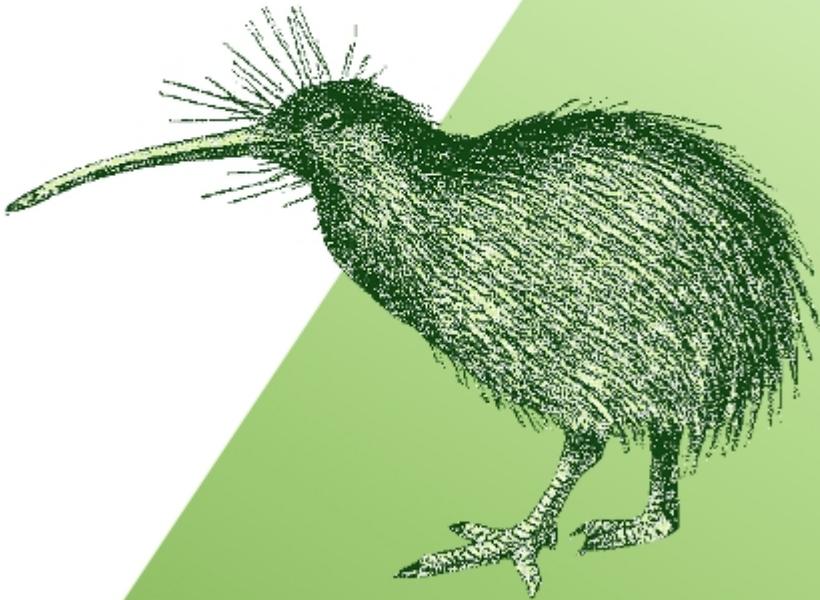


ISSN 2312-2579

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И
ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ**



2014

**НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
Том 14 № 1
SCIENTIFIC JOURNAL**

К ФОРМАЛИЗАЦИИ КОНЦЕПЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ ЭЛТОНА—ОДУМА. ВЕКТОРНО-ОБЪЕМНАЯ МОДЕЛЬ НИШИ

П. В. Озерский

*Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: ozerski@list.ru*

Предложена новая модель экологической ниши, основанная на многомерной толерантной модели ниши Дж. И. Хатчинсона (Hutchinson, 1957) и концепции вектора воздействия Дж. М. Чейза и М. А. Лейболда (Chase, Leibold, 2003). Эта модель способна разрешить некоторые проблемы, имеющие отношение к применимости концепции ниши к межвидовым взаимодействиям, например, проблем «карусельных» циклических смен видов.

Ключевые слова: экологическая ниша; гиперобъем; вектор воздействия; преобразование среды; вектор воздействия; экологические стратегии Раменского—Грайма.

Введение. В предыдущей публикации, посвященной формализации концепции функциональной «ниши-профессии» Ч. Элтона — Ю. Одума (Озерский, 2013а), среди других вопросов была рассмотрена неэквивалентность друг другу, с одной стороны, функциональной ниши и, с другой стороны, многомерной толерантной ниши, концепция которой обычно связывается с работами Дж. И. Хатчинсона. С учетом того, что недостаточность толерантных моделей ниши для полноценного описания межвидовых конкурентных отношений неоднократно демонстрировалась разными авторами (Chesson, 1991; van der Maarel, Sykes, 1993), мы сочли более чем оправданной попытку американских экологов Дж. М. Чейза и М. Лейболда (Chase, Leibold, 2003) создать новую концепцию ниши, сочетающую в себе достоинства функциональной и толерантной моделей. Прежде всего, к достоинствам предложенного этими авторами подхода следует отнести их пристальное внимание к явлениям трансформации живыми организмами среды их обитания, что нашло свое отражение во введенном Чейзом и Лейболдом в их концепцию ниши понятии вектора воздействия («impact vector»). Заслуживает внимания также и попытка авторов этой модели формализовать и выразить количественно (через прирост численности вида) степень благоприятности значений факторов среды, для чего ими было введено понятие изоклины нулевого чистого роста организма (ИНЧР) (под нулевым чистым ростом ими понималось соотношение между рождаемостью и смертностью, при котором общая численность фиксируется на определенном постоянном уровне, а под соответствующей изоклиной — линия, соединяющая точки на двумерной координатной плоскости (по осям которой отложены значения двух произвольно выбранных экологических факторов), в которых выполняется условие нулевого чистого роста).

Некоторые нерешенные проблемы модели Чейза—Лейболда. Модель ниши, предложенную Чейзом и Лейболдом, в целом, также нельзя считать удач-

ной. Прежде всего, понятие ИНЧР является довольно искусственным и неудачным. Основной недостаток его состоит даже не в произвольности выбора факторов для построения осей (в конце концов, они могут определяться конкретными задачами исследования), а в том, что в действительности соотношение между рождаемостью и смертностью определяется не исключительно этими двумя выбранными факторами, но, согласно правилу Митчерлиха¹, также и огромным количеством других, неучет которых неминуемо должен приводить к непредсказуемости и непостоянству расположения данной изоклины. Рассмотрим эту проблему более подробно.

