

Российская академия наук
Отделение биологических наук
Институт экологии Волжского бассейна

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ

Г.С. Розенберг



В современной экологии понятие и концепция «экологической ниши» – это один из «китов» синтеза экологической теории, сфера большого числа экспериментальных работ и модельного теоретизирования.

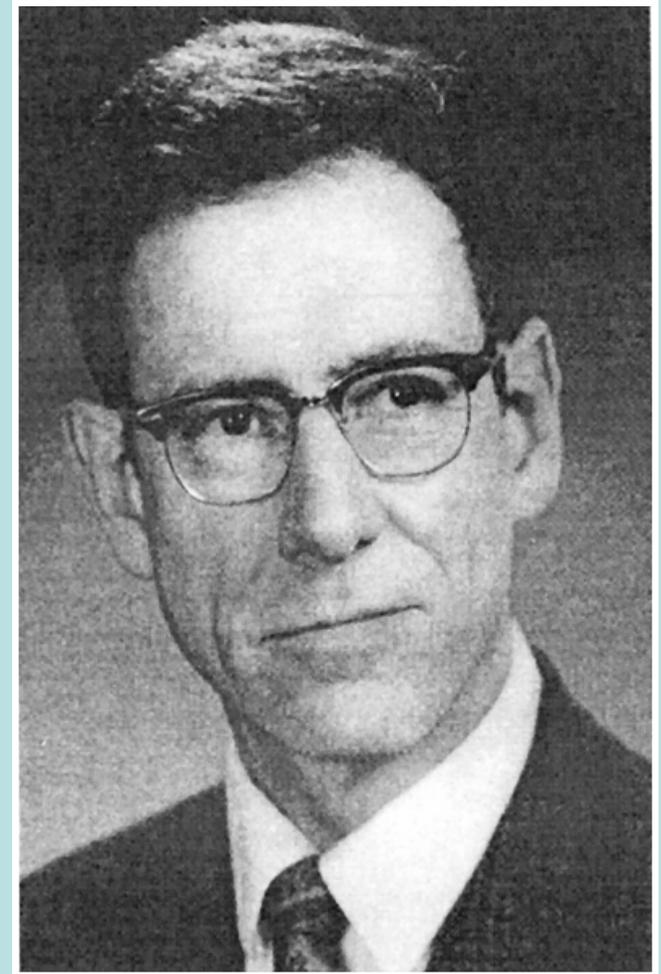
И это при том, что пока нет удачного определения самого понятия «экологическая ниша», что и демонстрирует подборка цитат.

Юджин Одум Eugene P. Odum (1975 г.):

«...понятие ниши относится не только к физическому пространству, занимаемому организмом, но также к его месту в сообществе, определяемому, в частности, источником энергии и периодом активности... Можно привести такую аналогию: **местообитание – это "адрес" организма, а экологическая ниша – это, говоря биологически, его "профессия"».**

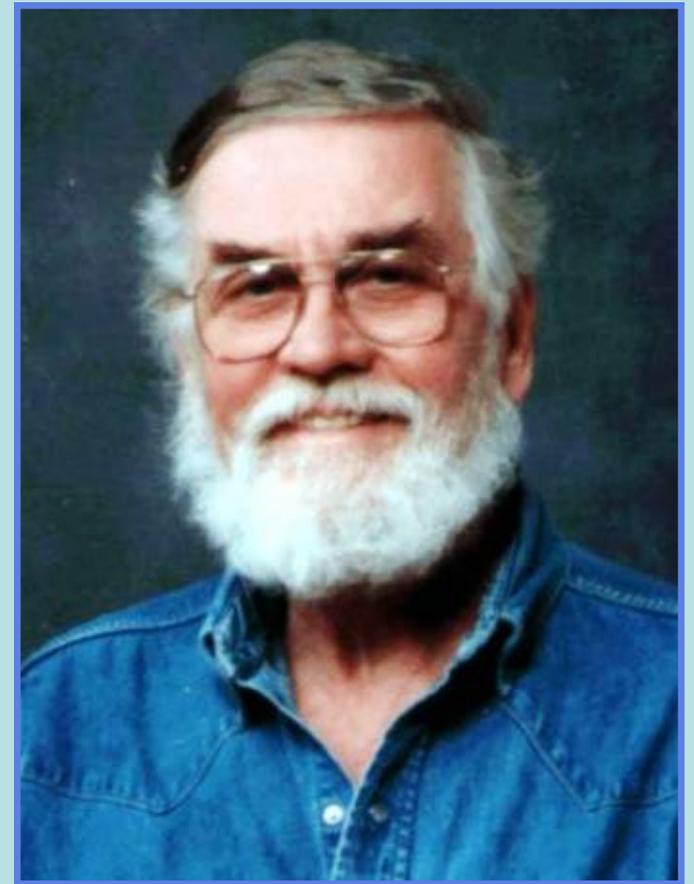


Роберт Уиттекер
Robert H. Whittaker
(1980 г.):



