання, сприймання, використання ресурсу, фактора, тобто його специфічна питома забезпечуюча ємність потреб для функціонування, росту, розвитку, реакцій, адаптацій, розмноження. У цій ємності потреб вид не виходить за межі генотипічно визначеної норми, яка може коливатися. Мутації, за винятком заборонених, можуть давати різні аномалії форм розвитку (нанізм, гігантизм, неотенію) і фізіолого-біохімічних змін. Відсутність певних забезпечуючих ресурсів або факторів у біогеоценозі унеможливає існування біологічного виду, якщо ці ресурси або фактори якимось чином не замінюються або не компенсуються.

Зміна станів організмів і їхніх функцій обумовлена онтогенетично та екологічно. Це виражається нормами реакції, яка виявляється на індивідуальному та екосистемному рівнях. Генотипічна норма реакції характеризує фенотипічні зміни індивіду на фоні впливу того чи іншого фактора чи ресурсу. На популяційному та екосистемному рівнях виявляється як специфічне, так і неспецифічне реагування, зміни, які обумовлюються ендо- та екзогенно. Ємність і споживання ресурсу можуть порізному співвідноситися: споживання при відтворенні ресурсу може не зменшувати його, ресурс може збільшуватися при споживанні, коли відтворення йде інтенсивно, та зменшуватися, коли відтворення відсутнє або слабе.

Проблема надмірності будь-якого ресурсу мало обговорювалася стосовно внутрішньопопуляційних і міжпопуляційних взаємовідносин організмів. Різні організми ценопопуляцій і загалом популяцій у межах ценозу можуть неоднаково реагувати на таку надмірність, збільшувати чисельність і змінювати характер взаємодій у популяції або між популяціями.

Споживання будь-якого ресурсу може розширюватися за межі його наявності або звужуватися за межі мінімального залежно від умов. Ресурси різних типів порізному можуть бути відображені в потребах і споживанні організмами. Надлишковий, невикористаний ресурс може бути основою для розмноження організмів. Надлишковість здатна забезпечувати реалізацію потенційних можливостей біологічних видів за певних умов, а обмеженість – блокувати їх.

У теорії екологічної ніші (Шанда, 2007), відповідно до певних абстрагування та формалізації, статичну факторіально-ресурсну періодичну типологічну систему (табл. 1) можна будувати на основі критеріїв потреб – D (demand), споживання – C (consumption), забезпечення – G (guarantee), обумовленості – F (factori).

Потреби (D) у факторах і ресурсах будь-якого виду (організму) можуть бути різними в певні періоди існування (онтогенетичні, сезонні) від нульових ( $d_0$ ) до градуйованих у ряді  $d_1 - d_2 - d_3$  (малі, середні, великі). Споживання (C) може бути відсутнім ( $c_0$ ) або відповідно градуйованим за подібним рівнями  $c_1 - c_2 - c_3$ . Забезпечення (G) може бути низьким ( $g_1$ ), середнім ( $g_2$ ), достатнім ( $g_3$ ). Теоретично можлива відсутність забезпечення ( $g_0$ ) не може вписатися в систему потреб і споживання.

Факторіальна (середовищна) обумовленість (F) потреб, забезпечення, споживання визначається станами відсутності впливів ( $f_0$ ), слабкою ( $f_1$ ), середньою ( $f_2$ ), сильною ( $f_3$ ) стимуляцією, слабким ( $f_4$ ), середнім ( $f_5$ ), сильним ( $f_6$ ) пригніченням.

У факторіально-ресурсній статичній періодичній типологічній системі екологічних ніш (табл. 1) рівні потреб складають великі періоди, рівні споживання на цьому фоні є підперіодами.

Ряди різної обумовленості проходять через період потреб і підперіоди споживання в межах кожного періоду і вкладаються в різні періоди забезпечення потреб біологічного виду чи організму.

Періодична типологічна система екологічних ніш показує по-різному обумовлені комбінації потреб, їхнє забезпечення та споживання в стані певного біологічного ряду у факторіально-ресурсному об'ємі будь-якого угруповання організмів.

Споживання ресурсів і сприймання життєво важливих (а також фонових) факторів (сонячної та радіоактивності, електромагнітних полів, атмосферного тиску) може мати різний характер відносно умов середовища угруповання та етапів онтогенезу. Ця обумовленість визначає (як при повному, так і при недостатньому забезпеченні потреб) нижній, верхній екстремуми (критичні точки) і оптимум споживання чи сприймання.