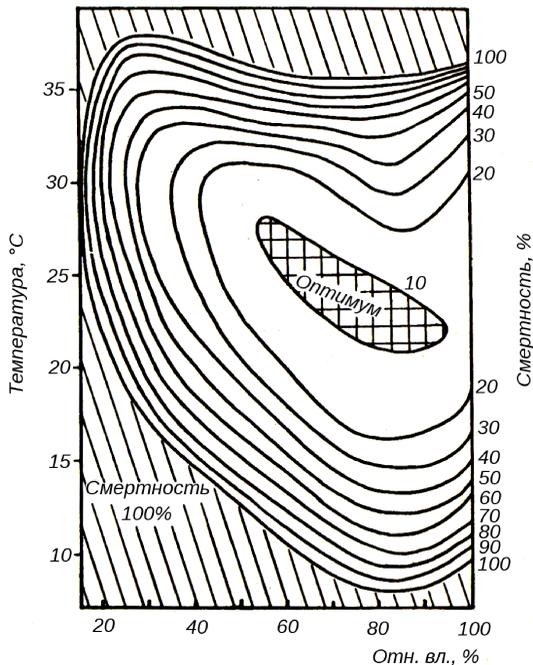


Рис. 1. Термограммa, демонстрирующая зависимость смертности куколок бабочки яблонной плодовой жорки — *Cydia pomonella* (L.) от температуры и влажности окружающей их среды (по Shelford, 1927 из Даждо, 1975). Если бы взаимодействие факторов никак не проявлялось, то линии, связывающие точки с одинаковой смертностью, образовывали бы прямоугольные, а не скругленные, как на графике, контуры.

динамических, так и статических. Иллюстрациями его могут послужить термограммы — диаграммы, описывающие зависимость благополучия тех или иных биосистем от различных сочетаний температуры и влажности (рис. 1).

Предположим, что была построена изоклина для некой популяции по паре факторов А и В. Координатная плоскость, образованная осями А и В, — в действительности, лишь двумерное сечение N-мерного хатчинсонова факторного гиперпространства, причем координаты этой плоскости по прочим N–2 его осям в этой модели никак не оговорены. В то же время, в пределах хатчинсонова гиперобъема экологической ниши популяции существует возможность построить бесконечное множество таких плоскостей, параллельных друг другу (рис. 2), при

ювка этого правила: каждый ения, соответствующим об- независимо от того, являет- зменениями). Это же прави- к такой биосистемы, как ди-

- 1 В настоящей работе используется следующая формулировка этого правила: каждый экологический фактор при изменении величины его значения, соответствующим образом влияет на продукцию надорганизменной биосистемы, независимо от того, является он лимитирующим или нет (по А. Т. Кирсанову, 1930, с изменениями). Это же правило, в целом, справедливо также и для других характеристик такой биосистемы, как динамических, так и статических. Иллюстрациями его могут послужить термогигрограммы — диаграммы, описывающие зависимость благополучия тех или иных биосистем от различных сочетаний температуры и влажности (рис. 1).

этом соответствующие ИНЧР для факторов *A* и *B*, расположенные на этих плоскостях, будут различаться (если только проекции нишевого гиперобъема по всем этим $N - 2$ осям не являются прямоугольниками, что, однако, практически невероятно для реальных биосистем). На фоне этого замечания выглядит второстепенным то обстоятельство, что по отношению к экологическим факторам у популяций имеются не некие односторонние пределы допустимых значений, а ограниченные с двух сторон диапазоны толерантности. В то же время, диапазоны толерантности для двух факторов будут образовывать на плоскости не линию, а замкнутый контур (внешнюю границу двумерного «среза» гиперобъема). Кроме того, серьезные возражения вызывает также применение Чейзом и Лейболдом понятия ИНЧР к отдельному организму. Такие характеристики, как рождаемость и смертность, должны относиться не к организменному, а к популяционному уровню организации живого. В отношении особи можно говорить, в лучшем случае, о плодовитости и о продолжительности жизни, однако эти характеристики вовсе не эквивалентны рождаемости и смертности.

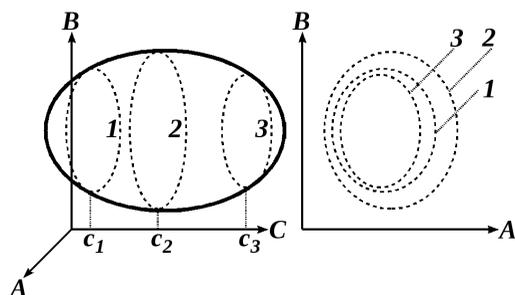


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая искусственность введенного Чейзом и Лейболдом понятия изоклины нулевого чистого роста (ИНЧР). Слева представлен трехмерный нишевый гиперобъем по факторам *A*, *B* и *C*, справа — его двумерная проекция на плоскость, образованную осями факторов *A* и *B*. При трех разных значениях фактора *C* (c_1 , c_2 , c_3), не только не совпадают три изоклины (1, 2, 3), построенные для факторов *A* и *B*, но и различаются площади ограниченных им сечений нишевого гиперобъема.

Понятие вектора воздействия. Совсем иначе следует оценить введенное Чейзом и Лейболдом понятие вектора воздействия («impact vector»), которое представляется достаточно удачным, хотя и нуждается в некоторой коррекции. Чейз и Лейболд использовали его для обозначения направления действия организма на фактор. Если организм своим присутствием уменьшает значение фактора (например, количество какого-либо ресурса), то соответствующий вектор воздействия направлен вдоль координатной оси этого фактора в сторону меньших значений; если организм своим присутствием увеличивает значение фактора (например, количество хищников), то соответствующий вектор воздействия направлен вдоль

координатной оси этого фактора в сторону больших значений. Если же организм не может влиять на значение фактора, в данном случае вектор воздействия не существует.

