

УДК “312”574.4:504.064.2

Дідух Я. П.

## СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ЕКОНІШУ І ПІДХОДИ ДО ЇЇ ОЦІНКИ

*У процесі розвитку екологічної науки поняття «еконіша» зазнало якісних змін. Розглянуто проблеми розмірності еконіш, оцінки їхнього перекриття, спеціалізації, структуризації в екологічному гіперпросторі, динаміки, що є ключовими в сучасній екології. Сформульовано «принцип пружини», що пояснює упаковку еконіш видів у екологічному гіперпросторі біоценозу.*

**Ключові слова:** еконіша, ресурс, гіперпростір, спеціалізація, еволюція, сукцесія, енергія, біоценоз.

## Історичний розвиток поняття «еконіша»

Попри те, що сьогодні не існує вдалого визначення поняття «екологічна ніша», провідні екологи вважають, що концепція ніші – одне із ключових понять синтезу екологічної теорії, сфера значної кількості експериментальних робіт і теоретизування для розуміння законів співіснування видів у біоценозі. Як висловився Е. Піанка, «Поняття ніші пронизує всі сфери екології. Коли б терміну «екологічна ніша» не надавали так багато найрізноманітніших значень, то екологію можна було б визначити як науку про ніші» [5, с. 260].

Уявлення про еконішу, що розроблялося екологами англо-американської школи, пройшло певний еволюційний шлях і значно змінилося порівняно з початковим тлумаченням. Водночас у процесі такої зміни постало чимало нових питань, які стимулювали подальший розвиток екології.

Термін «екологічна ніша» запропонував Ж. Гріннел [14] для оцінки екологічної амплітуди кількох факторів, за якими конкурували американські пересмішники, тобто просторової функціональної оцінки розміщення видів, їх станції, оселища. Ч. Елтон [13] на основі уточнення цього поняття сформулював проблему вивчення організації (структури) угруповань, встановив співвідношення між зміною чисельності організмів (піраміда чисел) на різних трофічних рівнях, характер коливання чисельності популяцій. Тобто поняття «еконіша» фактично визначається поведінкою виду та місцем у біотичному середовищі існування, включаючи взаємовідносини з іншими видами. У 1934 р. Г. Гаузе провів унікальні

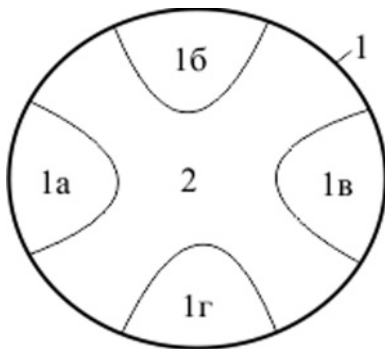
досліди щодо оцінки конкуренції на одноклітинних організмах і довів, що види, які займають подібну нішу, вступають у конкурентні відносини. Чим подібніші їхні екологічні ніші, тим сильніша конкуренція і внаслідок цього один вид витісняється іншим. Згідно зі сформульованим принципом виключення, види з однаковою екологічною нішею співіснувати не можуть.

Таке зміщення підходу у трактуванні поняття «екологічної ніші», що визначається умовами існування виду, викликало критику. Так, Л. Р. Дайс [12] продовжував розглядати це поняття як оселище виду, а оцінку функції вважав опосередкованою. Дж. Кларк [11] запропонував розділити два різних значення еконіші: «функціональну нішу» та «нішу місця», тобто оселища. Свій підхід він аргументував тим, що різні види організмів виконують різну функцію в біоценозі, але разом із тим одна і та сама функція в різних географічних регіонах може виконуватися зовсім різними не спорідненими видами. Такі таксони він називав «екологічними еквівалентами» (наприклад, кактуси в Америці і молочаї в Африці).

Натомість Дж. Хатчинсон [15; 16] провів подальшу формалізацію цього поняття, зробив ясну і логічну його концепцію і запропонував розглядати «еконішу» як суму зв'язків організмів певного виду з абіотичними умовами середовища та з іншими видами організмів, тобто дав інтегральну характеристику. Така «сума» розглядалася як екологічний «гіперпростір» в середині біоценозу з певною кількістю осей, із яких для аналізу можна вибрати окремі з них.

Дж. Хатчинсон розділив поняття «фундаментальна ніша» та «реалізована ніша». Фундаментальна ніша – це той потенційно можливий

гіперпростір, який може зайняти вид за відсутності конкуренції. В реальних умовах завдяки конкуренції вид займає якусь частину екологічного гіперпростору, що характеризує його реалізовану еконішу. Як приклад можна навести сосну, яка зростає у різноманітних умовах: оліготрофних болотах, на пісках, кам'янистих осипах, відкладах крейди, але відсутня за наявності родючих ґрунтів, бо там вона витісняється листяними породами, хоча штучно створені культури сосни трапляються всюди. Але коли під ними з'являється підріст листяних порід, то сосна відновитися не може (рис. 1).