Потреби D від нульових ( $d_0$ ) до їх різних рівнів ( $d_1 - d_2 - d_3$ ) по-різному можуть комбінуватися у взаємодії двох або більшого числа, видів. Число таких комбінацій визначається формулою  $4^n$ , де n – число видів.

Екологічна ніша уявляється нами як дискретна багатовимірна сутність динамічної природи. Нестабільність екологічної ніші визначається динамікою життєдіяльності, функціонування, адекватних і неадекватних генетично обумовлених реакцій організму і загалом біологічного виду. Розгортання генетичної програми (генотипу) на фоні онтогенетичної та екологічної обумовленості визначає структурне та функціональне положення біологічного виду в системі біогеоценозу. Екологічна ніша може розглядатися як функція та здобуток організму в його онтогенезі.

Координатами екологічної ніші в її просторовому уявленні є мінливі точки, перемінні величини градієнтів екологічних факторів і ресурсів на їхніх осях.

Екологічну нішу біологічного виду характеризують такі динамічні показники, як швидкість реагування, сприймання, споживання та використання екологічних факторів і ресурсів.

Сприймання факторів чи споживання ресурсу залежить від їхньої швидкості, інтенсивності, з якою вид використовує ці фактори чи ресурси.

Відповідно до цього факторіально-ресурсну періодичну типологічну систему екологічних ніш (Шанда, 2007) можна модифікувати, увівши як критерій екологічної обумовленості швидкість. Тоді факторіально-ресурсна типологічна періодична система, яка була статичною (табл. 1), набуває динамічного виразу (табл. 2) з відповідними типологічними формулами, побудованими на заміні критерію F критерієм V (що дасть можливість показати темп часових змін у сприйманні факторів і споживанні ресурсів ( $v_1$  – повільний,  $v_2$  – середній,  $v_3$  – швидкий)).





Динамічність екологічних ніш є їхньою атрибутивною властивістю. Формули: 1)  $d_1, g_1, c_1, v_1$  – показує незначний рівень потреб, забезпеченості з повільним рівнем споживання; 2)  $d_2, g_2, c_2, v_2$  – показує середні рівні потреб, забезпеченості та швидкості споживання тощо.

Приземне повітря, ґрунт (субстрати взагалі), водне середовище як комплексні ресурси, фактори існування та зони специфічної активності різних біологічних видів є біокосними системами, специфічно сформованими діяльністю живих організмів. Функціонування цих систем, на фоні невизначеної множини просторово-часових впливів біотичних і абіотичних факторів, визначає існування, адаптації, розвиток та еволюцію біологічних видів.

Споживання ресурсів може мати різні вирази. Збіги потреб можуть бути конкурентними та позаконкурентними (безконфліктними). Наявність ресурсу визначає різні рівні споживання залежно від специфіки виду, що потребує цього ресурсу. Теоретично та практично припустимими є ситуації, коли: 1) надмірність ресурсу для обох видів є позаконкурентною; 2) при цій же умові конкурентною; 3) надмірність ресурсу для одного виду є мінімальною для іншого; 4) може бути мінімальна забезпеченість при максимумах потреб обох видів; 5) може бути мінімальна забезпеченість при мінімальних потребах обох видів; 6) мінімальна забезпеченість ресурсом є оптимумом тільки для одного виду; 7) максимальна забезпеченість при мінімумах потреб обох видів тощо. Забезпечення ресурсами може бути неоднозначним і таким, де потреби загалом збігаються.

Зонально визначені ресурси та фактори абіотичної природи, біокосні структури та середовищевірні функції організмів складають факторіально-ресурсну ємність будь-якого біогеоценозу. У ньому, як у надвеликій відкритій системі, має місце постійна рухомість інформації та речовин, односпрямований потік енергії в ланцюгах живлення на основі фото- або хемосинтезу.

Певна факторіально-ресурсна надлишковість біогеоценозів є закономірним явищем у їхньому існуванні. Цей резервний надлишковий фонд сприяє його видам і тим, які в нього проникають і утримуються. Факторіально-ресурсна надмірність біогеоценозу забезпечує реалізацію потенціальних можливостей видів на фоні їхнього взаємообумовленого існування.

