

ЕЛЕМЕНТИ ФАКТОРІАЛЬНО-РЕСУРСНОЇ СУТІ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ БІОЛОГІЧНИХ ВИДІВ ТА ЇХ ТИПОЛОГІЧНІ ПЕРІОДИЧНІ СИСТЕМИ

Криворізький державний педагогічний університет

Фактори та ресурси як складові екологічного простору угруповань організмів і біологічних видів є недостатньо розчленованими в теорії екологічної ніші. Потреби, запити, забезпечення та споживання ресурсів і сприймання факторів екзо-, ендо- та онтогенетично багатобумовлені.

Екологічні ніші, як теоретичні абстракції та реальні сутності, можуть бути описані типологічними періодичними факторіально-ресурсною, онтогенетично-функціональною, іншими системами та їх суміщенням при взаємодіях двох видів.

Ключові слова: ніша, фактор, ресурс, потреба, забезпечення, споживання, конкуренція, факторіально-ресурсний обсяг екосистеми, період.

V. I. Shanda

Kryviy Rig State Teacher's Training University

ELEMENTS OF THE FACTORIAL-RESOURCE ESSENCE OF THE ECOLOGICAL NICHES AND THEIR TYPOLOGICAL PERIODIC SYSTEMS

Ecological niches, as theoretical abstractions and real essences, can be described by periodic typological factorial-resource, ontogenetic-functional and other systems and also by their combination by interaction of two species

Keywords: niche, factor, resource, necessities, providing, consumption, competition, period, ecosystem.

Засновки та елементи теорії екологічної ніші (Одум, 1975, 1986; Риклефс, 1979; Грант, 1980; Федоров, 1980; Пианка, 1981; Солбриг, 1982; Джиллер, 1988; Бигон, 1989; Миркин, 2001; Шанда, 2002) та різноспрямовані теоретичні розробки в теорії екології та біогеоценології (Марков, 1962; Сукачев, 1964; Дылис, 1969; Шеляг-Сосонко, 1969; Травлєєв, 1973, 1978, 1989; Емельянов, 1984, 1994; Івашов, 1991; Голубець, 1995, 2000; Дідух, 1998; Мьшик, 1998; Шанда, 1998) дозволяють розвивати уявлення про нішу як теоретичну абстракцію та реальну сутність, будувати стерео- та планіметричні моделі та оперувати ними.

У теорії екологічної ніші недостатньо деталізованими є уявлення про фактори та ресурси як складові екологічного простору угруповань організмів, де онтогенетично та середовище-обумовлені позиції біологічних видів є досить лабільними.

Мета досліджень – аналіз факторіально-ресурсної суті екологічної ніші, взаємодій видів, побудова на основі принципів екстраполяції, формалізації та абстрагування типологічних періодичних систем екологічних ніш, а також показ суміщення ніш при взаємодії двох видів.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Екологічна ніша є одним з фундаментальних понять теорії екології. Вона як абстрактна та реальна сутність визначає існування біологічного виду в екосистемі (біогеоценозі) на фоні всього комплексу умов і можливої (за цих умов) активної, середовищевірної ролі виду, популяції, індивіду.

Розвиток уявлень про екологічну нішу Е. Піанка (1981) прослідковує в послідовному ряді наближених формулювань: функціональна роль виду та його положення в угрупованні організмів (Дж. Гріннел); місце виду в біотичному середовищі та його відношення до їжі та ворогів (К. Елтон), весь діапазон умов, при яких існує та відтворює себе особина або популяція, або певний об'єм багатовимірною простору, який займає вид, при цьому кожний вимір відповідає одному з мінливих факторів

(Дж. Хатчінсон); місце в просторі або біотопна ніша (В. Оллі); положення або статус організму в екосистемі, що впливає з його структурних адаптацій, фізіологічних реакцій і поведінки (Ю. Одум), загальна сума адаптацій організмової одиниці, при цьому її можна зобразити як набір точок у просторі середовища (Е. Піанка).

Екологічна ніша є об'єктивним явищем існування, функціонування та розвитку будь-якого організму, популяції та виду в цілому, у межах певного біогеоценозу. Вона може характеризуватися як процес, тому що є динамічною сукупністю ендотичних та екзогенних (цено- та позациентичних явищ і процесів), середовищотворення та середовищокористування організму, популяції та виду.

Просторові образи екологічної ніши як теоретичної абстракції в уявленнях більшості авторів є розмитими (Шанда, 2002). Образ ніші як якогось об'єму в багатовимірному просторі (гіпероб'ємі), або набору точок у просторі угруповання (Піанка, 1981), або якогось місця в просторі екологічних факторів, або екологічному просторі (Федоров, 1980) досить прямолінійно визначає об'ємно-смісні відношення (як вкладання чогось малого в щось велике) будь-якого біологічного виду до всієї сукупності факторів угруповання. Таке формулювання не в достатній мірі відповідає активним нішеформуючим функціям організмів, їх інтеграції та розумінню ніші як похідної середовища та активності біологічного виду.