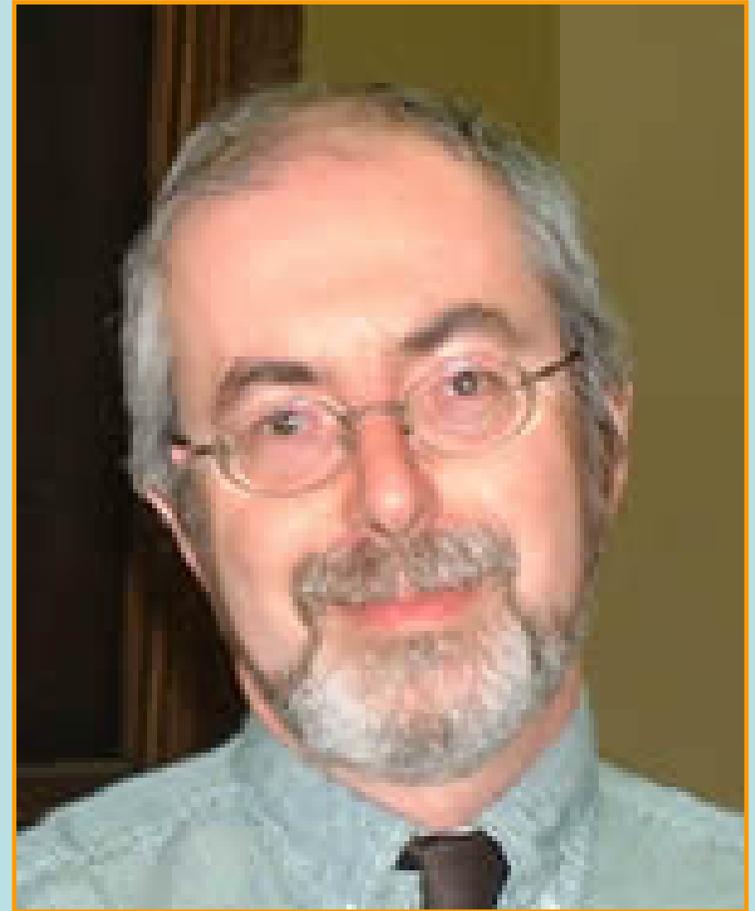
**«...ниша – это термин,
употребляемый для
обозначения специализации
популяции вида внутри
сообщества».**

Эрик Пианка
Eric R. Pianka
(1981 г.):



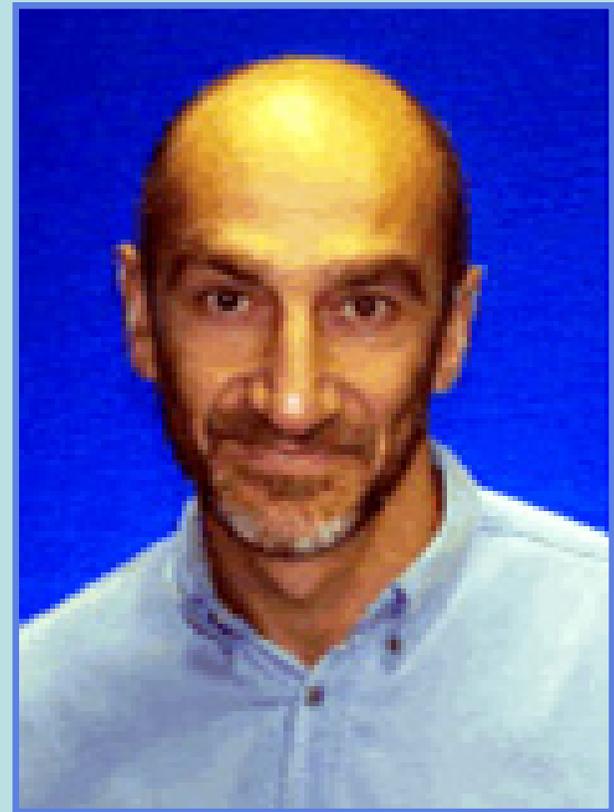
Экологическая ниша –
«...общая сумма адаптаций особи
или как все разнообразные пути
приспособления данной особи
к определенной среде».

Пауль Джиллер
Paul S. Giller
(1984 г.)



«...ниша данного вида определяется его положением и его реакцией на факторы гиперпространства данного сообщества».

Майк Бигон
Michael Begon
с соавторами
(1989 г.):



**«...экологическая ниша
не есть нечто такое, что
можно увидеть глазами. Не нужно и
вымерять всевозможных ее проекций
на отдельные оси – представление о
нише сослужит службу и без этого.**

**Экологическая ниша – отвлеченное
понятие...»**

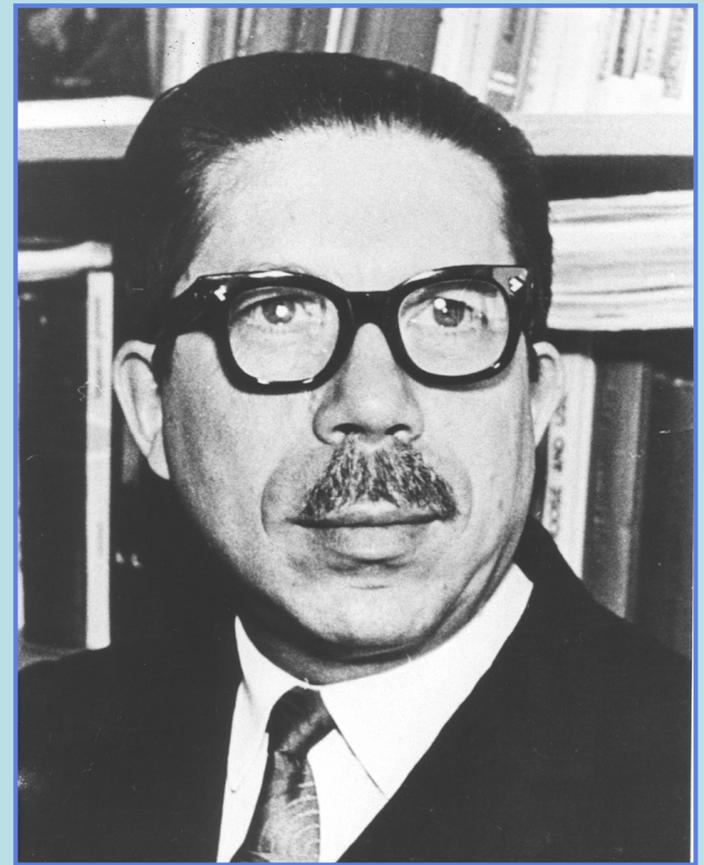
**Борис Михайлович
Миркин
с соавторами
(1989 г.):**