По нашему мнению, определение вектора воздействия, данное Чейзом и Лейболдом, следует, тем не менее, несколько уточнить. Вектор воздействия можно считать графическим представлением акта средообразовательной деятельности популяции (а также особи, многовидового сообщества или иной биосистемы). При этом в книге Чейза и Лейболда в отношении вектора воздействия речь шла о действии биосистемы только на один фактор среды. Такой вектор воздействия далее будет называться факториальным. Таким образом, **факториальный вектор воздействия \vec{i} — это составляющая средообразовательной деятельности популяции или иной биосистемы, относящаяся к одному фактору среды, выраженной графически и характеризующаяся длиной и направлением.** Как можно видеть, он представляет собой характеристику исключительно биосистемы (популяции), но не среды ее обитания (станции).

В N -мерном факторном гиперпространстве каждой точке экологической ниши может быть поставлено в соответствие N факториальных векторов воздействия — по одному для каждого фактора. **Сумма всех факториальных векторов воздействия, относящихся к данной точке факторного гиперпространства, обозначается здесь как интегральный вектор воздействия.**

$$\vec{I} = \sum_{i=1}^N \vec{i}_i$$

Вектор воздействия \vec{I} в N -мерном факторном гиперпространстве, при допущении об ортогональности последнего, представляет собой сумму N факториальных векторов \vec{i}_i , каждый из которых представляет собой элементарное изменение одного из факторов станции под действием взаимодействующей с ней популяции.

Поскольку направленность и эффективность (выражаемая через длину результирующего вектора воздействия) средообразовательной деятельности популяции может изменяться в ответ на изменения станции, произвольный вектор воздействия целесообразно рассматривать как сумму единичных векторов. Единичный вектор воздействия представляет собой величину, имеющую физический аналог — мгновенную скорость — и, подобно последней, характеризуется величиной и направлением. В хатчинсоновом гиперпространстве такому вектору должна быть поставлена в соответствие пара точек: начальная (т. е. исходное состояние станции) и конечная; последняя располагается в соседней точке гиперпространства, причем то, с какой именно стороны от начальной точки она находится, определяется направлением вектора воздействия.

$$\vec{v} = \frac{d\vec{r}}{dt}$$

Единичный вектор воздействия может быть также нулевым (что, с формальной точки зрения, не равнозначно его отсутствию, вопреки мнению Чейза и Лейболда), тогда он соответствует точке гиперобъема, в которой средообразовательная деятельность популяции не сопровождается изменениями в ее аутоэкологической станции (иными словами, соответствующие ему начальная и конечная точки совпадают). В этом случае популяция лишь поддерживает свою станцию в одном и том же состоянии, что, однако, не означает, что средообразовательная деятельность отсутствует как таковая. Напротив, она может быть очень активной и направленной при этом на компенсацию воздействий на станцию внешних по отношению к последней факторов или идущих в ней внутренних процессов; в таких случаях прекращение средообразовательной деятельности должно приводить к изменениям экологических условий.

Векторно-объемная модель фундаментальной экологической ниши.

Если попытаться совместить сформулированную Хатчинсоном (Hutchinson, 1957) и развитую его последователями (см. обзор: Озерский, 2013а) модель толерантной многомерной ниши с представлением о средообразовательной деятельности популяции (то есть создать модель **совокупной экологической ниши**, включающей в себя толерантный и средообразовательный аспекты и характеризующей все разнообразие отношений между популяцией и ее станцией), то каждой точке гиперобъема нужно будет поставить в соответствие единичный интегральный вектор воздействия. Тогда средообразовательная деятельность популяции будет графически выражаться как совокупность траекторий перемещения точек, составляющих ее станцию, в хатчинсоновом гиперпространстве в ходе реализации популяционного средообразовательного потенциала. Направления этих траекторий будут зависеть от свойств каждой точки станции и от свойств самой популяции. Каждой точке в пределах реализованной толерантной ниши может быть поставлен в соответствие свой единичный интегральный вектор воздействия, который либо является нулевым, либо, в соответствии со своим направлением, перемещает точку станции в соседнюю точку гиперпространства (в свою очередь, имеющую свой единичный вектор воздействия). При этом условия в этой соседней точке, по сравнению с исходной, могут оказаться как более, так и менее благоприятными для популяции. Соответственно этим трем случаям, каждая точка нишевого гиперобъема может быть отнесена к одному из трех следующих типов.

1) **с-тип (стабилизирующий)**: точке соответствуют нулевой единичный вектор воздействия;

2) **о-тип (оптимизирующий)**: точке соответствуют ненулевой единичный вектор воздействия, направленный к точке с условиями, более благоприятными для популяции;

3) **п-тип (пессимизирующий)**: точке соответствуют ненулевой единичный век-

тор воздействия, направленный к точке с условиями, менее благоприятными для популяции.