Екологічний простір угруповання організмів як абстрактна та реальна сутність, похідною якої є забезпечення існування (ніш) біологічних видів, безсумнівно, слід пов'язати з уявленнями В. М. Маркова (1962), який у 1938 р. визначав усю сукупність ценогенних умов як екологічний об'єм, а число видів нормально (оптимально) існуючих в угрупованні - як видову ємність.

І. Г. Смелянов (1984) під ємністю середовища розумів увесь його енергетичний запас, перетворений в ресурси. Р. Ріклефс (1979) ємність середовища вважав числом особин, потреби яких забезпечуються його ресурсами. Зауважимо, що ресурси можуть мати не тільки енергетичну функцію (повітря, вода, тощо є ресурсами малоенергетичними).

Відзначимо, що існування виду пов'язане не тільки з ресурсами, але й з факторами середовища: наявність ресурсів живлення може блокуватися освітленням або температурою тощо.

Фактори та ресурси, як явища та процеси, можуть не бути полями прямих або опосередкованих взаємодій організмів (фізичні поля, рівень сонячної активності, радіаційний фон, температура, хімізм середовища тощо), але впливати на їх формування та розвиток.

У загальноекологічному розумінні ресурси – це тіла неживої та живої природи, їх біогенні та біокосні похідні, хімічні елементи та сполуки, що визначають склад організмів, енергія (фізичні поля, випромінювання), які залучаються в процеси життєдіяльності, простір, час, тобто екзогенні та ендогенні явища, процеси, які забезпечують існування та еволюцію організмів.

Фактори як поняття, що характеризують певну однопричинну силу існування організмів як підпорядкованих, може включати ресурси, тобто те, що споживається, використовується: елементи побудови тіла і забезпечення потреб та активності в середовищі.

Факторіально-ресурсний об'єм угруповання організмів є середовищем, в якому інтегруються абіотичні, біогенні, біотичні (як активність видів) фактори та ресурси.

Будь-який біологічний вид в угрупованні забезпечується специфічним факторіально-ресурсним об'ємом (ценогенною часткою, виділом, які визначають вихідні умови його існування) та своєю активністю, яка може розширювати або звужувати цей об'єм за рахунок специфічного видового середовищотворення.

Екологічний або факторіально-ресурсний об'єм угруповання є обмеженим і забезпечує тільки певну його таксономічну та екоморфічну ємність, тобто видову чисельність та екоморфічний склад, за будь-якою системою екоморф (1969). На фоні цієї обмеженості можна визначити існування в угрупованні тих організмів, факторіально-ресурсні потреби яких є видоспецифічними або неспецифічно розподілені в угрупованні за його просторовою та функціональною організованістю. Визначальною осно-

вою взаємо- обумовленого існування організмів є просторово-часовий незбіг їх потреб і рівнів споживання ресурсів або сприймання життєво важливих факторів.

Різного рівня збіг потреб і споживання, сприймання ресурсів і факторів може бути відображене суміщенням екологічних просторів біологічних видів. В абстрактних просторових моделях ніш (від сферичної до гіперболоїду обертання) сутнісними є складні топографічні зовнішня та внутрішня поверхні. Різні морфи цих поверхонь, як факторіально-ресурсні потреби (поля або сфери), можуть взаємопроникати на певну глибину просторового тіла ніші (що характеризує рівень конкуренції чи інших впливів) або не дотикатися, що визначає нейтралізм (Шанда, 2002).

Січення просторових фігур на тому чи іншому рівні суміщення мають відображати специфіку взаємодій, яка формалізовано може бути виражена різними схемами.

Оперування в реальних ситуаціях і в різних моделях конкретними факторіально-ресурсними показниками, коли серед них якийсь або якісь, на думку деяких дослідників, є основними рушіями активності та взаємин організмів, не завжди може бути виправданими, тому що може не відповідати об'єктивним станам, потребам організмів, рівням споживання ресурсів в усій їх об'єктивній множинній обумовленості.

Факторіально-ресурсна ніша будь-якого біологічного виду (організму) обумовлена індивідуальною фенотипічною нормою реакції (активністю) та ценотичними умовами.

Запити та потреби організмів щодо забезпечуючих їх існування факторів і ресурсів складають ценотично, онтогенетично та хроноекологічно (біоритмологічно) залежні ланцюги від нульових до видоспецифічних максимальних значень на фоні всього об'єктивного комплексу активних, неактивних у певні періоди, індіферентних чинників і біотичних умов з явищами і процесами, міжорганізмевих антагонізму, синергізму, нейтралізму.

Сприймання, споживання та використання факторів і ресурсів під впливом абіотичних, біотичних факторів та етапів онтогенезу є видоспецифічними.

Ніші біологічних видів з їхніми позиціями або станами факторіально-ресурсного використання, активності та адаптивності у екологічному просторі угруповання організмів є різними.