**«...ниша экологическая –
совокупность характеристик,
показывающих положение вида
в экосистеме».**

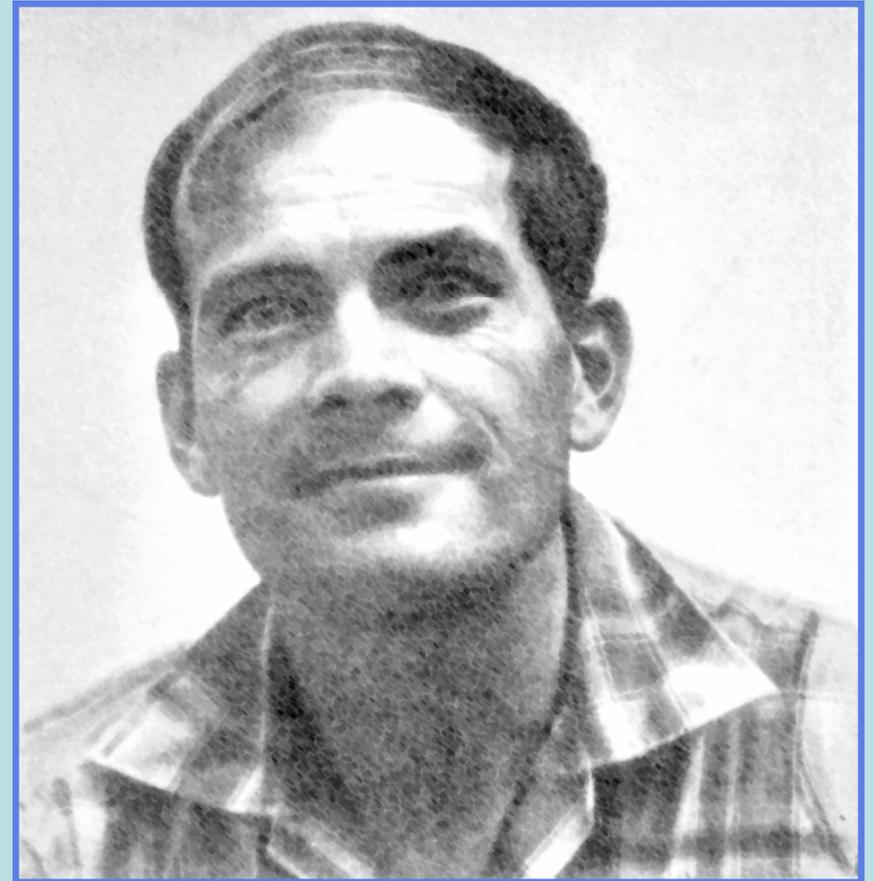
**Николай Федорович
Реймерс
(1990, с. 304):**

«...ниша экологическая – место вида в природе, включающее не только положение вида в пространстве, но и функциональную роль его в сообществе (например, трофический статус) и его положение относительно абиотических условий существования (температуры, влажности и т.п.)».



Интересную аналогию привел **Роберт Мак-Артур**, отметивший, что экологический термин «ниша» и генетический «фенотип» – понятия родственные:

- оба связаны с неопределенным числом характерных признаков,
- имеют некоторые общие параметры,
- полезны при установлении различий между особями и видами.



Роберт Мак-Артур
Robert H. McArthur
(1930-1972)

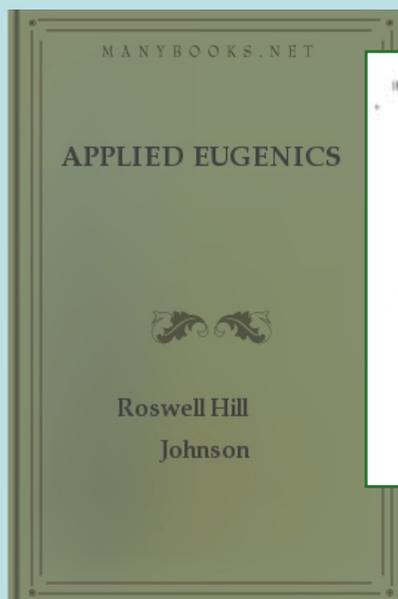
КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ

Наиболее важная для теории экологии концепция, совокупность характеристик, показывающих положение вида в экосистеме.

Различают *пространственную*, *трофическую* и *многомерную экологические ниши*, а также *фундаментальную* и *реализованную* (последняя меньше по объему фундаментальной, так как при ее определении учитывается конкуренция со стороны других видов).

Понятия, близкие по смыслу к «экологической нише», встречаются ещё в работах **Ч. Дарвина** и **Э. Геккеля**.