Сутність екологічних просторів і ніш біологічного виду є невіддільною від уявлень про його екологічний спектр. Це поняття (Быков, 1957) характеризує сукупність і співвідношення екологічних амплітуд біологічного виду. При цьому, ми відзначимо, на фоні фенотипічної норми реакції, онтогенетичного стану та екологічної обумовленості. Екологічні спектри є динамічними сутностями. Просторовим формалізованим виразом екологічного спектру є екологічний простір. Екологічний спектр відображає потенціальні можливості біологічного виду. Екологічні амплітуди є дискретними. Позиції виду в їхніх межах є нестабільними, перемінними при множинній обумовленості існування виду. Кожна з точок екологічної амплітуди може бути позицією біологічного виду на осі того чи іншого фактора в певний момент існування, незалежно від того, де знаходиться ця точка в межах амплітуди: ближче чи далі від оптимуму, нижнього чи верхнього екстремуму. Це обумовлюється еколого-автоматичними процесами, які регулюють і окреслюють контури екологічної ніші в той чи інший період онтогенезу та впливу ценозу.

Аутекологічні амплітуди (толерантність) щодо того чи іншого фактора можуть бути ценотично (синекологічно) звужені або розширені. Відповідно до цього можна визначати аут- і синекологічні спектри біологічних видів, а координати екологічних ніш на осях екологічних факторів багатовимірного простору виду є ценотично обумовленими. Також синекологічно обумовленим є екологічний простір будь-якого біологічного виду. Певні потреби у факторах і ресурсах в онтогенезі можуть необоротно зникати в певні періоди існування організму, як, наприклад, потреби в материнському молоці у ссавців, батьківських турботах у ссавців і птахів, високій гідратурі клітин у багатьох організмів у ранньому онтогенезі. На різних етапах онтогенезу вид може існувати в межах різних градієнтів одного і того ж фактора чи ресурсу, як, наприклад, температур, вологості, елементів живлення. Біологічний вид автоматично



оптимізує, синхронізує своє положення на осях екологічних факторів. Позиції виду в межах кожної функціональної реакції є адаптивними, забезпечуючи його функції в кожний даний момент.

Екологічні амплітуди певних факторів і ресурсів біологічних видів у біогеоценозах по-різному співвідносяться щодо їх сприймання, споживання, забезпеченості та відповідності екологічним. Якщо амплітуда, межі витривалості біологічного виду за певними факторами або ресурсами вищі екологічної, то вид не може тривало утримуватися в біогеоценозі, навіть при наявності нейтралізуючої, доповнюючої, компенсуючої дії в цьому напрямку всієї біогеоценотичної системи.

## ВИСНОВКИ

Екологічний простір, ніша, амплітуда, валентність, спектр є спряженими генотипічно, онтогенетично та екологічно залежними динамічними сутностями, які складаються як інтегровані системи активності виду та впливу факторів і ресурсів середовища.

У теорії екологічної ніші необхідним є вивільнення від геометричної моделі багатовимірного простору з відрахунками від якоїсь однієї нульової точки. Сприйнятливими є сферіодна та гіперболоїдна моделі обертання такого багатовимірного простору, у яких ці фігури мають складні топографічні внутрішню та зовнішню поверхні з довільним позначенням амплітуд на осях екологічних факторів і ресурсів.

Такий підхід дозволяє показ зменшення чи збільшення (звуження чи розширення) екологічної валентності біологічного виду за рахунок інтеграції його активності та ресурсів і факторів середовища.

Екологічний простір біологічного виду є виразом множинної варіативності його екологічних ніш. На фоні онтогенетичної, екологічної обумовленості та генотипічної норми реакції біологічний вид змінює свої позиції в межах амплітуд екологічних факторів і ресурсів.