Стани біологічних видів (Голдовский, 1977) в угрупованнях характеризуються повною життєдіяльністю та високою реактивністю (біоз) (Мыцик, 1998), обмеженою життєдіяльністю та зниженою реактивністю (гіпобіоз), відсутністю життєдіяльності та реактивності (анабіоз) і перехідним періодом з відсутністю реактивності від життєдіяльності до її припинення (мезабіоз). Ці стани відзначаються різними факторіально-ресурсними потребами, рівнями їх сприймання та споживання, комбінування яких на основі принципів круга або нерівнобічного багатокутника дозволяє будувати типологічні періодичні системи екологічних ніш і їх сумішень при взаємодіях видів (рис. 1).

Е. Піанка (1981) відмітив, що ідея створення періодичних таблиць екологічних ніш, на зразок періодичної системи хімічних елементів Д. І. Менделєєва, ускладнюється великим числом вимірів і їх неперервністю. Деякі трофічні характеристики ніш дозволили Е. Піанці (1981, с. 293, рис. 7.16) побудувати спрощену «періодичну» систему, де первинні продуценти та різні консументи пов'язані на основі трофічних зв'язків, у межах континууму K і R – відбору. Створення формалізованих типологічних періодичних систем екологічних ніш є їх систематизацією, визначеннями на основі періодичності рівнів їх критеріїв та екологічної обумовленості.

Установлення типів ніш залежить від періодичності комбінування рівнів потреб, забезпечення, сприймання факторів і споживання ресурсів.

Розчленування та деталізація факторів і ресурсів, у їх невизначено великій сукупності, як усього того, що обумовлює екологічний простір виду, є достатньо складним, певним чином умовним, але необхідним оперативним заходом для поглиблення теорії екологічної ніші.

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

Потреби (D) в факторах і ресурсах будь-якого виду (організму) можуть бути різними в певні періоди існування (онтогенетичні, сезонні) від нульових (d_0) до градуїюваних у ряді $d_1 - d_2 - d_3$ (малі, середні, великі). Споживання (C) може бути відсутнім (c_0) або відповідно градуїюваним за подібними 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, особливо споживання.

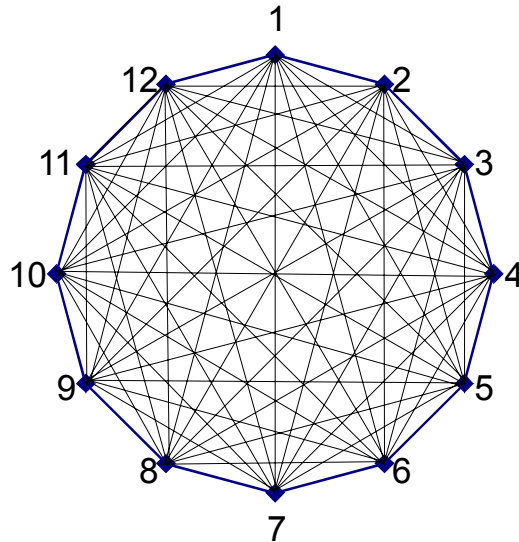


Рис. 1. Принцип круга для суміщення блоків факторіально-ресурсних типів екологічних ніш двох видів

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 періодичній типологічній системі екологічних ніш (табл. 1) рівні потреб складають великі періоди, рівні споживання на цьому фоні є підперіодами. Ряди різної обумовленості проходять через періоди потреб і підперіоди споживання в межах кожного періоду і вкладаються в різні періоди забезпечення потреб біологічного виду чи організму.

Споживання ресурсів і сприймання життєво важливих (а також фонових) факторів (сонячної та радіоактивності, електромагнітних полів, атмосферного тиску) може мати різний характер відносно умов середовищ 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.

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

Формалізований підхід у типології екологічних ніш може дати чисто абстрактні та реальні ситуативні їх формули, коли максимальні потреби збігаються з відсутністю ресурсів і максимальною можливістю споживання. Кожна формула характеризує

той чи інший тип екологічної ніші відповідно до критеріїв факторіально-ресурсного стану біологічного виду в екосистемі. Формула $d_0g_1c_0f_0$ характеризує нішу на фоні: відсутності потреб (щодо того чи іншого фактора або ресурсу (d_0)); низького, малого забезпечення цими факторами та ресурсами (g_1), відсутності їх споживання (c_0) і сутнісного впливу середовища (f_0); формула $d_3g_3c_3f_6$, визначає нішу з максимальними рівнями потреб, забезпечення, споживання та негативного впливу середовища.

Усі можливі стани екологічної ніші одного виду можуть комбінуватися (суміщатися) зі станом іншого виду при їх взаємодіях з відповідними реакціями нейтралізму або антагонізму. Поза такими формалізованими реакціями накладання лежать реальні ситуації одно- або двобічного стимулювання життєдіяльності двох видів або комбінації різних форм (антагонізм, синергізм, нейтралізм) у взаємодіях також трьох і багатьох видів. Збіги потреб двох або більшої кількості видів на фоні їх онтогенетичних станів, ценотичної залежності, рівнів забезпечення та різної активності споживання можна виражати різними варіаціями суміщення типологічних формул їх екологічних ніш.