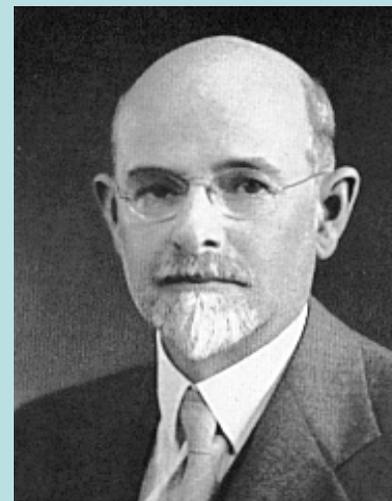
П. Гэфней (Gaffney, 1975) и А.М. Гиляров (1978) обнаружили, по-видимому, **первое** («одноразовое») использование термина «экологическая ниша» – **Р. Джонсоном** (Roswell Hill Johnson; 1877- ?) в 1910 г. при описании распространения божьих коровок.



"Determinate Evolution in the Color-Pattern of the Lady-Beetles"

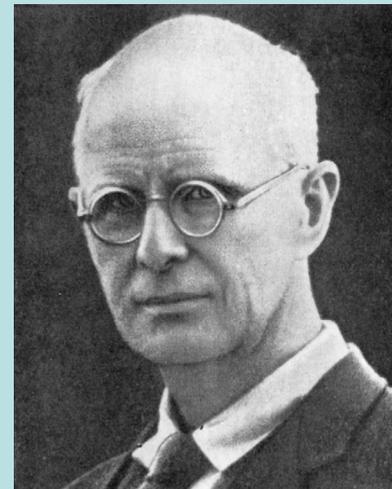


***Пространственная
ниша*** Дж. Гринелла
(Grinnell, 1917)



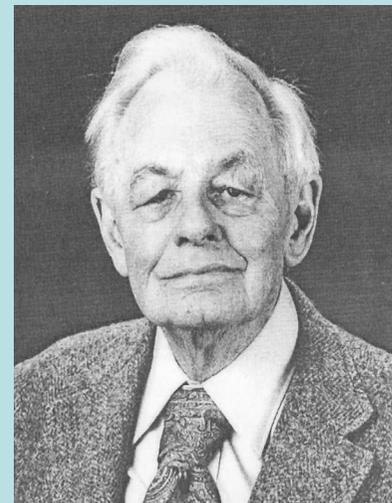
Джозеф Гринелл

Трофическая ниша
Ч. Элтона (Elton, 1927)



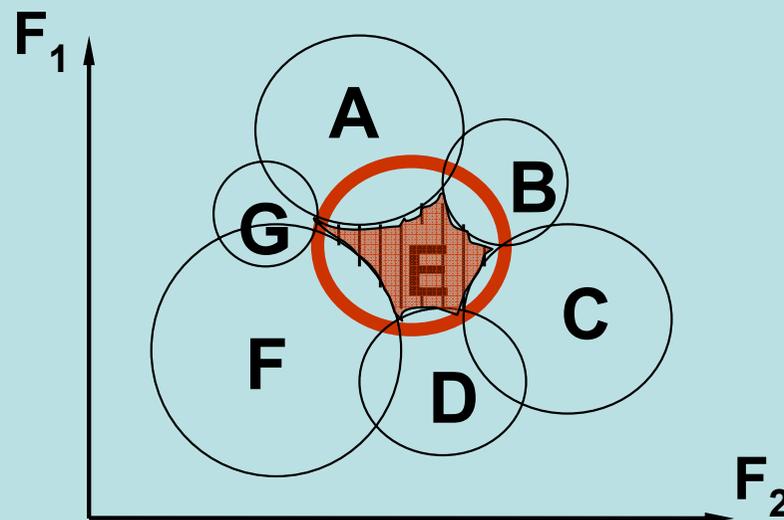
Чарльз Элтон

***Многомерная
экологическая ниша***
Дж. Хатчинсона
(Hutchinson, 1957)



Джордж Хатчинсон

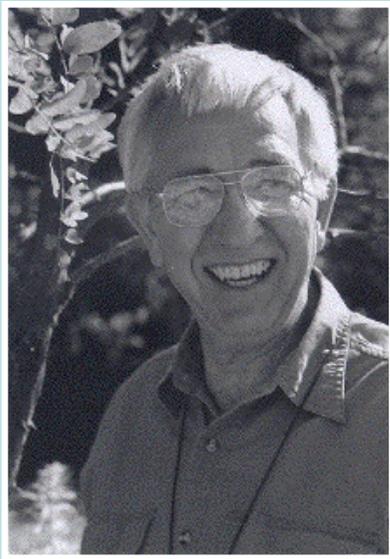
Многомерную экологическую нишу Дж. Хатчинсон называет еще и **фундаментальной** (вид **E** не ограничен биотическими взаимодействиями – конкуренцией, хищничеством и пр.), отличая ее от **реализованной ниши** – гиперпространства, занимаемого видом при наличии биотических ограничений. Соотношение фундаментальной ($E + AE + BE + EC + ED + EF - \bigcirc$) и реализованной ниш (**E**, **заштрихованная**) в пространстве двух факторов (F_1, F_2) хорошо иллюстрируется следующей схемой:



В качестве примера представления пространства экологической ниши приведем данные Ричарда Роута (Root, 1967) по частоте захвата жертв различной длины, пойманных на разной высоте от поверхности почвы синезеленым мошколовом (*Polioptila caerulea*), обитающим в дубовых лесах Калифорнии.