**Рис. 1.** Схема співвідношення між фундаментальною і реалізованою еконішами на прикладі сосни (*Pinus sylvestris*): фундаментальна еконіша сосни. Реалізована еконіша сосни: 1а – піщані відклади; 1б – крейдянні відклади; 1в – кам'янисті відклади; 1г – оліготрофні болота; 2 – Еконіша листяних лісів

Таке трактування означає, що еконіша – це характеристика (властивість) виду, а не середовище, яке він заселяє. Тобто, ми повинні говорити, що вид характеризується еконішею, а не еконіша заселена видом. У такому розумінні поняття «вільна», «заселена» еконіша втрачають сенс і є некоректними. Про це наголосив Ю. Одум [20], який трактував еконішу як статус виду в екосистемі, що визначається його адаптацією, фізіологічною функцією, поведінкою, а не місцезнаходженням. Він підкреслював, що екологічна ніша організму визначається тим, що він робить, а не де живе. Його афоризм, що екологічна ніша – це «професія» виду, а оселище, місцезнаходження – «адреса» чітко розмежувало ці поняття, і подвійне трактування еконіші чи оцінка її як місцезнаходження втратило сенс, хоча підсвідомо часто використовують і сучасні екологи: «...вид займає еконішу».

Подальший теоретичний крок у трактуванні поняття і дослідженні перекриття еконіш, зробив Р. Макартур [19], який обґрунтував принцип упаковки еконіш в біоценозі і продемонстрував зв'язок видової ємності угруповань з їхньою внутрішньою структурою. Іншими словами, новизна такого підходу полягає в тому, що Макартур звернув увагу на необхідність

дослідження зовнішнього обмеження еконіш видів, механізми упаковки їх в біоценозі, тобто трактування еконіш з позиції елемент–система. Він писав, що будь-який новий вид, який з'являється в ценозі, збільшує число наявних у ньому екологічних ніш не лише за рахунок свого становища серед інших, а й через надання ресурсів для паразитів і хижаків, інших співмешканців і т. д.

Така оцінка структурування еконіш в екосистемах вивела цю проблему на ширший загальний екологічний, що займаються проблемами сукцесій, еволюції, структуризації екосистем. Особливе місце посідають дослідники кількісної оцінки, механізмів регуляції, причин, що забезпечують функціонування екосистем у просторово-часових вимірах.

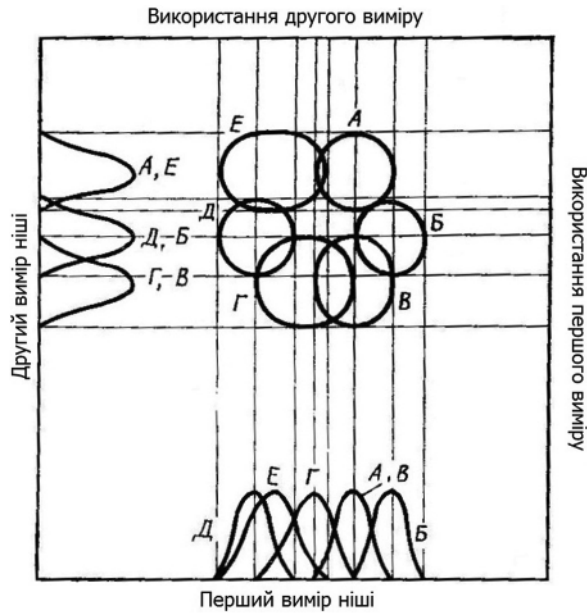
На основі такого уявлення Р. Уїттекер [9] сформулював закон максимуму щільності упаковки екологічних ніш видів у біоценозі.

### Розмірність ніш та оцінка їх перекриття

Параметри еконіші визначають через показники споживання ресурсів. Найвужчою, мінімальною, вважається така еконіша, коли вид спеціалізується на використанні одного класу ресурсів (монофаги), а найширшою, максимальною, – при рівномірному використанні всіх класів ресурсів певного типу (поліфаги) [18]. Такий підхід використовується для зоологічних об'єктів, бо через єдиний трофічний канал можна легко оцінити кількість спожитого ресурсу. Натомість для рослин, що мають різні канали, такий підхід не інформативний, тому перекриття ніш визначається не споживанням ресурсу, а оцінкою факторів, умов зростання, які потребує вид.

Як пише Е. Піанка [5; 21] модель еконіші як  $n$ -мірного гіперпростору є абстрактною і в такому вигляді не може бути застосована на практиці, бо для моделювання екологічного гіпероб'єму необхідно оцінити роль всіх факторів, що визначають існування певного організму. Тому для оцінки такого впливу число вимірів слід скоротити, а реальне їх зображення має бути в одно-, дво- і тривимірному просторі, що вже достатньо для відображення їхньої специфіки, (рис. 2).