Незалежно від онтогенетичної обумовленості можна по-різному визначати згідно з періодичною таблицею (табл. 1) суміщення екологічних ніш двох (можливо, більшої) кількості видів, оперуючи блоками періодів потреб «D» ($d_0 - d_1 - d_2 - d_3$), рівнів забезпечення «G» ($g_1 - g_2 - g_3$), «C» споживання ($c_0 - c_1 - c_2 - c_3$) при різних факторіальній обумовленості: $d_0g_1, d_0g_2, d_0g_3, d_1g_1, d_1g_2, d_1g_3, \dots$ (табл. 2, рис. 1). Суміщення формул екологічних ніш двох видів з різними потребами (d_0 і d_3) та різними рівнями забезпеченості (g_1 і g_3) на фоні ценотичних умов є показовим прикладом (табл. 3), але може бути багатоваріантним. Такі суміщення можна моделювати як пряме накладання блоків факторіально-ресурсної періодичної системи або варіативне суміщення рамок будь-яких блоків (рис. 2).

Таблиця 2

Блоки формул факторіально-ресурсних типів екологічних ніш, суміщення яких можливе при вивченні взаємодій біологічних видів

		Рівні потреб D												Рівні забезпечення G				
		d ₀			d ₁			d ₂			d ₃							
Р і в н о б у м о в л е н о с т і	f ₀																	g ₁
	f ₁																	
	f ₂																	
	f ₃			1			2			3				4				
	f ₄																	
	f ₅																	
	f ₆																	
																		g ₂
	f ₁																	
	f ₂																	
	f ₃																	
	f ₄																	
f ₅																		
f ₆																		
																	g ₃	
f ₁																		
f ₂																		
f ₃																		
f ₄																		
f ₅																		
f ₆																		
																	G	
		Рівні споживання C																
		c ₀	c ₁	c ₂	c ₃	c ₀	c ₁	c ₂	c ₃	c ₀	c ₁	c ₂	c ₃	c ₀	c ₁	c ₂	c ₃	

Періодична факторіально-ресурсна система екологічних ніш може бути також представлена відповідно до онтогенетичної обумовленості як онтогенетично-функціональна, в якій всі періоди, підперіоди та ряди формул типів мають певну онтогенетичну характеристику.

Таблиця 3

Суміщення факторіально-ресурсних формул екологічних ніш двох біологічних видів *A* / *B* на фоні різних потреб (d_0/d_3) і забезпечення (g_0/g_3), при однакових рівнях споживання ($c_0-c_1-c_2-c_3$) і екологічної обумовленості ($f_0-f_1-f_2-f_3-f_4-f_5-f_6$)

	d_0/d_3				
f_0	$d_0g_1c_0f_0$	$d_0g_1c_1f_0$	$d_0g_1c_2f_0$	$d_0g_1c_3f_0$	g_1/g_3
	$d_3g_3c_0f_0$	$d_3g_3c_1f_0$	$d_3g_3c_2f_0$	$d_3g_3c_3f_0$	
f_1	$d_0g_1c_0f_1$	$d_0g_1c_1f_1$	$d_0g_1c_2f_1$	$d_0g_1c_3f_1$	
	$d_3g_3c_0f_1$	$d_3g_3c_1f_1$	$d_3g_3c_2f_1$	$d_3g_3c_3f_1$	
f_2	$d_0g_1c_0f_2$	$d_0g_1c_1f_2$	$d_0g_1c_2f_2$	$d_0g_1c_3f_2$	
	$d_3g_3c_0f_2$	$d_3g_3c_1f_2$	$d_3g_3c_2f_2$	$d_3g_3c_3f_2$	
f_3	$d_0g_1c_0f_3$	$d_0g_1c_1f_3$	$d_0g_1c_2f_3$	$d_0g_1c_3f_3$	
	$d_3g_3c_0f_3$	$d_3g_3c_1f_3$	$d_3g_3c_2f_3$	$d_3g_3c_3f_3$	
f_4	$d_0g_1c_0f_4$	$d_0g_1c_1f_4$	$d_0g_1c_2f_4$	$d_0g_1c_3f_4$	
	$d_3g_3c_0f_4$	$d_3g_3c_1f_4$	$d_3g_3c_2f_4$	$d_3g_3c_3f_4$	
f_5	$d_0g_1c_0f_5$	$d_0g_1c_1f_5$	$d_0g_1c_2f_5$	$d_0g_1c_3f_5$	
	$d_3g_3c_0f_5$	$d_3g_3c_1f_5$	$d_3g_3c_2f_5$	$d_3g_3c_3f_5$	
f_6	$d_0g_1c_0f_6$	$d_0g_1c_1f_6$	$d_0g_1c_2f_6$	$d_0g_1c_3f_6$	
	$d_3g_3c_0f_6$	$d_3g_3c_1f_6$	$d_3g_3c_2f_6$	$d_3g_3c_3f_6$	
	C_0	C_1	C_2	C_3	

Онтогенетично-функціональна типологічна періодична система екологічних ніш відображає один з станів функціонування, активності біологічного виду, організму (споживання ресурсів, сприймання факторів) на фоні онтогенетичних етапів (стадій) організмів: ювенільного (*J*), репродуктивного (*R*), сенільного (*S*) та різних рівнів потреб організмів і їх забезпечення (табл. 4, 5, 6). У цілому вся факторіально-ресурсна типологічна періодична система екологічних ніш біологічних видів стосовно кожного з них може бути представлена в *J – R – S* або в інших варіантах, тобто відповідно онтогенетичного стану з різними комбінаціями потреб, забезпечення, споживання, екологічної обумовленості, але ми обмежуємося ілюстрацією окремих блоків та їх суміщень.