Polioptila caerulea



Ричард Роут
Richard B. Root
(г.р. 1937)

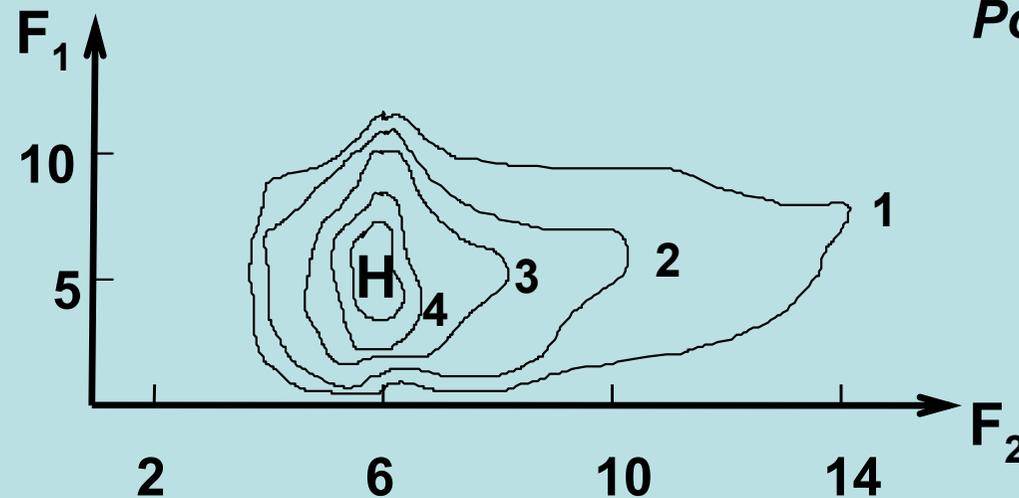


Рис. Частота захвата жертв в двумерном пространстве ниши (F_1 – высота над поверхностью почвы, м; F_2 – длина жертвы, мм); максимальная частота захвата обозначена через H , изономы указывают уменьшение по всем направлениям от максимального, %

ГИПОТЕЗА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ДУБЛИРОВАНИЯ

Предположение об относительной функциональной взаимосвязанности популяций одной трофической группы в биоценозе. При экологическом дублировании предполагается, что исчезнувший из сообщества вид замещается (занимает экологическую нишу) **экологически эквивалентным** (например, хищник на паразита, грызуны на копытных и пр.).

Кактус калифорнийский
(*Cylindropuntia californica*)



Молочай блестящий
(*Euphorbia fulgens*)

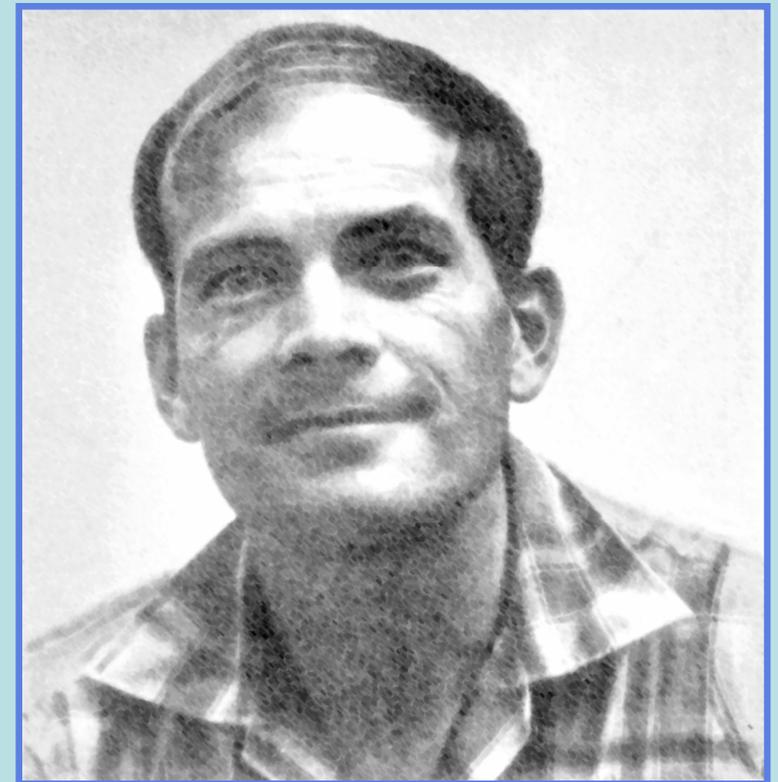


Экологическими эквивалентами могут быть даже не близкородственные таксономически виды.

Кактусы (сем. *Cactaceae*) широко представлены в пустынях Нового Света и полностью отсутствуют в Старом Свете; однако **молочаи** (сем. *Euphorbiaceae*) африканских пустынь выглядят точно так же, как кактусы – это суккуленты с колючками, как у кактусов.

ПРИНЦИП "ПЛОТНОЙ УПАКОВКИ" ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ Мак-Артура (дифференциации экологических ниш)

Виды, объединенные в сообщество (экосистему), стремятся использовать **все возможности** для существования, представляемые средой и биотическим окружением, и **максимизировать биопродуктивность** в конкретном биотопе.