Як видно з рис. 2, проекція на двомірну вісь може дати цілком іншу картину перекриття, ніж на одномірну. Види Д та Е, що майже повністю перекривалися за фактором Х, виявилися достатньо відмежовані за фактором У. При цьому число можливих сусідів збільшується. Результати математичного моделювання свідчать, що в міру збільшення кількості факторів (осей) число потенційних сусідів зростає в геометричній прогресії. При цьому сумарний процент перекриття також збільшується, що свідчить про наростання сумарної (дифузної) конкуренції.



**Рис. 2.** Гіпотетичні ніші шести видів, що розділяються за двома вимірами. Незважаючи на їх перекриття по окремих осях, інтегративне перекриття мінімальне або його зовсім немає (за Е. Піанка, [5])

Для графічного представлення еконіші використовують багатопараметральну циклограму, де по осях зображені фактори в певному масштабі. Кожна вісь означає певний фактор, яких може бути  $n$ -кількість (рис. 3). Такий спосіб зображення дає можливість оцінити еконішу не як механізм конкуренції, а як багатовимірний простір.

Сьогодні розроблено низку математичних формул (близько 30) для оцінки широти та перекриття ніш, що використовуються залежно від поставленої мети дослідження. Запропоновано [4] коефіцієнт кількісної оцінки міри широти та перекриття еконіш ( $D_e$ ), який, на відміну від інших, дає змогу використовувати абсолютні показники оцінки класів ресурсів і не залежить від широти еконіші. На його основі виведено формулу, що уможливорює розрахунок перекриття ніш за кількома факторами ( $D_e$ ).

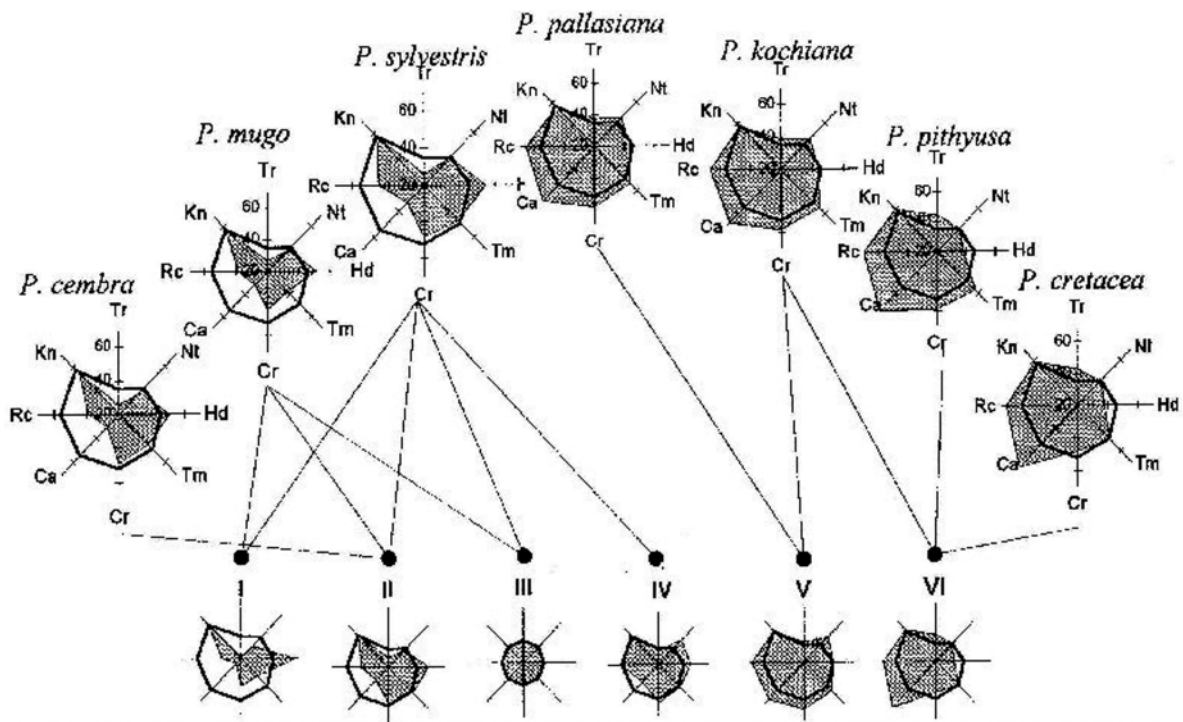
$$D_a = \frac{1}{r} \sum_j \frac{2 N_{ij} N_{hj}}{N_{ij}^2 + N_{hj}^2}; \quad D_e = \frac{1}{1 + \sum_j |N_{ij} - N_{hj}| / r},$$

де  $N_{ij}$ ,  $N_{hj}$  – показники фактора  $j$ ;  $r$  – кількість факторів.

### Спеціалізація ніш

На основі досліджень встановлено, що кожен вид характеризується різною розмірністю амплітуди щодо дії різних факторів, а вузька амплітуда щодо одного фактора не впливає на розмір амплітуди щодо інших факторів.