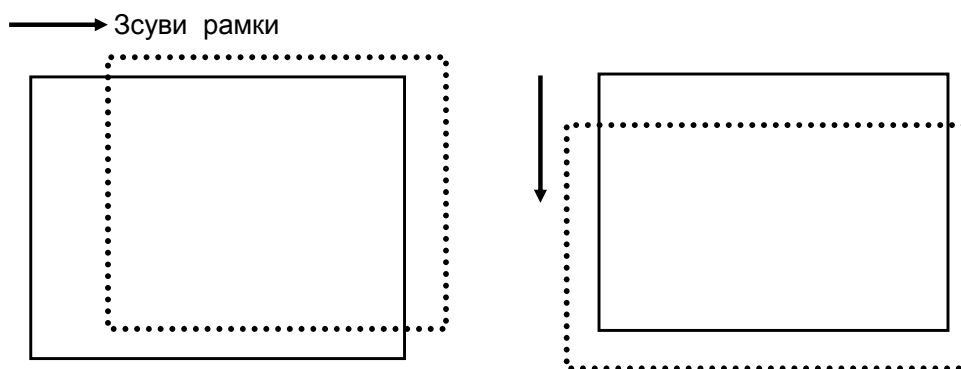


Рис. 2. Варіанти суміщення блоків формул екологічних ніш

Таблиця 4

Фрагмент онтогенетично-функціонально-типологічної періодичної системи:
ювенільний стан (J) біологічного виду, рівні обумовленості ($f_0-f_1-f_2-f_3-f_4-f_5$), потреб (d_3),
забезпечення (g_2), споживання ($c_0-c_1-c_2-c_3$)

Стадія онтогенезу		d_3				
	f_0	$d_3g_2c_0f_0j$	$d_3g_2c_1f_0j$	$d_3g_2c_2f_0j$	$d_3g_2c_3f_0j$	g_2
j	f_1	$d_3g_2c_0f_1j$	$d_3g_2c_1f_1j$	$d_3g_2c_2f_1j$	$d_3g_2c_3f_1j$	
	f_2	$d_3g_2c_0f_2j$	$d_3g_2c_1f_2j$	$d_3g_2c_2f_2j$	$d_3g_2c_3f_2j$	
	f_3	$d_3g_2c_0f_3j$	$d_3g_2c_1f_3j$	$d_3g_2c_2f_3j$	$d_3g_2c_3f_3j$	
	f_4	$d_3g_2c_0f_4j$	$d_3g_2c_1f_4j$	$d_3g_2c_2f_4j$	$d_3g_2c_3f_4j$	
	f_5	$d_3g_2c_0f_5j$	$d_3g_2c_1f_5j$	$d_3g_2c_2f_5j$	$d_3g_2c_3f_5j$	
	f_6	$d_3g_2c_0f_6j$	$d_3g_2c_1f_6j$	$d_3g_2c_2f_6j$	$d_3g_2c_3f_6j$	
		C_0	C_1	C_2	C_3	

Таблиця 5

Фрагмент онтогенетично-функціонально-типологічної періодичної системи:
репродуктивний стан (R) біологічного виду, рівні обумовленості ($f_0-f_1-f_2-f_3-f_4-f_5$), потреб (d_2),
забезпечення (g_1), споживання ($c_0-c_1-c_2-c_3$)

Стадія онтогенезу		d_2				
	f_0	$d_2g_1c_0f_0r$	$d_2g_1c_1f_0r$	$d_2g_1c_2f_0r$	$d_2g_1c_3f_0r$	g_1
$R(r)$	f_1	$d_2g_1c_0f_1r$	$d_2g_1c_1f_1r$	$d_2g_1c_2f_1r$	$d_2g_1c_3f_1r$	
	f_2	$d_2g_1c_0f_2r$	$d_2g_1c_1f_2r$	$d_2g_1c_2f_2r$	$d_2g_1c_3f_2r$	
	f_3	$d_2g_1c_0f_3r$	$d_2g_1c_1f_3r$	$d_2g_1c_2f_3r$	$d_2g_1c_3f_3r$	
	f_4	$d_2g_1c_0f_4r$	$d_2g_1c_1f_4r$	$d_2g_1c_2f_4r$	$d_2g_1c_3f_4r$	
	f_5	$d_2g_1c_0f_5r$	$d_2g_1c_1f_5r$	$d_2g_1c_2f_5r$	$d_2g_1c_3f_5r$	
	f_6	$d_2g_1c_0f_6r$	$d_2g_1c_1f_6r$	$d_2g_1c_2f_6r$	$d_2g_1c_3f_6r$	
		C_0	C_1	C_2	C_3	