Особая ситуация возникает, если точка, ассоциированная с ненулевым вектором воздействия, располагается на границе нишевого гиперобъема. Здесь, помимо единичных векторов воздействия, лежащих целиком в его пределах (внутренних), могут существовать также единичные векторы, у которых в область ниши попадает только начальная (исходящие векторы) или только конечная (входящие векторы) точка. Исходящий вектор соответствуют такому значению фактора (или, в многомерном случае, такой совокупности значений факторов), при котором популяция неизбежно изменяет среду своего обитания (стацию или ее часть) таким образом, что оказывается не в состоянии продолжать в ней существовать далее. Именно эти процессы, по крайней мере отчасти, лежат в основе смен стадий развития экосистем в ходе сукцессий. Входящий вектор соответствуют такому значению фактора (или такой совокупности значений факторов), при котором популяция превращает изначально не пригодную для ее обитания среду в пригодную (то есть расширяет стацию в физическом пространстве).

В разных частях нишевого гиперобъема частота встречаемости точек с-, о- и п-типов должна быть различной. Кроме того, очень вероятной представляется тенденция к близкому расположению однотипных точек друг к другу. Всё это должно обуславливать возможность подразделения гиперобъема на **средообразовательные зоны с-, о- и п-типа** (для краткости обозначаемые далее как с-, о- и п-зоны).

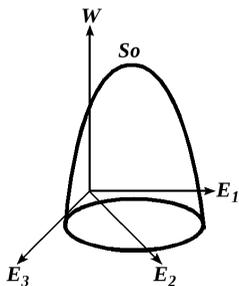


Рис. 3. Толерантность 3-эконной популяции к одному экологическому фактору. E_1 , E_2 , E_3 — 1-й, 2-й и 3-й экконы; S_0 — экологический синоптимум по фактору F ; W — благополучие популяции.

Под с-зоной в данном случае понимается часть нишевого гиперобъема, в которой преобладают с-точки (точки с нулевыми векторами воздействия). Аналогично, под о- и п-зонами понимаются области с преобладанием точек, соответственно, о- и п-типа.

Следует заметить, что говорить о зонной структуре следует прежде всего применительно к реализованным нишам и лишь с определенными оговорками — в отношении фундаментальных. Дело в том, что зонная принадлежность одной и той же точки нишевого гиперобъема может быть разной, в зависимости от того, какие еще точки входят в гиперобъем реализованной ниши. Особенно ярко эта особенность проявляется при сложной эконной структуре популяции (т. е. при существовании в ней нескольких экконов (Heatwole, 1989) — экологически

различающихся вариантов особей, представляющих собой либо разные стадии онтогенеза, либо разные поколения в сложных жизненных циклах, либо разные фенотипические формы, существующие параллельно в рамках одного и того же поколения). В реализованной нише вовсе не обязательно все экконы (и даже хотя

бы один из эконо́в) смогут достигнуть именно того уровня воздействия экологических факторов, который соответствует максимальному благополучию популяции. Более того, одни из эконо́в окажутся в факторном гиперобъеме реализованной ниши ближе к необходимому для достижения популяцией совокупного экологического оптимума («синоптимума»²) условиям среды, а другие — дальше от них. В то же время, для достижения популяцией условий существования, максимально благоприятных для нее в целом, необходим определенный баланс между степенью благоприятности условий существования ее разных эконо́в, и соблюдение этого соотношения при меньших уровнях благополучия эконо́в, по сравнению с их «оптимумами» (т. е. физиологическими оптимумами, характерными для принадлежащих этим экона́м особей), может приводить к большему экологическому благополучию всей популяции, нежели при нарушении баланса в сочетании с достижением частью эконо́в «оптимальных» для них условий. Можно привести некоторые примеры, в определенной мере иллюстрирующие подобное несовпадение оптимумов у разных эконо́в. Так, по данным Р. Боналя и его соавторов (Bonal et al., 2010), слишком раннее начало яйцекладки (казалось бы, свидетельство благоприятности условий существования) у живущих за счет дуба каменного (*Quercus ilex* L.) жуков-долгоносиков *Curculio elephas* (Gyllenhal) приводит к тому, что их личинки оказываются вынуждены развиваться в менее зрелых желудях, чем в годы, когда яйцекладка происходит позднее, вследствие чего имеют меньшую массу тела. Аналогично, слишком теплая весна может приводить к чрезмерно раннему началу гнездования и высиживания яиц у большой синицы *Parus major* L., что впоследствии оборачивается дефицитом пищи для ее птенцов (Visser et al., 1998).

Таким образом, по условиям, в которых существует один отдельно взятый экон, без их сравнения с условиями существования прочих эконо́в, невозможно судить, каков уровень благополучия всей популяции, даже зная толерантные характеристики всех ее эконо́в. Соответственно, одни и те же изменения среды, приводящие к изменению степени благоприятности существования одного экона, в зависи-

2 По-видимому, наилучшим графическим представлением толерантности многоэконной популяции к одному фактору будет многомерный гиперобъем («колокол») в координатном пространстве мерности $N + 1$, где N — это число эконо́в в популяции. По каждому i -му из N измерений в этом гиперпространстве откладываются значения фактора, относящиеся на i -й экон, а еще одна ось соответствует благополучию популяции (рис. 3). Точка, соответствующая максимальному благополучию популяции, в этом случае определяется совокупностью N значений фактора. Эта совокупность обозначается в настоящей работе как экологический синоптимум популяции по данному фактору, или однофакторный экологический синоптимум. На ось, соответствующую фактору, синоптимум проецируется как группа из N точек. Нетрудно расширить представление о синоптимуме также и на многофакторный случай, соответствующий многомерной толерантной нише. Этот многомерный синоптимум может быть представлен как группа точек в хатчинсоновом факторном гиперпространстве, проекция которой на координатные оси соответствуют синоптимумам по соответствующим факторам.