Л. Г. Раменський [7] довів, що види характеризуються екологічною індивідуальністю, яка визначає їх континуальний (поступовий) розподіл, а як наслідок спостерігається поступовість зміни екосистем і безперервність в їхньому просторовому розподілі. Разом з тим відомо числен-



**Рис. 3.** Багатопараметральна циклограма еконіш видів сосни (*Pinus*), осі якої визначають показники восьми провідних екофакторів [8]

ні приклади чіткого розмежування еконіш навіть у процесі розвитку одного виду (наприклад, у гусені та імаго метелика, личинок і жуків і т. д.) або ці ніші близькі, але використовують різні ресурси і містяться в різних ланцюгах живлення (мальки і дорослі риби). Таким чином, кожен вид характеризується спеціалізацією еконіші, ступінь якої визначає успіх виду.

Встановлено, що внутрішньовидова конкуренція потребує використання додаткових джерел живлення, засвоєння нових оселищ, формування нових біоценотичних зв'язків, тобто сприяє розширенню еконіш, а міжвидова – звужує екологічну нішу, а це вимагає її спеціалізації.

Як приклад розглянемо широколистяний ліс. На перший погляд, здається, що дерева, які формують намет (дуб, граб, ясен, клен, в'яз) усі однакові. Насправді, їхній індивідуальний розвиток (онтогенез) різний. Дуб, граб, ясен, в'яз – анемофільні рослини, липа і клен – ентомофільні, але всі квітують у різний час. Листя клена розпускається на 7–10 днів раніше, ніж в інших дерев, що дає йому перевагу у весняному розвитку, який до червня вже припиняється; натомість граб, липа, в'яз розвиваються пізніше і ріст пагонів триває довше. Пізніше від усіх з'являються листя дуба, тому дуб добре почуває себе, якщо перебуває в першому ярусі, але він не може відновлюватися під наметом інших листяних порід, бо характеризується нижчою тіневитривалістю. Гілки ясеня і клена галузяться дихотомічно («по-за парасольки»), тому аби зайняти панівну позицію у першому ярусі їм потрібний більший розмір «вікна», ніж для граба чи липи, які в підрості мають «позу кобри» [3]. У цих дерев у різний час дозрівають плоди і розносяться вони різними способами (дуб – зоохорія, інші – анемохорія). Граб, клен, а особливо липа, здатні до вигинання стовбура, тому вони ростуть на схилах ярів, балок, в той час, як у дуба ця властивість обмежена. По-різному вони відновлюються після вирубування. У граба та липи ця операція викликає посилений інтенсивний ріст, вирубування дуба пригнічує його розвиток. У дерев кореневі системи розташовані на різній глибині. Найглибше проникають корені дуба, клена, граба і липи знаходяться вище, а ясеня розташовані біля поверхні. Утилізація опадів дерев відбувається з різною швидкістю. Якщо період розкладання листя дуба триває понад 2–3 роки, то листя останніх порід розкладається протягом року.

Усе це свідчить про специфічність еконіш, яка спрямована на зниження конкуренції, кінцеві результати якої залежать від впливу багатьох факторів.

Незважаючи на відносність поняття «спеціалізація ніш», є ознаки, які свідчать про вужчу і глибоку спеціалізацію. Наприклад, види орхід-

них мають дрібне і набагато чисельніше насіння, ніж могутні дуби, жолуді яких з'являються не кожен рік, тому можна було б прогнозувати, що орхідей повинно бути багато, а їхні ареали ширшими, ніж у дуба. Але реальна ситуація зовсім інша: орхідеї є рідкісними рослинами і занесені до «Червоної книги України» [10], бо характеризуються вузькою і специфічною еконішею. Це визначається тим, що багато видів орхідей із специфічною будовою квітки запилюються лише певними видами комах, розвиток яких залежить від багатьох факторів і в окремі роки може не збігатися з квітанням рослин. Розвиток рослин до періоду квітання триває довгий період (іноді до 10 років), а для проростання насіння потрібна мікориза. Через декоративність квіток, лікарські властивості бульб рослини знищуються людиною. Зрозуміло, що за будь-яких умов орхідні завжди в конкуренції програватимуть іншим тривіальним видам, чисельність і розміри яких менші, і для них складаються умови, за яких вони реалізують потенціал своїх еконіш.

У зв'язку з цим виникає питання: чи вигідна організмам спеціалізація? Як пише Е. Піанка, у своїй сфері спеціалізовані організми ефективніші, ніж неспеціалізовані. Існують різні енергетичні канали, трофічні ланцюги і без відповідної спеціалізації вони будуть недоступні для споживачів, а це означає, що будуть втрачені екосистемою, виведені за її межі. Спеціалізація дає перевагу на отримання ресурсів вузького каналу, який недоступний для організмів, що не мають такого пристосування.

Прикладом високої спеціалізації до споживання ресурсів можуть бути терміти, в кишечнику яких містяться джгутикові мікроорганізми, що сприяють розкладу клітковини дерев.