Таблиця 6

Фрагмент онтогенетично-функціонально-типологічної періодичної системи:
сенільний стан (S) біологічного виду, рівні обумовленості ($f_0-f_1-f_2-f_3-f_4-f_5$), потреб (d_1),
забезпечення (g_3), споживання ($c_0-c_1-c_2-c_3$)

Стадія онтогенезу		d_1				
	f_0	$d_1g_3c_0f_0s$	$d_1g_3c_1f_0s$	$d_1g_3c_2f_0s$	$d_1g_3c_3f_0s$	g_3
S(s)	f_1	$d_1g_3c_0f_1s$	$d_1g_3c_1f_1s$	$d_1g_3c_2f_1s$	$d_1g_3c_3f_1s$	
	f_2	$d_1g_3c_0f_2s$	$d_1g_3c_1f_2s$	$d_1g_3c_2f_2s$	$d_1g_3c_3f_2s$	
	f_3	$d_1g_3c_0f_3s$	$d_1g_3c_1f_3s$	$d_1g_3c_2f_3s$	$d_1g_3c_3f_3s$	
	f_4	$d_1g_3c_0f_4s$	$d_1g_3c_1f_4s$	$d_1g_3c_2f_4s$	$d_1g_3c_3f_4s$	
	f_5	$d_1g_3c_0f_5s$	$d_1g_3c_1f_5s$	$d_1g_3c_2f_5s$	$d_1g_3c_3f_5s$	
	f_6	$d_1g_3c_0f_6s$	$d_1g_3c_1f_6s$	$d_1g_3c_2f_6s$	$d_1g_3c_3f_6s$	
		C_0	C_1	C_2	C_3	

Будь-які блоки типологічної періодичної онтогенетично-функціональної системи екологічних ніш можуть бути суміщені між собою відображаючи можливі взаємодії двох біологічних видів на фоні їх одного або різних онтогенетичних станів (табл. 7, 8).

Таблиця 7

Суміщення екологічних ніш двох видів А / В на фоні одного, S-онтогенетичного періоду (сенільний стан), відсутності потреб (d_0) і малого забезпечення (g_1), рівнів споживання ($c_0-c_1-c_2-c_3$), факторіальної обумовленості ($f_0-f_1-f_2-f_3-f_4-f_5-f_6$)

		d_0												
S/ S	f_0	$d_0g_1c_0f_0s$	$d_0g_1c_1f_0s$	$d_0g_1c_2f_0s$	$d_0g_1c_3f_0s$	g_1								
		$d_3g_3c_0f_0s$	$d_3g_3c_1f_0s$	$d_3g_3c_2f_0s$	$d_3g_3c_3f_0s$									
	f_1	$d_0g_1c_0f_1s$	$d_0g_1c_1f_1s$	$d_0g_1c_2f_1s$	$d_0g_1c_3f_1s$		g_1							
		$d_3g_3c_0f_1s$	$d_3g_3c_1f_1s$	$d_3g_3c_2f_1s$	$d_3g_3c_3f_1s$									
	f_2	$d_0g_1c_0f_2s$	$d_0g_1c_1f_2s$	$d_0g_1c_2f_2s$	$d_0g_1c_3f_2s$			g_1						
		$d_3g_3c_0f_2s$	$d_3g_3c_1f_2s$	$d_3g_3c_2f_2s$	$d_3g_3c_3f_2s$									
	f_3	$d_0g_1c_0f_3s$	$d_0g_1c_1f_3s$	$d_0g_1c_2f_3s$	$d_0g_1c_3f_3s$				g_1					
		$d_3g_3c_0f_3s$	$d_3g_3c_1f_3s$	$d_3g_3c_2f_3s$	$d_3g_3c_3f_3s$									
	f_4	$d_0g_1c_0f_4s$	$d_0g_1c_1f_4s$	$d_0g_1c_2f_4s$	$d_0g_1c_3f_4s$					g_1				
		$d_3g_3c_0f_4s$	$d_3g_3c_1f_4s$	$d_3g_3c_2f_4s$	$d_3g_3c_3f_4s$									
	f_5	$d_0g_1c_0f_5s$	$d_0g_1c_1f_5s$	$d_0g_1c_2f_5s$	$d_0g_1c_3f_5s$						g_1			
		$d_3g_3c_0f_5s$	$d_3g_3c_1f_5s$	$d_3g_3c_2f_5s$	$d_3g_3c_3f_5s$									
	f_6	$d_0g_1c_0f_6s$	$d_0g_1c_1f_6s$	$d_0g_1c_2f_6s$	$d_0g_1c_3f_6s$							g_1		
		$d_3g_3c_0f_6s$	$d_3g_3c_1f_6s$	$d_3g_3c_2f_6s$	$d_3g_3c_3f_6s$									
			C_0	C_1	C_2								C_3	

Видоспецифічність потреб і споживання, рівні забезпеченості цих потреб і споживання є об'єктивними явищами та процесами, варіації і суміщення яких у взаємодіях двох видів є невизначено великими.