мости от того, каковы и в каком направлении меняются условия существования других экзотов (а в гетерогенной станции условия существования разных экзотов могут сильно различаться), могут оказываться то оптимизирующими, то пессимизирующими, то нейтральными.

В физическом пространстве соотношения между зонами с разным расположением векторов воздействия в нише или в ее естественном подразделении может быть очень сложными. В частности, А. А. Уранов (1965: с. 251—252), описывая свойства фитогенного поля («части пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения»), указывал на его подразделенность на две резко обособленные друг от друга и не сходные по своим характеристикам части («лежащую в пределах общего контура растения и вне его»), на его мозаичность («пятнистое распределение напряжений»), на изменчивость во времени (причем форма и напряженность «поля» может зависеть как от внешних факторов, так и от «внутреннего ритма» растения), а применительно к вегетативно-подвижным растениям, способным к образованию «парциальных кустов с особой у каждого корневой системой», — на полицентричность. Если же речь идет о средообразовательной деятельности не отдельно взятого организма, а надорганизменной биосистемы (экзона или популяции), состоящей из многих особей, то пространственная неоднородность этого «поля» оказывается практически неизбежной.

Представляется очевидным, что «фитогенное поле» надорганизменной биосистемы может быть отображено в экологическом (хатчинсоновом) гиперпространстве в виде совокупности векторов воздействия, каждый из которых лежит (хотя бы частично) в пределах толерантного гиперобъема. Такая совокупность векторов, относящаяся к популяционной нише в целом, должна быть названа средообразовательной нишей данной популяции. Если же гиперобъем соответствует лишь субнише какого-либо экзона (о соотношениях между понятиями ниши, субниши, популяции и экзона см. обзор: Озерский, 2013а), то связанная с ним совокупность векторов воздействия должна называться средообразовательной субнишей.

Следует иметь в виду, что структура средообразовательной ниши (или субниши) может сильно отличаться от структуры «поля», так как точки, удаленные друг от друга в физическом пространстве, но сходные по экологическим условиям, оказываются сближенными в факторном гиперпространстве и, наоборот, точки, соседствующие в физическом пространстве, но сильно различающиеся экологически, в факторном гиперпространстве могут быть далеко разнесены. Можно предположить, что в целом структура расположения средообразовательных зон в нишесом гиперобъеме будет, как правило, проще, чем структура «фитогенного поля».

Наиболее простой и очевидной (хотя и не единственно возможной) топографией расположения средообразовательных зон в гиперобъеме ниши представляется следующая: его центральную часть («ядро») составляет с-зона, вокруг нее располагается о-зона, а по самой периферии — п-зона; при этом между с-, о- и п-зона-

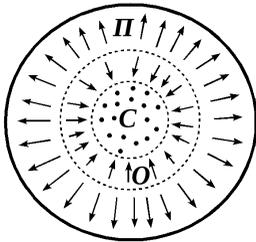


Рис. 4. Схема расположения средообразовательных зон (с, о, п) в нишевом гиперобъеме (один из возможных вариантов). Стрелками обозначены преобладающие направления векторов воздействия. Нулевые векторы воздействия обозначены точками.

свою очередь, переходные слои между о- и с-зонами, равно как и между п- и с-зонами, воспроизводят свойства, соответственно, о- и п-зон, отличаясь, однако, меньшей скоростью преобразования среды; эта скорость градуально возрастает по мере удаления от с-зоны.

Описывая зонную структуру экологической ниши, следует иметь в виду, что ширина зон и соотношения между ними в пределах одного и того же гиперобъема могут быть разными по разным измерениям хатчинсонова гиперпространства (т. е. в отношении разных экологических факторов). Кроме того, существенным является то, что интегральный экологический синоптимум популяции в большинстве случаев должен находиться в пределах с-зоны ее экологической ниши. Это соответствие представляется очень вероятным результатом селективной эволюции, не являясь, однако, обязательным для популяции любого вида. Причины отсутствия такого соответствия могут быть различными. Прежде всего, оно может не соблюдаться, если в популяционной станции сравнительно недавно произошли изменения, в результате чего в популяции идет активный движущий отбор, направленный на изменение характеристик ее ниши. По-видимому, однако, и при отсутствии движущей

ми, равно как и на внешних границах гиперобъема, могут располагаться переходные слои (рис. 4)³. Те переходные слои, которые располагаются между разными зонами и не выходят за пределы нишевого гиперобъема, состоят из точек разных типов. Соответствующие им векторы воздействия оказываются разнонаправленными, что приводит к динамическим колебаниям значений факторов, формирующих стабильность, вокруг некоего усредненного значения. Если переходный слой располагается между о- и п-зонами, то в его пределах могут формироваться области, в которых поддерживается динамическое равновесие. По своим проявлениям такие области оказываются сходными с с-зонами, поскольку условия в них производят впечатление стабильных (хотя на самом деле это равновесие является неустойчивым). В

3 Допущение о подобном расположении средообразовательных зон в пределах нишевого гиперобъема представляется примерно в такой же мере условным, как и традиционное изображение кривой толерантности в виде колоколообразной симметричной фигуры с единственным экстремумом — максимумом (оптимумом) в ее центре. Кроме того, следует заметить, что граница между о- и п-зонами (в более общем случае — всякая «внутренняя» граница п-зоны — т. е. также и с с-зоной, если эти зоны имеют непосредственный контакт друг с другом) соответствует многомерному обобщению «изоклины нулевого чистого роста», как ее описывали Чейз и Лейболд (Chase, Leibold, 2003).