Досить високий ступінь мутуалізму мають лишайники, що є симбіозом гриба і водорості, в результаті чого виникають такі якісно нові функції та морфологічні властивості, які дають цим організмам змогу поселятися й отримувати поживні речовини на субстратах, недоступних для інших рослин.

З цього можна зробити висновок, що високоспеціалізовані організми характеризуються вузькими межами толерантності за певними вимірами (факторами) еконіш і це надає їм перевагу. Водночас поняття спеціалізації є відносним. Ми можемо говорити, що в конкретних умовах один вид краще чи вужче спеціалізований порівняно з іншим, бо при зміні зовнішніх умов ситуація може змінитися докорінно.

### Структуризація еконіш у гіперпросторі

Ідея Макарута про щільність упаковки ніш була тим поштовхом, який відкрив шлях до дослідження механізму організації і розвитку біо-

ценозів, оцінки гіперпростору, який не є безрозмірним, а обмежений ємністю еконіші біоценозу. Суть цієї ідеї полягає в тому, що таке об'єднання видів дає можливість використати всі ресурси для забезпечення максимальної біопродуктивності біоценозу, накопичення та трансформації енергії. У зв'язку з цим постало питання про те, скільки видів, що мають близькі ресурсні потреби, можуть існувати разом, адже об'єм гіперпростору, тобто загальна ємність еконіш біоценозу, безмежний, до того ж абсолютного перекриття ніш не існує. Якщо на градієнт ресурсу ми додамо новий вид, то ширина ніш попередніх видів скоротиться, а новий вид формуватиме нові еконіші, але такий процес не безмежний. При цьому є певний ліміт щодо кількості видів, які можуть таким чином «упаковувати» свої ніші, бо скорочення еконіш має певні межі. Такий висновок трактується як закон максимуму щільності упаковки видів біоценозу при даних умовах середовища. Разом із тим така щільність упаковки забезпечує стійкість біоценозів. Якщо якийсь вид випадає із ценозу, то його роль виконують інші, але такий процес знижує щільність, а значить стійкість порушується, і в біоценозі може з'явитися новий вид, що є додатковим ресурсом у трофічному ланцюзі, а отже, збільшує число екологічних ніш. Щільність упаковки збільшується за рахунок підвищення спеціалізації видів, тому останні повинні адаптуватися і еволюціонувати в бік спеціалізації до різних частин градієнта ресурсу, що зменшує конкуренцію між ними. Чим більше видів у складі біоценозу, тим нижча чисельність кожного з них, і тим сильніше виражена екологічна спеціалізація, що добре ілюструється на прикладі тропічних лісів.

Інколи намагаються оцінити розмірність еконіш через видову різноманітність, що призводить до абсурдних висновків. Так, відомо, що на перших сукцесійних стадіях видова різноманітність може бути вищою, ніж на заключних клімаксових. Однак при цьому на перших стадіях формування ценозів розмірність екопростору звужена і характеризується горизонтальним контуром. У процесі розвитку лісових ценозів ємність екопростору зростає і по вертикалі (ярусності, архітектоніці), а також завдяки накопичення підстилки, детриту, що слугує ресурсом для інших видів. Внаслідок цього набір функціональних компонентів ускладнюється і збільшується, з'являються нові біоморфи (ліани, епіфіти і т. д.), яких немає на піонерних стадіях. У тропічних лісах число видів епіфітів і ліан величезне, останні мають різноманітні пристосування: вусики, колючки, гаусторії або виткі стебла. Для цих лісів характерні епіфіли – види водоростей, лишайників та мохів, що розвиваються на листках рослин-господарів. Усе це свідчить про шир-

ший екопростір у тропічних лісах, ніж у неморальних, а в останніх – ширший, ніж у трав'янистих піонерних ценозах. Таким чином, ємність екопростору або еконіші ценозу залежить не від чисельності видів, а від градієнта, ступеня диференціації їх ознак, характеристик, які визначають різний спосіб депонування, перетворення та віддавання енергії, що, врешті-решт, визначає ефективність функціонування біоценозу.

Упаковка еконіш у біоценозі визначається не генетичною спорідненістю чи екологічною подібністю, а такою диференціацією, яка запобігає конкуренції, точніше урівноважує негативні та позитивні взаємозв'язки між особинами різних видів. Тому біоценоз – це поєднання не однорідних, а систематично та екологічно різнорідних елементів. Згідно із законами Г. Гаузе, чим більше перекриваються еконіші, тим вища конкуренція, а значить зростає щільність. Якщо види не перекриваються, значить види не конкурують (наприклад, степові та водні). Отже, конкуренція – загальнобіологічне явище, невід'ємний атрибут співіснування видів у біоценозі. Як реалізується таке співвідношення? Іншими словами, наскільки еконіші можуть перекриватися, аби види могли співіснувати? Для такого співіснування їх необхідно розвести мінімум за одним фактором, властивістю чи ознакою ресурсу. Процес «розведення» в природі забезпечується тим, що негативна і позитивна взаємодія між видами повинні бути урівноважені, збалансовані. Пояснюємо це на основі «принципу пружини» [2]. Чим подібніші еконіші, тим сильніша конкуренція: види прагнуть відштовхнутися один від одного, ніби стиснута пружина розпрямляється. Але чим більше розходяться види за екологічними нішами в межах одного біоценозу, тим комфортніше вони можуть співіснувати, що нагадує розтягнуту пружину, кільця якої притягуються. Для нормального співіснування необхідний баланс негативної і позитивної взаємодії між елементами.