Роберт Мак-Артур
Robert H. McArthur
(1930-1972)

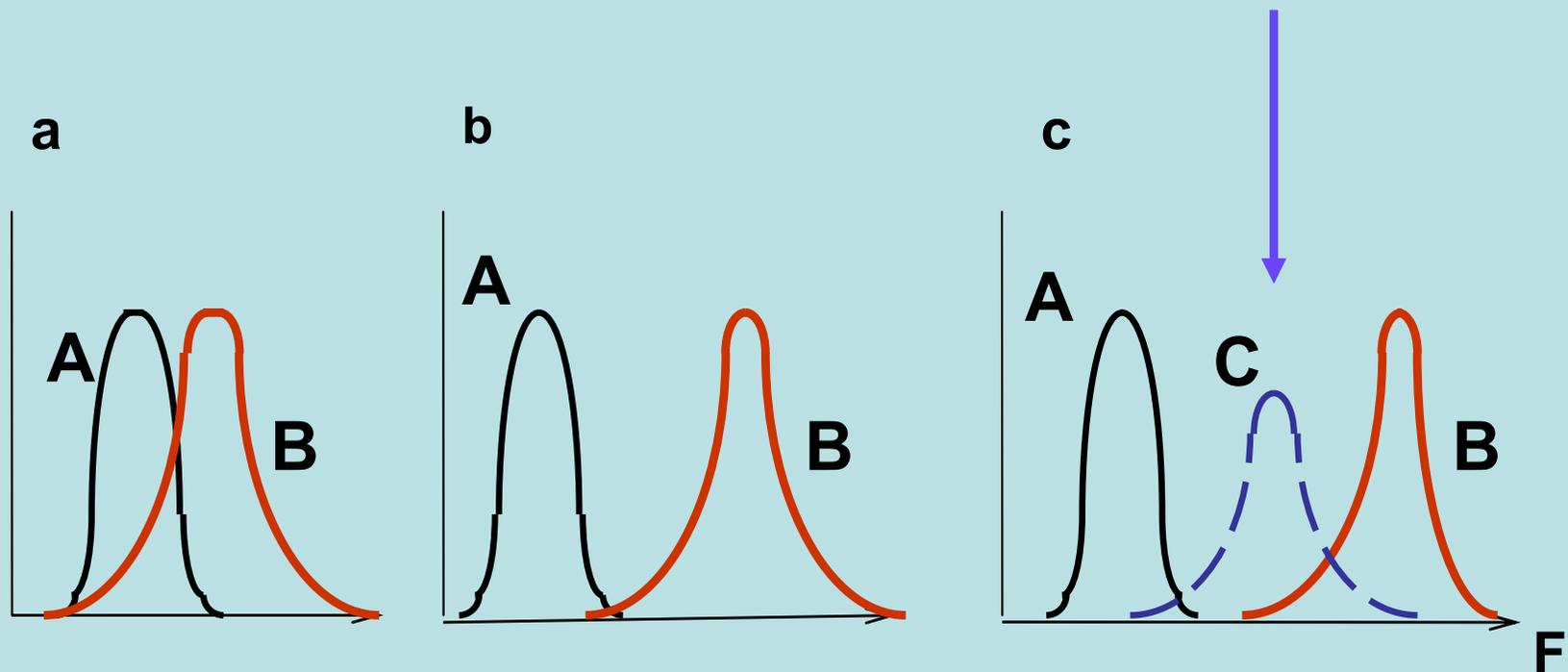


Рис. Схема, иллюстрирующая процесс внедрения в сообщество новых видов и их плотной упаковки

Пушистый или трехпалый дятел
(*Picoides pubescens*)

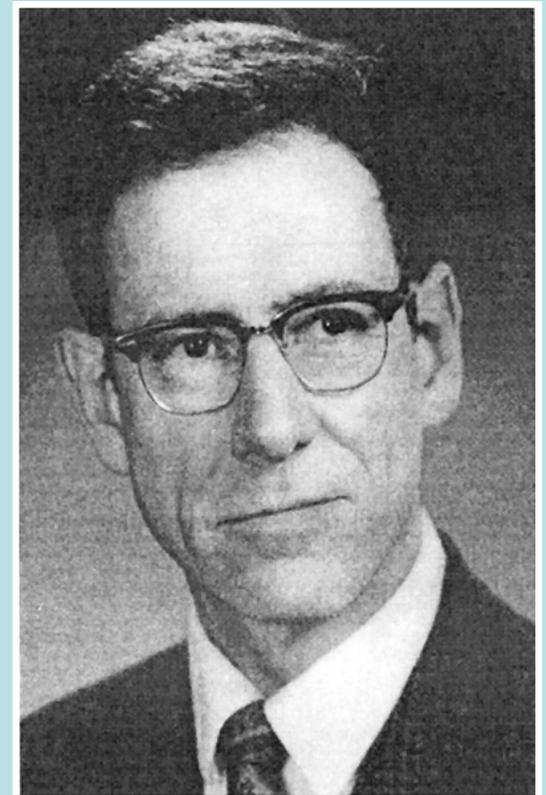


Красноголовый дятел
(*Melanerpes erythrocephalus*)



В качестве примера дивергенции экологических ниш можно привести сдвиг среднего значения распределения вида по пространству для североамериканского дятла (*Picoides pubescens*) в присутствии другого вида дятла *Melanerpes erythrocephalus* (более мелкого; с высоты 15 м в кроне деревьев до 3-12 м; Шенброт, 1986).

Как подчеркивает Р. Уиттекер (1980, с. 93),



«...если на градиент ресурса мы добавим другой вид, ширина ниш уже имеющихся здесь видов будет сокращена..., что позволяет сделать некоторые заключения:

- виды эволюционируют в направлении специализации к разным частям градиента ресурса, что уменьшает конкуренцию между ними;
- в любой период виды стремятся к равномерному распределению адаптивных центров по градиенту;
- последовательности ниш могут удлиняться за счет внедрения новых видов между старыми, что сокращает ширину ниш ранее существовавших видов;
- имеются, вероятно, пределы количества видов, которые могут, таким образом, "упаковываться" в последовательность видов вдоль данного градиента».