При взаємодіях двох або більшого числа видів несутнісна та сутнісна різниця в потребах і рівнях споживання ресурсів, сприймання та використання факторів, реакції на таке споживання та сприймання є генетично видоспецифічним, онтогенетично та ценотично обумовленими. При збігові потреб таксономічно та екологічно близьких видів, має місце конкуренція. Різна швидкість споживання та використання ресурсу або фактору виявляється при будь-якому рівні забезпечення. Споживання може бути розведене в часові, тоді його інтенсивність не є сутнісною, але вид (організм) який включається через деякий період, після першого чи перших, може потрапити в несприятливу ситуацію, коли об'єм ресурсів або факторів уже обмежений. Використання ресурсів двома або декількома видами можна описати ситуаціями коли: 1) потреби та споживання є одночасними; 2) рівні потреб і швидкість використання по різному комбінуються в часові; 3) у використанні ресурсів послідовно чи одночасно включаються види з однаковими потребами та рівнями споживання.

Споживання одного і того ж ресурсу двома або більшою кількістю видів популяцій або організмів може по різному складатися щодо максимальних, середніх і мінімальних потреб з відповідними наслідками для їх існування. Ймовірні випадки співпадання потреб у співіснуванні видів в екосистемі можна спрощено, математично звести до певних кінцевих чисел, але екологічний зміст таких комбінацій (з перестановками чи без них) виявляється значно ширшим і глибшим

Таблиця 8

Суміщення екологічних ніш двох видів А / В на фоні різних онтогенетичних періодів репродуктивного (R) та ювенільного (J), різних потреб(d_1/d_3) і забезпечення (g_2/g_3), рівнів споживання ($c_0-c_1-c_2-c_3$) і факторіальної обумовленості ($f_0-f_1-f_2-f_3-f_4-f_5-f_6$)

		d_1/d_3					
R/J	f_0	$d_1g_2c_0f_0r$	$d_1g_2c_1f_0r$	$d_1g_2c_2f_0r$	$d_1g_2c_3f_0r$	g_2/g_3	
		$d_3g_3c_0f_0j$	$d_3g_3c_1f_0j$	$d_3g_3c_2f_0j$	$d_3g_3c_3f_0j$		
	f_1	$d_1g_2c_0f_1r$	$d_1g_2c_1f_1r$	$d_1g_2c_2f_1r$	$d_1g_2c_3f_1r$		
		$d_3g_3c_0f_1j$	$d_3g_3c_1f_1j$	$d_3g_3c_2f_1j$	$d_3g_3c_3f_1j$		
	f_2	$d_1g_2c_0f_2r$	$d_1g_2c_1f_2r$	$d_1g_2c_2f_2r$	$d_1g_2c_3f_2r$		
		$d_3g_3c_0f_2j$	$d_3g_3c_1f_2j$	$d_3g_3c_2f_2j$	$d_3g_3c_3f_2j$		
	f_3	$d_1g_2c_0f_3r$	$d_1g_2c_1f_3r$	$d_1g_2c_2f_3r$	$d_1g_2c_3f_3r$		
		$d_3g_3c_0f_3j$	$d_3g_3c_1f_3j$	$d_3g_3c_2f_3j$	$d_3g_3c_3f_3j$		
	f_4	$d_1g_2c_0f_4r$	$d_1g_2c_1f_4r$	$d_1g_2c_2f_4r$	$d_1g_2c_3f_4r$		
		$d_3g_3c_0f_4j$	$d_3g_3c_1f_4j$	$d_3g_3c_2f_4j$	$d_3g_3c_3f_4j$		
	f_5	$d_1g_2c_0f_5r$	$d_1g_2c_1f_5r$	$d_1g_2c_2f_5r$	$d_1g_2c_3f_5r$		
		$d_3g_3c_0f_5j$	$d_3g_3c_1f_5j$	$d_3g_3c_2f_5j$	$d_3g_3c_3f_5j$		
	f_6	$d_1g_2c_0f_6r$	$d_1g_2c_1f_6r$	$d_1g_2c_2f_6r$	$d_1g_2c_3f_6r$		
		$d_3g_3c_0f_6j$	$d_3g_3c_1f_6j$	$d_3g_3c_2f_6j$	$d_3g_3c_3f_6j$		
		C_0	C_1	C_2	C_3		

