

ЕКОЛОГІЧНА НІША /ЕН/: НАРИС ЗАГАЛЬНОЇ ТЕОРІЇ

В.І. Шанда

Проблема ЕН покриває все поле екологічної науки та є однією з визначальних в теорії фундаментальної екології. Її загальна проблематика окреслює: 1/ теорію існування індивіду, популяції, виду, угруповання, біосфери, людини; 2/ теорію їх функцій; 3/ теорію адаптації. Розширення полів бачення та осмислення екологічної ніші є необхідною умовою поглиблення теорії угруповань. ЕН – складне та неоднозначне поняття поліфундаментального та поліфункціонального характеру. В класичному розумінні ЕН може представитися рядом визначень, які окреслюють всі аспекти її об'єктивної багатогранності. ЕН – 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, в 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, яка інтегрується на основі своїх взаємодій, середовищотвірної та саморегулятивної діяльності виду; 3/ реалізовані потенції виду в певному екоотопі по наявному комплексу факторів, з усіма можливостями накладання, синергізму, антогонізму, заміщення факторів, які потрібні та які витримує вид; 4/ максимально можливий об'єм екологічного простору угруповання, що може займати, проте не завжди досягає вид, внаслідок блокування його розвитку іншими видами.

ЕН можна розглядати не тільки як багатомірний простір, але також як сутнісну силу нішеформування виду при зовнішньому середовищотворінні. ЕН не є стабільним виділом екологічного простору угруповання: вона варіює в залежності від станів виду та угруповання.

ЕН виду є місцем /точкою/ організму в сітчастій структурі екосистеми, а ЕН екосистеми в екосистемах більш високих рангів.

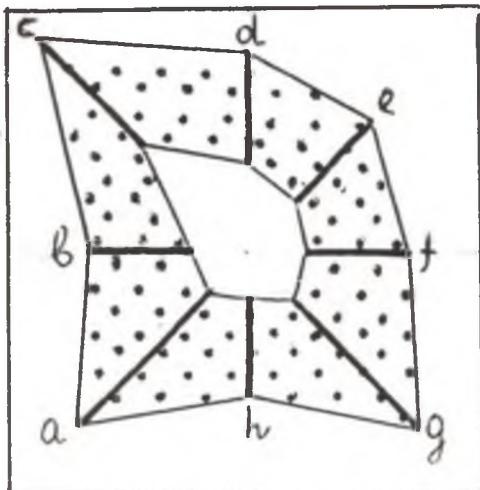
ЕН – це не тільки внутрішньоекосистемне утворення: є види ніші яких пов'язані з багатьма екосистемами. Будь-яка ЕН має – індивідуальний спектр екологічних факторів, який постійно змінюється, формуючи в кожний конкретний момент нові комбінації. Безперечно, що, градієнти чутливості індивідів, видів колива-


ються на фоні взаємодій, інтегрування цих факторів і життєдіяльності та розвитку організмів. Екологічні спектри угруповань відбивають потенціал екологічного простору в забезпеченні того або іншого числа ніш певних типів.

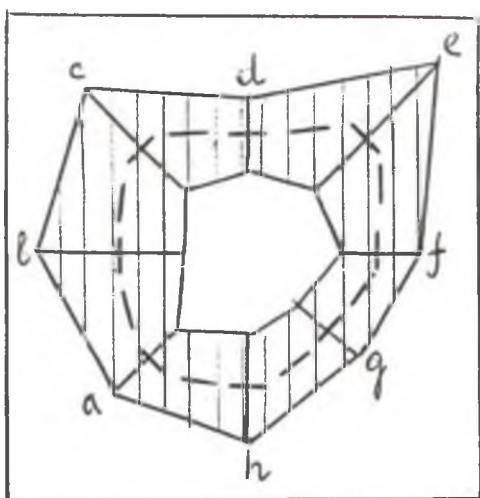
В засновках теорії ЕН відзначимо: 1/ ніша не вичерпує всіх можливостей виду; 2/ вид може існувати в угрупованні за рахунок заміщення факторів; 3/ для виду суттєвими є умови живлення, що наближаються до оптимальних; 4/ ніші одного і того ж виду в різних угрупованнях відзначаються якісною специфікою та різними кількісними виразами; 5/ ЕН виду не завжди окреслює можливості всіх його популяцій; 6/ ареал виду включає всі варіанти його ЕН; 7/ ЕН популяції існують в межах інтегральної видової ніші; 8/ внутрішньопопуляційна гетерогенність визначає індивідуальні варіації ніш в межах градієнтів екологічних факторів та екологічних валентностей популяції; 9/ якщо зміна адаптаційних можливостей виду не відповідає динаміці умов угруповання, то вид елімінується з нього; 10/ ЕН певним чином виражає просторово-часову континуальність популяції, виду, угруповання; 11/ ніш, які не перекриваються немає; 12/ накладання чи перекривання ніш є закономірністю структури угруповань; 13/ ніші еволюціонують швидше ніж види; 14/ зберігаються ті види, поліморфність яких зберігає резерви адаптації до змін середовища; 15/ види, котрі не дають сплахів 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, внутрішньоекосистемних та внутрішньонішових факторів; 21/ уявлення про ЕН включають теорію взаємодії 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 одnobічні негативні дії не захоплюють їх критичних періодів росту та розвитку, або певним чином компенсуються чи уникаються.