го отбора вполне в некоторых случаях возможны ситуации, при которых интегральный синоптимум популяции лежит вне пределов ее с-зоны. Возможность таких ситуаций, однако, представляются тесно связанной с реализуемой популяцией экологической стратегией.

Следует заметить, что толерантная многомерная модель ниши формально не запрещает существования в факторном гиперпространстве нескольких совпадающих (то есть имеющих одни и те же координаты) точек. Расширение этой модели до векторно-объемной не отменяет этой возможности, однако каждая из совпадающих точек может иметь свой собственный вектор воздействия. Таким образом может быть формализована возможность разных направлений преобразования популяцией окружающей ее среды из одного и того же исходного состояния последней (например, в зависимости от эконной принадлежности особи, оказавшейся в данных условиях).

Наконец, следует учесть также то, что средообразовательная деятельность в разных точках нишевого гиперобъема может быть различной не только в отношении направлений векторов воздействия. Если каждой точке экологической ниши в ее толерантном аспекте соответствует определенное значение благополучия популяции, то в и аспекте средообразовательном каждому вектору воздействия должна быть поставлена в соответствие определенная величина. Как и всякая векторная величина, вектор воздействия может быть охарактеризован не только направлением, но и модулем. Модуль вектора воздействия может быть рассчитан как расстояние между точками факторного гиперпространства, соответствующими начальному и конечному состояниям одной и той же точки пространства физического. Как представляется, в зависимости от задач исследования могут использоваться различные меры расстояния. В качестве наиболее очевидного варианта такой меры можно назвать евклидово расстояние, которое в данном случае должно рассчитываться по следующей формуле:

$$I_t = \sqrt{\sum_{i=1}^N (X_{i_t} - X_{i_0})^2},$$

где I_t — величина вектора воздействия; t — время воздействия; N — количество экологических факторов — измерений факторного гиперпространства; X_{i_0} — нормированное значение i -го экологического фактора в начальный момент времени; X_{i_t} — нормированное значение i -го экологического фактора по прошествии времени t .⁴

4 Следует заметить, что расчет векторов воздействия, относительно простой при создании упрощенных математических моделей, может сталкиваться с большими проблемами при создании более реалистичных моделей или анализе данных, относящихся к ре-

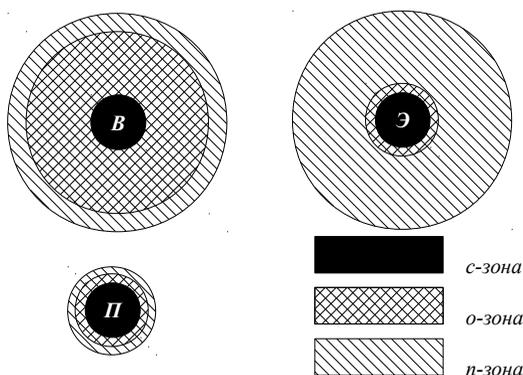


Рис. 5. Схемы зонной структуры ниш представителей 3 основных жизненных стратегий по системе Раменского—Грайма: *V* — фиолет; *Э* — эксплерент; *П* — пациент.

находящиеся за пределами гиперобъема реализованной, но внутри гиперобъема фундаментальной ниши, также являются потенциальными, то есть никак не проявляются до тех пор, пока по каким-либо причинам реализованная ниша не расширится или не сместится в факторном гиперпространстве так, что данная точка войдет в ее пределы.

Строгое определение фундаментальной толерантно-средообразовательной (векторно-объемной) ниши имеет следующий вид: **это совокупность всех векторов воздействия в N-мерном факторном пространстве, координаты которых соответствуют таким сочетаниям значений факторов, при которых популяция может успешно существовать и самовоспроизводиться.**

Зонная структура ниш и экологические стратегии. В целом, представляется весьма вероятным, что степень выраженности *c*-, *o*- и *n*-зон в популяционной экологической нише должна быть тесно связана с экологической стратегией (в смысле Л. Г. Раменского (1935, 1938) — Дж. Ф. Грайма (Grime, 1974, 1977)), кото-

альным биосистемам. Прежде всего, возникает проблема выбора алгоритма нормирования (она же — проблема сопоставимости разноименных величин), закономерно вытекающая из того, что значения разных факторов среды измеряются в разных единицах и даже при совпадении этих единиц разные факторы могут варьировать в разных диапазонах. Эта же проблема возникает и при исследовании толерантных ниш, однако в случае толерантности она решается использованием в формулах нормирования (приведения величин к безразмерному виду) значений пределов толерантности и оптимумов. В случае же средообразовательных ниш такое нормирование затруднено вследствие того, что предельные величины изменения значения факторов могут быть неограниченными, так что новое значение может даже выйти за рамки диапазона толерантности к нему самой биосистемы-преобразователя (при *n*-типе средообразовательной деятельности).