Тому упаковка еконіш в біоценозі – це складний процес, спрямований на максимальне використання всіх типів ресурсів, енергії, мінімізації їх втрат.

### Динаміка еконіш

Оскільки неодмінним атрибутом природи є її зміна, розвиток, то виникає питання щодо оцінки зміни еконіш, джерел та механізмів цього процесу. Хоча ми ще далекі від розгадки цих питань, однак загальні уявлення можемо охарактеризувати.

У цілому модель розвитку еконіші можна розглядати в кількох вимірах: 1) короткочасово-му – період розвитку особини чи кількох поко-

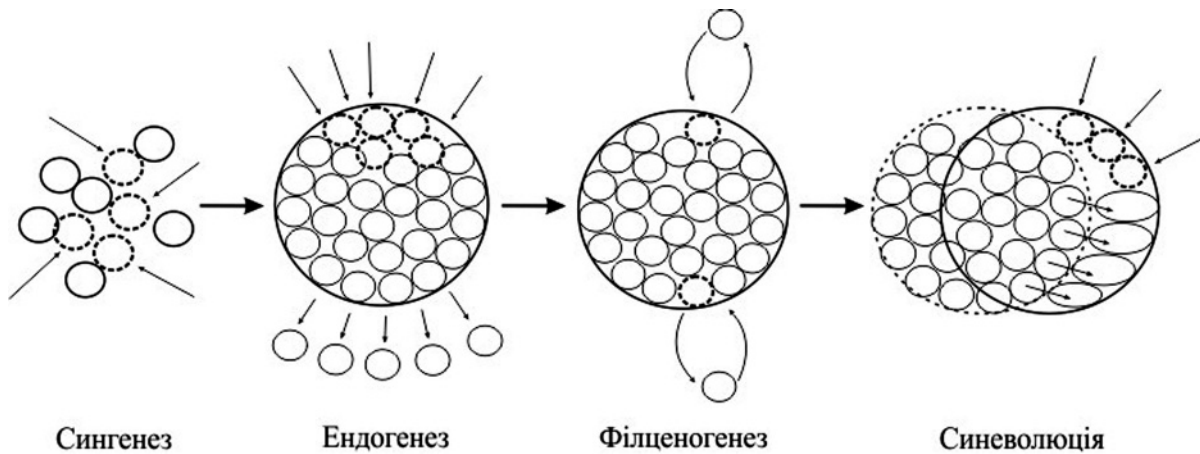


Рис. 4. Схема етапів розвитку біоценозів від початкових стадій сукцесій до синеволюції

лінь; 2) середньочасовому – період проходження сукцесій, що визначають долю ценопопуляцій у певному біоценозі; 3) тривалому, що характеризує еволюційні зміни виду та біоценозу. Навіть короточасові зміни еконіші виду можуть відбуватися стрибкоподібно і в окремі періоди ці еконіші зовсім не перетинаються (наприклад, гусінь і метелики; личинки і дорослі мухи та жуки, водяні личинки і сухопутні імаго комарів, веснянок, одноденок). В інших організмів, наприклад, тварин і рослин, це відбувається поступово.

Разом із короточасовою онтогенетичною зміною еконіші кожен вид, що є елементом біоценозу, і посідає відповідне місце в його розвитку, характеризується середньочасовими змінами еконіші. Ці зміни проявляються, як правило, на рівні популяцій, тобто множини організмів певного виду, що заселяють певний ценоз. Загальні закономірності еконіш цього рівня можна оцінювати на основі розробленої теорії сукцесій, але тут виникає проблема. Вона полягає в тому, що останні відображають акумулюючий результат розвитку угруповань, біоценозів, тобто систем, а дослідження еконіш повинне відповідати на питання щодо внутрішніх джерел, механізмів цього процесу на основі взаємодії між видами, тобто елементами. У цьому плані проводиться дуже багато конкретних досліджень, експериментів, але водночас чіткого уявлення про механізми цього процесу не існує.

Нагадаємо, що теорія сукцесії базується на тому, що біоценоз розвивається від початкових піонерних до заключних клімаксових стадій. Цей процес розділяється на три етапи: 1) *сингенез* – початковий період, коли види заселяють незайнятий субстрат відповідно до умов середовища, тобто сумарної дії зовнішніх факторів; 2) *ендогенез* – коли в певних екологічних умовах формується власне біотоп, і рослини починають впливати на зовнішні фактори, відповідно змінюючи їхні показники, характеристики (форму-

ється певний тип ґрунту, специфічний мікроклімат і т. д.); 3) *фіценогенез* – коли угруповання, досягнувши стійкого, клімаксового стану, розвиваються за рахунок зміни негативних (конкурентних) і позитивних взаємовідносин між видами (рис. 4). Ці три етапи передують синеволюції – історичному розвитку і формуванню якісно нового типу фітоцентрів.