Теорію ЕН слід доповнити онтогенетичними аспектами: мігруючі форми та види з повним перетворенням в онтогенезі можуть перебувати в різних ЕН або в різних зонах однієї ЕН. Один і той же вид в залежності від онтогенетичного стану може виконувати різні функції в одному або різних угрупованнях /наприклад метелики, жуки, комарі та їх личинки/. Зміни екологічних функцій виду може бути обумовлені як онтогенетично так і екологічно. Екологічна обумовленість залежить від внутрішньо- та зовнішньоекологічних причин, включаючи нестабільність абіотичного середовища та біотичних зв'язків. Перекриття ніш може змінюватися в онтогенезі. Метелики через личиночну листоїдну стадію, після метаморфозу, переходять на зовсім іншу форму фітографії. Отже, один і той же вид може мати різні трофічні ніші в процесі онтогенезу, зі зміною зв'язків.

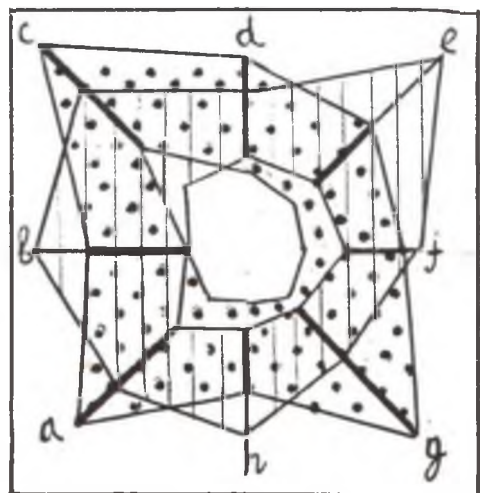
Теорія ЕН в значній мірі захоплена проблематикою негативних явищ при перекриванні ніш, конкуренції та практично не опрацьованими є проблеми синергізму, нейтралізму та позитивних взаємодій. На наш погляд цілком доцільно ставити під сумнів банаторазово обговорювану проблему перекриття ЕН тому, що воно ніколи не може бути повним і пов'язане з одним, двома або декількома факторами середовища, що спільно використовується двома або більшою кількістю видів, популяцій, організмів. Перекриття /накладання/ ЕН окремих видів не завжди є негативними - різні хижаки можуть відловлювати різних тварин з гетерогенних популяцій. Крім того: I/ конкуренцію неможливо відчленити від інших впливів, взаємодій, в тому числі позитивних і нейтралізму; 2/ можливо що, присутність одного виду включає механізм користування тим або іншим фактором другого виду; 3/ перекриття ніш може бути вигідним видам однобічно чи взаємно; 4/ взаємодії видів можуть мати різні ефекти; 5/ реакції видів можуть скривлюватися різними факторами; 6/ в біотичному підпросторі ніші важливим є співжиття, нейтралізм, симбіоз, а не антогонізм; 7/ є різні варіації та комбінації нейтралізму, антибіозу та симбіозу взаємодіючих видів в статичній та динамічній; 8/ одним з законів співжиття є неспівпадання в часові та просторі певних максимальних потреб видів, тобто уживаються ті форми, максимумами потреб яких не співпадають; 9/ у взаємодії двох і більшої кількості видів можуть бути ситуації, коли ніша одного виду перекриває багато ніш і таке перекриття може змінюватися за напрямом, формою або зникати зовсім; 10/ об'єми перекриття та взаємодій можуть бути різними; 11/ об'єм захоплення чи перекриття ніш може змінюватися; 12/ різ-



3.1. Сукупність амплітуд екологічних факторів /а,в, с.../ екотопу або екологічний простір 