рой придерживается данная популяция. К сожалению, недостаток фактического материала не позволяет нам дать полноценное описание каждой из этих стратегий с позиций зонной структуры ниш. По-видимому, тем не менее, связь зонной структуры ниши со степенью выраженности виолентных, эксплерентных и пациентных свойств может считаться достаточно очевидной (рис. 5). Как представляется, характерной чертой виолентов является широкая о-зона, позволяющая перестраивать в благоприятную для них сторону достаточно разнообразные сочетания условий среды. В свою очередь, важной предпосылкой к высокой эксплерентности должно быть наличие у популяции широкой п-зоны при узких с- и о-зонах (вплоть до полного их отсутствия)⁵. В силу слабой выраженности с- и о-зон, интегральный экологический синонимизм такой популяции не сможет вместиться в них и зайдет в пределы п-зоны ее ниши. Популяции с такой зонной структурой ниши могут существовать в любой первоначально пригодной для них точке физического пространства лишь ограниченное время, изменяя условия в ней до тех пор, пока те не выйдут за пределы потенциальной аутоэкологической станции (именно у эксплерентов и могут возникать ситуации, при которых интегральный синонимизм популяции оказывается вне с-зоны ее нишевого гиперобъема, а именно, в его п-зоне). Одним из выражений такого изменения условий является увеличение их благоприятности для популяций других видов, вплоть до достижения соответствия фундаментальным толерантностным нишам последних. Благодаря этому, в природе ценопопуляции высокоэксплерентных видов выступают основными факторами трансформации биоценозов и экосистем, способствуя смене одних сериальных сообществ другими⁶. Наконец, ниши пациентов должны характеризоваться узостью всех трех зон.

С привлечением представлений о зонной организации ниш, по-видимому, могут быть описаны не только базовые экологические стратегии Раменского—Грайма, но также и переходные (вторичные), сочетающие в себе элементы двух или всех трех

- 5 В случае эксплерентов ухудшение условий в п-зоне в значительной мере создается косвенным образом: средообразовательная деятельность популяции эксплерента приводит к улучшению (приближению к оптимальным значениям) абиотических условий среды, однако в результате этих изменений закономерным образом происходит вселение в ее стацию представителей других видов, усиливающих совокупное давление конкурентов (в том числе, за счет изменения абиотических факторов среды уже в направлении неблагоприятных для нее значений).
- 6 По-видимому, однако, такая структура ниши свойственна не всем эксплерентам, а только их части («активным эксплерентам», или «эксплерентам-дестабилизаторам»). Собственная роль эксплерента в формировании условий, непригодных для дальнейшего его обитания на первоначально заселенной им территории может быть очень различной: во многих случаях главенствующее значение здесь должно приписываться ценопопуляциям других видов-вселенцев, могущим принадлежать как следующим волнам вселений, так и той же самой и даже более ранним. Соответственно, эксплеренты, которые покидают освоенные ими территории не в результате собственной средообразовательной деятельности, а в силу внешних причин, могут быть названы «пассивными».

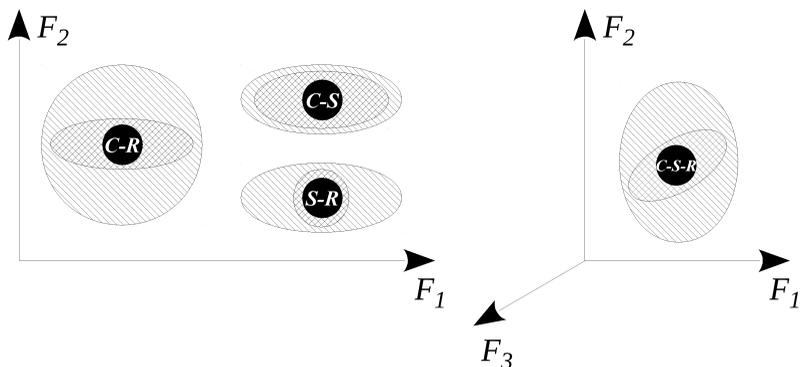


Рис. 6. Схемы зонной структуры ниш представителей вторичных стратегий по системе Грайма. Обозначения средообразовательных зон — как на рис. 4.

базовых. Можно полагать, что здесь возможно два принципиально разных варианта переходности. В более простом случае соотношение между шириной зон может носить промежуточный характер: например, у «простого» варианта типа C-R («competitive ruderal» Грайма (Grime, 1974, 1977), переходный между виолентом и эксплерентом) ширина п-зоны будет больше, чем у типичного виолента, но меньше, чем у типичного эксплерента (при этом о-зона будет, соответственно, уже, чем у типичного виолента, но шире, чем у типичного эксплерента); аналогично же могут быть представлены «простые реализации» граймовых стратегий C-S («виолент-пациент»), S-R («пациент-эксплерент») и C-S-R («виолент-пациент-эксплерент»). В более сложном случае нишевый гиперобъем может иметь разные соотношения между зонами при рассмотрении в разных проекциях, соответствующих разным факторам среды (рис. 6). Во втором случае можно предполагать, что реализуемая экологическая стратегия, используемая популяцией, в некоторых случаях может сменяться одна другой в ответ на изменение условий среды, сопровождающееся переходом лимитирующей роли от одного экологического фактора к другому (а именно, если проекции экологической ниши, соответствующие прежнему и новому экологическим факторам, различаются по соотношениям между средообразовательными зонами)⁸. По-видимому, несовпадение зонных структур

7 По-видимому, эта же стратегия описана в статье А. А. Протасова (2009) под названием «экстремалы».