Виходячи з такого уявлення, можна зробити висновок, що на сингенетичній стадії види підлягають *r*-відбору і їхні ніші визначаються факторами фізичного середовища, тобто за відсутності конкуренції їх можна розглядати як фундаментальні. Проте така розмірність не обмежується лише біотичною взаємодією, а й тим, що фізичні зовнішні фактори тут характеризуються значно вужчими показниками для певного виду. Тому така фундаментальна еконіша є відносною і характеризує конкретну ценопопуляцію, а не вид у цілому.

У міру розвитку біоценозу, на наступних стадіях сукцесії відбувається насичення його екопростору видами (принцип упаковки) і наростання конкуренції, що розглянуто раніше. На цьому етапі власне формується біоценоз, його внутрішня структурованість і таке фітогенне поле, трофічні ланцюги, що визначають властивості гіперпростору. Водночас біоценоз впливає на характер зміни зовнішніх факторів (ґрунотвірні процеси, мікроклімат, кругообіг речовин, трансформацію і запасання енергії тощо). Ця ендоекогенетична стадія сукцесії зумовлена тим, що поведінка видів залежить від характеру їх реалізованої еконіші, а види підлягають *K*-відбору і залежать від біотичного середовища.

У міру розвитку біоценозу поступово формується такий стан, коли він не може далі змінюватися (клімаксова стадія), і встановлюється рівновага. Але відповідно до законів термодинаміки й синергетики екосистема не може перебувати тривалий час у стані рівноваги, бо це означало б

припинення розвитку, який є неодмінним атрибутом живого [6]. Подальше функціонування фітоценозу спрямоване на збільшення фіксації енергії, а для її перетворення необхідне збільшення відтоку, а значить включення додаткових механізмів. Останні можуть визначатися як зовнішніми факторами, які теж підлягають змінам, так і внутрішніми біотичними, що краще адаптовані, вужче спеціалізовані і використовують додаткові канали як фіксації, так і перетворення енергії. Оскільки рослини, на відміну від тварин, не можуть активно витіснити, поїдати, знищувати одна одну, то цей процес відбувається завдяки формуванню «вікон» або «лакун», циклічних сукцесій, уявлення про які дає теорія геп-моделі. Цей процес розвитку є набагато повільнішим від попередніх стадій. Результат визначається тим, що вільні «лакунки» можуть бути заповнені завдяки еконішам або уже наявних у біоценозі видам, або появи нових, більш конкурентоздатних, із сусідніх біоценозів [3].

Зміна еконіш наявних у даному ценозі видів спричинена зміною їхніх адаптивних властивостей, а відтак і зовнішніх морфологічних рис, що означає процес видоутворення, еволюції видів, який щодо ценозу розглядають як флорогенез.

Інший спосіб – трансгенез – відбувається внаслідок змін адаптації видів до умов середовища за постійності біоморфологічних ознак, що проявляється у зміні еколого-ценотичної амплітуди ценопопуляцій внаслідок зникнення одних видів і появи інших, зміни їхньої чисельності, віталітету, поведінки, стратегії, активності.

І один, і другий способи сприяють появі в біоценозі як нових, непритаманних йому видів, так і формуванню нових біоморфологічних рас, тобто видоутворенню, що знаменує процес еволюції. На відміну від сукцесії, коли формуються наявні у природі стадії (за існуючою калькою, матрицею), процес еволюції визначається такими змінами біоценозів, яких раніше не існувало. Тобто процеси вийшли поза межі притаманної певному виду фундаментальної еконіші й призвели до її зміни. Для конкретного виду це може супроводжуватися як звуженням еконіші, поглиб-

ленням її спеціалізації, так і розширенням унаслідок освоєння додаткових каналів використання ресурсів.

Наголосимо, що такі зміни видового складу біоценозу можуть відбутися як завдяки аборигенним видам, що існують у сусідніх ценозах, у результаті розширення їхньої еконіші, так і за рахунок адвентивних видів, занесених із інших регіонів. Розширення еконіш аборигенних видів пов'язане зі зміною їхньої адаптації, що можлива у видів, які не мають вузької спеціалізації. Кандидатами можуть бути різні види залежно від того, як змінюється внутрішня структура біоценозу. Сьогодні спостерігається вихід асектаторів на домінуючий рівень і розширення площ таких біоценозів. Як приклад можна навести види роду клен (*Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*), що раніше характеризувалися низькою ценотичною роллю, і кленові ліси в літературі минулих десятиліть не згадувалися, а тепер формують ліси на місці грабово-дубових. Спостерігається розширення водних біоценозів із домінуванням реліктових видів горіха водного (*Trapa natans*) у зв'язку із зміною водного режиму (будівництва водосховищ та каналів), *Nymphoides peltata* у зарегульованих річках. Що стосується посилення ценотичної ролі адвентивних видів, то найчастіше це спостерігається у складі трав'янистих ценозів зі слабким фітогенним полем.