3.2. Екологічний простір виду А  та контури екологічних ніш в межах верхнього та нижнього екстремумів /—/ і оптимуму /---/ градієнтів екологічних факторів /а,в, с.../



3.3. Співвідношення екологічних просторів екотопу виду А, його екологічних ніш в позиціях екстремумів та оптимуму

Мал. 3 Площинні конфігурації екологічних просторів і ніш

ні типи взаємодій у використанні середовища живими організмами є об'єктивною реальністю живої природи; I3/ негативні, позитивні дії та взаємодії, різні реакції, нейтралізм властиві видам на фоні факторів середовищам з їх безпосереднім контактуванням або без нього при співпаданні та неспівпаданні в часові; I5/ всі види угруповання розвиваються в напрямку реалізації своїх потенцій росту, розвитку, розмноження чисельності, експансії, міграції, розповсюдження в межах простору угруповання та поза ним; I6/ 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/ різні системно чи інтегративно обумовлені реакції індивиду, популяції, виду; I7/ в балансі угруповань є види, які ніколи не реалізують значної чисельності та шкідливості з точки зору людини.

ЕН як об'єкт теоретичного осмислення в фундаментальній екології відзначається такими ознаками, як: I/ специфічність; 2/ складність; 3/ об'ємність; 4/ певна відчленованість в екологічному просторі угруповання; 5/ багатозначна обумовленість. Властивостями ЕН є: I/ дискретність; 2/ зовнішнє та внутрішнє середовищотворення; 3/ динамічність складових; 4/ здатність до зміни об'єму та стереобудови; 5/ значна різноякісність складових.

Теорія ЕН безпосередньо пов'язана з уявленнями про сітчасту структуру життя, яку слід розглядати з позицій багатобічних взаємодій організмів. Трофічні ланцюги та сітки, біохімічні ланцюги та сітки відбивають тільки однобічні, трофічні та хімічні зв'язки. Є ланцюги та сітки взаємообумовленого існування. В такій системі взаємозалежності можуть бути лімітуючі ланки чи фактори. Слід також визначити, що ланцюги та сітки взаємозв'язків – це багатоступінчасте передавання позитивних та негативних впливів, яке може змінюватися при збереженні певного стану системи чи його змінах. Слабкі ланки в трофічних сітках можуть призводити до переключення фаготрофії та змін харчової спеціалізації. Одні і ті ж організми /індивіди/, популяції, види можуть бути компонентами різних угруповань. Одже, 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-антропні урочища та різні культур-

біогеоценози. ЕН окремих видів є місцем в трофічній сітковій структурі не елементарної екосистеми /біогеоценозу/, а взагалі комплексу угруповань. Рухливі види, самотрофи взагалі, та, особливо, хижаки, вписуються в трофічні сітки надугруповань різних рангів: їх переміщення визначається здобуванням їжі.

Екологічний простір виду в угрупованні може теоретично окреслюватися точками оптимуму та верхнього і нижнього порогів існування /мал. 1/. Оптимальний стан виду в угрупованні не завжди є закономірною умовою існування. Координати виду в екологічному просторі угруповання можуть визначитися точками, які лежать поза його оптимумами, але, в більшості позицій, віддалені від нижнього та верхнього екстремумів, коли не діють замішувачі, компенсуючі чи нейтралізуючі фактори, Екологічний простір угруповання або його еко-топ є складною динамічною системою яка інтегрує фактори та структури природи з функціями угруповання. Множинність комбінацій екологічних факторів - специфічних екологічних підпросторів - ЕН може бути виявлена екологічними спектрами видів, проте в угрупованні можуть бути: 1/ вільними ніші для видів, котрі ще не попали в нього ; 2/ види, випадково занесені, з короткочасною присутністю в угрупованні, не здатні утриматися в ньому. Число ЕН не можна точно визначити за екологічними спектрами угруповань. Експериментальне введення нових видів може бути безуспішним/ніш для них немає/, проте може викликати сукцесії втиснення /впровадження/, коли введені види виявляються більш життєздатними в просторі угруповання.

В багатомірному екологічному просторі угруповання мають місце різні комбінації умов, реакції та поведінки в часові, градації змін /0 - відсутність, 1 - слабкі, 2 - середні, 3 - сильні зміни/, напружень факторів, тривалості впливів, взаємодій, реакцій /1 - мала, 2 - середня, 3 - велика тривалість/ з відсутністю /0/, слабкими /1/, середніми -/2/, сильними /3/ реакціями. Отже, 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 вказує на рівні адаптованість /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.