ЗАКОН МАКСИМУМА ПЛОТНОСТИ УПАКОВКИ ВИДОВ СООБЩЕСТВА В ДАННОЙ СРЕДЕ

Сообщество конкурирующих за жизненное пространство видов эволюционирует к состоянию с максимально плотной упаковкой видов, причем в процессе эволюции плотность упаковки всегда возрастает, достигая в равновесном состоянии максимально возможного для данной среды значения.

Этот результат был получен **Р. Мак-Артуром**.

МОДЕЛЬ МНОГОМЕРНОЙ (ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ) НИШИ Хатчинсона (n -мерного гиперобъема)

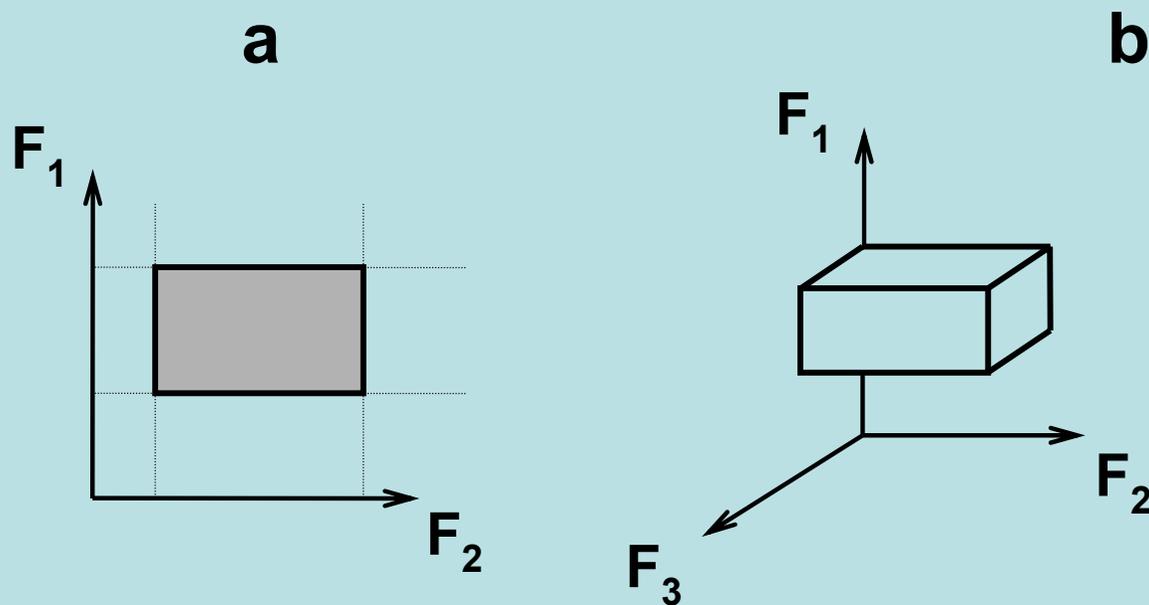


Рис. Модель двумерной (a) и трехмерной экологической ниши (b); F_i – отдельные факторы пространства экологических ниш

Многомерная модель ниши (как и всякая модель) содержит в своей основе ряд допущений, ограничивающих область ее применения. Рассмотрим некоторые из них.

- ***Гомогенность пространства экологической ниши.***

Согласно этому допущению вероятность выживания вида в любой точке гиперобъема ниши одинакова и, естественно, отлична от нуля ($p_i = \text{const} > 0$), а вероятность выживания вида за пределами ниши $p_i = 0$. Очевидно, что данное допущение труднодостижимо для реальных объектов – оно противоречит *принципу Либиха – Шелфорда, закону критических величин фактора и модели колоколовидного распределения вида вдоль градиентов среды.*

- ***Форма и независимость осей ниши.***

В модели Хатчинсона принята «ящикоподобная», или «кубическая» (если можно отнести этот термин к n -мерному пространству) форма экологической ниши, ограниченная ортогональными плоскостями, что отражает независимость воздействующих факторов;

это положение противоречит концепции совокупного действия природных факторов Митчерлиха. Учет этого приводит к представлениям о «сферической» форме экологической ниши.

- **Размерность ниши** – количество осей-факторов, достаточных для ее описания.

Опираясь на *принцип Либиха—Шелфорда*, можно свести все многообразие жизненно важных факторов к небольшому числу **лимитирующих факторов**, использовать комплексные градиенты или методы многомерной статистики (в частности, факторный анализ).

Вопрос о связи размерности ниши с числом видов в сообществе, по-видимому, не имеет однозначного ответа, хотя ряд исследователей предполагают рост средней размерности ниши с ростом числа видов (правда, с невысоким коэффициентом ранговой корреляции $\cong +0,3$).

- ***Ширина ниши*** – возможность популяции в использовании того или иного ресурса (по отношению к одному фактору).

Часто подчеркивается, что термин «ширина ниши» используется, фактически, для обозначения двух разных понятий: введенного в рассмотрение отношения популяции к используемому ресурсу и степени экологической пластичности популяции (насколько популяция экологически специализирована).

Чтобы избавиться от разночтения, во втором случае будем говорить не о ширине, а о ***размере ниши***.

Размер ниши (величина «ящика» или «сферы», форма ниши) характеризует степень специализации вида по отдельным осям-факторам гиперпространства экологических ниш.