Для екологічних ніш характерними є видоспецифічність (у межах кожного царства живої природи), онтогенетична та екологічна динамічність, відповідність мікроеволюційним явищам і процесам у біогеоценозі. Біогеоценоз не є просторовою мозаїкою екологічних ніш, а інтегрованою системою активності біоценозу та функцій екотопу, у якій діють нішетвірні та нішеруйнівні явища та процеси.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Бигон М.** Екологія / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таузенд. – М. : Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
- Быков Б. А.** Экологический словарь / Б. А. Быков. – Алма-Ата : Наука, 1988. – 246 с.
- Голубець М. А.** Екосистемологія / М. А. Голубець. – Львів : Поллі, 2000. – 316 с.
- Голдовский А. М.** Основы учения о состояниях организмов / А. М. Голдовский. – Л. : Наука, 1977. – 116 с.
- Голубець М. А.** Саморегуляція механізмів у живих системах біосфери / М. А. Голубець // Екологія та ноосферологія. – 1995. – Т. 1, № 1-2. – С. 22-38.
- Голубець М. А.** Стратегія популяцій рослин у природних і антропо-змінених екосистемах Карпат / М. А. Голубець, Й. В. Царик. – Львів : ЄвроСвіт, 2001. – 160 с.
- Грант В.** Эволюция организмов / В. Грант. – М. : Мир, 1980. – 407 с.
- Джиллер П.** Структура сообщества и экологическая ниша / П. Джиллер. – М. : Мир, 1988. – 184 с.
- Дідух Я. П.** Популяційна екологія / Я. П. Дідух. – К. : Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
- Дылис Н. В.** Структура лесного биогеоценоза / Н. В. Дылис. – М. : Наука, 1969. – 54 с.
- Емельянов И. Г.** О понятии «емкость среды» / И. Г. Емельянов // Биогеоценологические исследования на Украине. – Львов : Ин-т ботаники, 1984. – С. 8-11.
- Емельянов И. Г.** Разнообразие и устойчивость биосистем / И. Г. Емельянов // Успехи современной биологии. – 1994. – Т. 114, вып. 3. – С. 304-318.
- Жиляев Г. П.** Жизнеспособность популяций растений / Г. П. Жиляев. – Львов : Ин-т экологии Карпат, 2005. – 304 с.
- Злобин Ю. А.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю. А. Злобин. – Казань : КазГУ, 1989. – 146 с.
- Ивашов А. В.** Биогеоценологические системы и их атрибуты / А. В. Ивашов // Общая биология. – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115-129.

- Марков М. В.** Геоботаника / М. В. Марков. – М. : Высш. шк, 1962. – 450 с.
- 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 / Л. П. Мыщик // Экологія та ноосферологія. – 1998. – Т. 4, № 1-2. – С. 58-66.
- Одум Ю.** Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
- Одум Ю.** Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. – Т. 1 – 628 с.
- Пианка Э.** Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – 450 с.
- Риклефс Р.** Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М. : Мир, 1979. – 424 с.
- Солбриг О.** Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М. : Мир, 1982. – 488 с.
- Сукачев В. Н.** Основы лесной биоценологии / В. Н. Сукачев. – М. : Наука, 1964. – 564 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.** Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, К. В. Глотов. – М. : Наука, 1973. – 274.
- Травлеев А. П.** Опыт детализации структурных компонентов лесного биогеоценоза в степи / А. П. Травлеев // Вопросы степного лесоведения. – Вып. 4. – Д. : ДГУ, 1973. – С. 6-18.
- Травлеев А. П.** О пространственно-функциональной структуре лесных эдафотопов / А. П. Травлеев // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов. – Д. : ДГУ, 1978. – С. 139-140.
- Травлеев А. П.** Научные основы техногенной биогеоценологии / А. П. Травлеев // Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной Украины. – Д. : ДГУ, 1989. – С. 4-9.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 327 с.
- 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 біол. наук / С. В. Чернишенко. – Д. : ДНУ, 2006. – 36 с.
- Шанда В. І.** Екологічна ніша як об'єкт теорії фундаментальної екології / В. І. Шанда // Екологія та ноосферологія. – 2002. – Т. 12, № 3-4. – С. 8-14.
- Шанда В. І.** Елементи факторіально-ресурсної суті екологічних ніш біологічних видів та їх типологічні періодичні системи / В. І. Шанда // Екологія та ноосферологія. – 2007. – Т. 18, № 1-2. – С. 16-27.
- Шанда В. І.** Теоретичні аспекти складу рослинних угруповань / В. І. Шанда // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Вип. 2. – Д. : ДДУ, 1998. – С. 56-60.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.** До питання про синекологічну та аутоекологічну амплітуду видів / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Укр. ботан. журн. – 1969. – 25, № 3. – С. 34-39.

*Надійшла до редколегії 04.03.09*