У цілому явище проникнення адвентивних видів у природні ценози сьогодні є досить звичайним на всіх континентах і дедалі посилюється. Встановлено, що 40 чужинних інвазивних видів трапляються у фітоценозах 21 класу рослинності України, а в Європі – у 35 класах; одночасно 228 видів флори Європи є інвазивними в природній рослинності Північної Америки [1, 17]. Це свідчить про те, що процеси еволюції, розвитку біотопів на сучасному етапі визначаються потужним впливом антропогенного фактора.

Таким чином, поняття еконіші, оцінка її розмірності, перекриття, упаковки в гіперпросторі, динаміки дає можливість підійти до розв'язання цілого ряду складних і важливих проблем організації, функціонування і розвитку екосистем.

### Література

1. Абдулєова О. С. Трапляння чужинних інвазійних рослин в синтаксонах рослинності України / О. С. Абдулєова, Н. І. Карпенко // Чорном. ботан. журн. – 2009. – Т. 5, № 2. – С. 189–198
2. Дідух Я. П. Етюди фіто екології / Я. П. Дідух. – К. : Арістей. – 2008. – 264 с.
3. Дідух Я. П. Якими будуть наші ліси? / Я. П. Дідух // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 3. – С. 321–343
4. Дідух Я. П. Теорія еконіші : вимір широти та перекриття / Я. П. Дідух, К. Ю. Ромащенко // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, № 5. – С. 529–542.
5. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – 399 с.
6. Пригожин И. Философия нестабильности / И. Пригожин // Вопросы философии. – 1991. – № 6. – С. 46–52
7. Раменский Л. Г. Избранные работы / Л. Г. Раменский. – Л. : Наука, 1971. – 334 с.
8. Ромащенко К. Ю. Синфітоіндикаційна оцінка еконіш видів роду *Pinus* L. України / К. Ю. Ромащенко, Я. П. Дідух, Н. А. Пашкевич // Укр. ботан. журн. – 2004. – Т. 61, № 2. – С. 134–144.
9. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 327 с.

10. Червона книга України. Рослинний світ / під ред. Я. П. Дідуха. – К. : Глобалконсалтинг. – 2009. – 912 с.
11. Clarke G. L. Elements of ecology / G. L. Clarke. – New York : Hafner. – 1954. – 560 p.
12. Dice L. R. Natural communities / L. R. Dice. – Ann Arbor : Univ. Michigan Press, 1952. – 547 p.
13. Elton C. S. Animal ecology / C. S. Elton. – London : Sidgwick and Jackson. – 1927. – 209 p.
14. Grinnell J. The niche relationships of the California transler / J. Grinnell // Auk. – 1917. – Vol. 21. – P. 364–382.
15. Hutchinson G. E. A treatise on limnology. Geography, physics and chemistry / G. E. Hutchinson. – New York : Wiley, 1957. – Vol. 1. – 1015 p.
16. Hutchinson G. E. The ecological theater and the evolutionary play / G. E. Hutchinson. – New Haven : Yale Univ. Press, 1965. – 139 p.
17. European natural habitats as global donors of invasive plants / V. Kalusova, M. Chytry, J. T. Kartesz et al. // 21 Workshop European Vegetation Survey. Abstracts. 24–27 May 2012. – Vienna, 2012. – P. 31.
18. Levins R. Evolution in changing environments / R. Levins. – Princeton–N. J. : Princeton Univ. Press, 1968 – 120 p.
19. MacArthur R. H. On the relative abundance of bird species / R. H. MacArthur. – Proc. Nat. Acad. Sci. – 1957. – Vol. 43. – P. 293–295.
20. Odum E. P. Fundamentals of ecology (2<sup>nd</sup> ed.) / E. P. Odum. – Philadelphia : Saunders. – 1959. – 564 p.
21. Pianka E. R. The structure of lizard communities. – Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1973. – Vol. 4. – P. 53–74.

*Ya. Didukh*

## **MODERN CONCEPTS OF THE ECOLOGICAL NICHES AND APPROACHES TO THEIR ASSESSMENT**

*In the development of ecological science, the niche concept has undergone some important qualitative changes. In the current work we consider niche dimensionality, assessment of niche overlapping, its specialization and structuring in the ecological hyperspace, econiche dynamics and other key scientific problems of modern ecology. We have also enunciated the “spring principle” (or “motive principle”) for the description of species’ econiche packing within the ecological hyperspace of the biocenoses.*

**Keywords:** econiche, biocoenosis, resource, hyperspace, specialization, evolution, succession, energy.

*Матеріал надійшов 11.06.2012*