При этом специализация (более эффективное использование данного ресурса), ведущая к сокращению размеров ниши по одному фактору (уменьшение **ширины ниши**), должна компенсироваться соответствующим расширением ниши по другим факторам (отрицательная корреляция). Это соответствует **гипотезе компенсации экологических факторов Алехина–Рюбеля**. С другой стороны, широко распространенным видам свойственна **эврибионтность**, что позволяет ожидать положительной корреляции между шириной экологической ниши по отдельным осям гиперпространства.

ПРАВИЛО ОБЯЗАТЕЛЬНОСТИ ЗАПОЛНЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

Пустующая экологическая ниша, как правило, естественно заполняется.

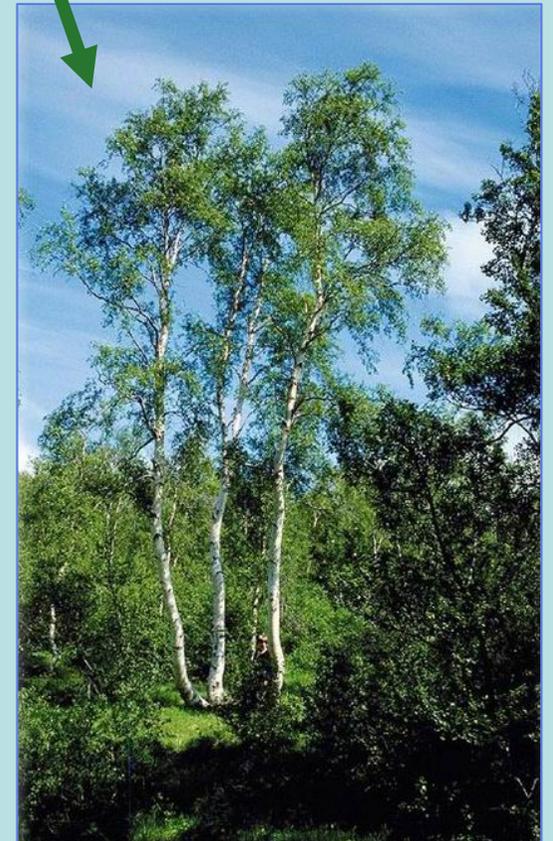
Сразу заметим, что лучше говорить о «псевдопустующих» экологических нишах, так как «природа не терпит пустоты». Классическим примером заполнения «свободного» нишевого пространства может служить возникновение новых заболеваний (ВИЧ–инфекция) – победа над многими инфекционными заболеваниями «освободило место» для новых...

ПРАВИЛО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ОПТИМУМА

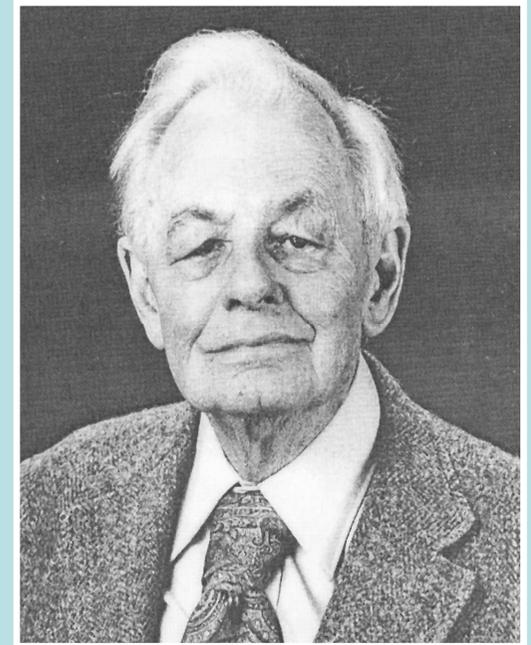
В **центре** видового ареала (x_0), как правило, имеются оптимальные для вида условия существования, которые ухудшаются к **периферии** области его обитания.



Берёза пушистая,
или белая
(*Betula pubescens* Ehrh.)



ПРАВИЛО Хатчинсона



Джордж Хатчинсон
George Evelyn
Hutchinson
(1903-1991)

Отношение размеров морфологических признаков (или отношение весов) сосуществующих симпатрических видов при минимальной конкуренции, как правило, постоянно и равно **1,3** (для веса – **2**). Имеются многочисленные примеры, подтверждающие это правило – исследования на пауках, жуках-скакунах, ящерицах, саламандрах, белках, летучих мышах, пустынных грызунах и пр.

Правило предложено **Дж. Хатчинсоном** в 1959 г.

В монографиях по экологии распространен пример размещения ниш у восьми видов голубей (*Ptilinopus* и *Ducula* sp.), обитающих в тропическом дождевом лесу Новой Гвинеи (Diamond, 1973) и питающихся плодами разных размеров

Таблица
Постоянная Хатчинсона для плодоядных голубей на Новой Гвинеи

Группа голубей	Диаметр плода, мм	Вес голубей (W, в г)			Постоянная Хатчинсона, $W_{cp}(i-1)/W_{cp}(i)$
		min	max	средний	
1-я группа (n = 4)	7	49	163	103	
2-я группа (n = 4)	20	123	414	236	2,3
3-я группа (n = 4)	30	245	802	513	2,2
4-я группа (n = 2)	40	592	802	697	1,4
Средняя					1,97



Yellow-bibbed Fruit Dove
(Ptilinopus solomonensis)
© Mehd Halaouate-2004



Джейред Дайэменд

Jared Mason Diamond (г.р. 1937)



Pied Imperial Pigeon
(Ducula bicolor)



Ptilinopus rarotongensis
© CINHP / G.McCormack



Green Imperial Pigeon
(Ducula aenea)



Благодарю за внимание ...