Різноваріантність збігів потреб (конкуренції) двох видів може по різному відбиватися на можливостях їх співрозвитку і життєдіяльності, при співпаданні або неспівпаданні цих потреб в часові, особливо стосовно по різному відновлюваних чи взагалі невідновлюваних ресурсів абіотичної чи біотичної природи, урівноваженості чи неурівноваженості об'ємів індивідуального споживання за одиницю часу. Потреби видів щодо певного ресурсу можуть не співпадати взагалі або по-різному співпадати в своїх виразах, силі та діапазонах: максимумах, середніх і мінімумах вимог. В деяких варіантах комбінування потреб видів А і В, щодо одного ресурсу, можна прослідкувати складність взаємин цих видів, абстрагуючись від інших потреб і їх обумовленості середовищем, онтогенетичним і фізіологічним станами видів : I. максимуми, оптимуми, мінімуми (амплітуди) потреб двох видів співпадають в межах споживаного ресурсу; II. екологічні валентності видів А і В щодо споживання певного ресурсу неоднакові: мінімум потреб виду В лежить за межами максимуму потреб виду А; максимум потреб виду В лежить за межами мінімуму потреб виду А; мінімум потреб виду В збігається з максимумом потреб виду А; мінімум потреб виду А збігається з максимумом потреб виду В; середній рівень потреб виду В збігається з максимумом потреб виду А; мінімум потреб виду В не досягає середнього рівня потреб виду А; середній рівень потреб виду В збігається з мінімумом потреб виду А; максимум потреб виду В не досягає середнього рівня потреб виду А; максимум потреб виду В не досягає середнього рівня потреб виду А; мінімум потреб виду В збігається з середнім рівнем потреб виду А; максимум потреб виду В збігається з середнім рівнем потреб виду А; мінімум потреб виду В знаходиться нижче середнього рівня потреб виду А; максимум потреб виду В знаходиться вище середнього рівня потреб виду А; середні рівні потреб видів А і В збігаються; мінімум потреб виду В не досягає мінімуму потреб виду А; і максимум потреб виду В не досягає максимуму потреб виду А. Такі комбінації можуть бути ускладненими.

ВИСНОВКИ

Уявлення про екологічну нішу як факторіально-ресурсні позиції виду в його екологічному просторі в онтогенезі недостатньо опрацьовані з позицій теорії екосистем, системного та елементно-структурного підходів. Ніша є підпростором екологічного простору виду та певним об'ємом екотопу, який займає вид. Екологічна ніша характеризує наявність забезпечуючих ресурсів та екологічних факторів середовища, амплітуди змін яких не виходять за межі адаптивних можливостей виду. Кожному виду властивою є ресурсно-факторіальна реактивність, яка визначає об'єм його екологічної ніші. Складна геометрична, гіперболоїдна модель екологічної ніші має динамічну, топографічну, хаотично пульсуючу внутрішню й зовнішні поверхні, відповідно до звуження чи розширення екологічних позицій у межах того чи іншого фактора або ресурсу. За рахунок середовищевірних функцій може змінюватися положення виду на осях факторів і ресурсів, тобто його витривалість, потреби, споживання чи сприймання. Гіпотеза вкладання ніш у певний об'єм екологічного простору угруповання має передбачати взаємопроникнення та інтегрування ніш різних видів. Екологічні амплітуди видів, або межі їх витривалості щодо певних фактора чи ресурсу, не є однаковими на різних етапах онтогенезу. Збігання екологічних позицій видів у межах певного фактора або ресурсу можуть мати різночасові варіанти та комбінації, які компенсують або загострюють конкуренцію. Зміна потреб і рівнів споживання є екологічно та факторіально-ресурсно обумовленою і залежною від видової та індивідуальної норми реакції генотипу. На фоні рухомості ресурсів і факторів угруповання вид може біологічно модифікуватися в межах генотипічної норми реакції. Чутливість, вразливість, пластичність, потреби та модифікації виду можуть різко змінюватися відповідно до видоспецифічності його онтогенезу. Незбігання потреб двох або більшої кількості видів в угрупованні є закономірністю їх взаємообумовленого існування. Тривале утримання біологічним видом екологічних позицій у тому чи іншому угрупованні організмів є свідченням його екологічних можливостей і здатністю займати більш або менш стабільну екологічну нішу на кожному етапі свого онтогенезу та розвитку угруповання. Періодичні типологічні факторіально-ресурсна та онтогенетично-функціональна системи є вихідними в поглибленні теорії екологічної ніші та побудові інших систем.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Бигон М.** Экология / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таузенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
- Голдовский А. М.** Основы учения о состояниях организмов. – Ленинград: Наука, 1977. – 116 с.
- Голубець М. А.** Саморегуляційні механізми в живих системах біосфери // Екологія та ноосферологія. – 1995. – Т. 1, № 1-2. – С. 22-38.
- Голубець М. А.** 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.
- Емельянов И. Г.** О понятии емкость среды // Биоекологические исследования на Украине. – Ленинград: Ин-т ботаники, 1984. – С. 8-11.
- Ивашов А. В.** Биоекологические системы и их атрибуты // Журн. общ. биологии. – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115-129.
- Марков М. В.** Геоботаника. – 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 // Екологія та ноосферологія. – 1998. – Т. 4, № 1-2. – С. 58-66.
- Одум Ю.** Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
- Одум Ю.** Основы экологии. – 2-е изд. – М.: Мир, 1986. – 628 с.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 450 с.
- Риклефс Р.** Основы общей экологии. – 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. – М.: Наука, 1964. – 564 с.
- Травлеев А. П.** Опыт детализации структурных компонентов лесного биогеоценоза в степи // Вопросы степного лесоведения. – Вып. 4. – Д.: ДГУ, 1973. – 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.
- Шанда В. І.** Теоретичні аспекти складу рослинних угруповань // 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. – Укр. ботан. журн.- 1969.- 25, № 3.- С. 34 – 39.

Надійшла до редколегії 18.01.07