8 Способность представителей одних и тех же видов реализовывать разные жизненные стратегии в зависимости от условий среды отмечалась и для растений, и для животных. Например, тростник (*Phragmites Adans.*) в одних условиях проявляет себя как пациент, а в других — как виолент (Работнов, 1992), а выраженность виолентных свойств у мидии (*Mytilus edulis L.*) зависит от стабильности условий обитания и более сильна при изменяющихся значениях экологических факторов (например, при периодическом распределении воды) (Протасов, 2009).

разных проекций ниш является скорее правилом, чем исключением. Так, эксплеренты не могли бы составлять основу пионерных сообществ растений, если бы во всех отношениях только ухудшали для себя изначально малоблагоприятные условия произрастания на ранних этапах первичных сукцессий. Можно полагать, что в действительности, по крайней мере во многих случаях происходит следующее. Эксплерент-пионер в ходе своей средообразовательной деятельности существенно приближает в пределах своей топической станции к оптимальным для себя значениям некоторые экологические факторы (прежде всего, абиотические), имея в соответствующих им проекциях ниши вполне «виолентную» зонную структуру. Однако эта трансформация среды оказывается улучшением условий не только для самой ценопопуляции данного пионера, но и для представителей других, в том числе конкурирующих, видов, и вот именно проекции ниши пионера, соответствующие различным проявлениям давления конкурентов, имеют характерные для эксплерентов широкую *p*- и узкие *o*- и *s*-зоны.

Векторно-объемная модель экологической ниши как формализованный вариант уточненного определения «одумовой» ниши. Представление о существовании толерантной и средообразовательной составляющих экологической ниши способно послужить основой для формализации одумова определения экологической ниши как «положения или статуса организма в его сообществе и экосистеме» (Odum, 1953). При этом, однако, надо учитывать еще несколько сформулированных нами ранее положений. Во-первых, это существование в экологии двух систем отсчета, ценоцентрической и демоцентрической (Озерский, 2009). Во-вторых, это однозначное рассмотрение экологической ниши как атрибута популяции, а не особи и (в общем случае) не вида (Озерский, 2006). В-третьих, это распространенность в природе стациальных ценокомплексов — совокупностей, состоящих из разных экосистем и объединенных в единое целое благодаря распределенности в них одной и той же, общей для них популяции (Озерский, 2013б).

С учетом этих положений, следует полагать, что понятие экологической ниши должно характеризовать взаимоотношения не «организма» с «сообществом и экосистемой», а популяции с ее стациальным ценокомплексом (опосредованная стацией). Как уже было показано выше, эти взаимоотношения носят характер обратных связей, причем воздействия стациального ценокомплекса на популяцию находят свое отражение в толерантном, а воздействия популяции на ее стациальный ценокомплекс — в средообразовательном компоненте популяционной ниши. Таким образом, предложенное Одумом определение экологической ниши должно быть переформулировано следующим образом: **экологическая ниша — это совокупность толерантных и средообразовательных свойств популяции, определяющих характер ее взаимодействий с ее стациальным ценокомплексом.** Как нетрудно видеть, в векторно-объемной модели учитываются и многосторонность этих взаимодействий (что выражается в многомерности экологического гиперпространства), и их двойственность (границы нишевого гиперобъема отражают толерантные, а направленность векторов воздействия — средообразо-

вательные составляющие). Кроме того, и в модифицированном таким образом определении Одума, и в векторно-объемной модели экологическая ниша — это атрибут самой биосистемы (популяции), а не окружающей ее среды. Таким образом, это определение не противоречит векторно-объемной модели, а последняя может рассматриваться как его формализованный вариант.

Для отличия экологической ниши, соответствующей модифицированному определению Одума и описываемой векторно-объемной моделью, от толерантной ниши Хатчинсона, ее можно при необходимости называть **толерантно-средообразовательной**.

Заключение. Завершая изложение концепции векторно-объемной ниши, следует заметить, что введение в производную от хатчинсоновой модель ниши средообразовательной составляющей решает ряд проблем, возникающих при использовании концепции ниши в изучении конкурентных взаимодействий и связанных с ними экодинамических процессов. В частности, оно позволяет описывать и объяснять (через направленное изменение стадий ценопопуляциями видов-эдификаторов) циклические «карусельные» сукцессии, в отношении которых концепция ниши объявлялась неприменимой (van der Maarel, Sykes, 1993).

ЛИТЕРАТУРА

- Дажо Р., 1975. Основы экологии. М.: Прогресс. 416 с.
- Кирсанов А. Т., 1930. Теория Митчеллиха, ее анализ и практическое применение. М.—Л.: Сельхозгиз. 200 с.
- Озерский П. В., 2006. О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 6. СПб: Тесса. С. 137—146.
- Озерский П. В., 2009. О структуре теоретической экологии и месте в ней для аутоэкологии // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 9. СПб: Тесса. С. 11—21.
- Озерский П. В., 2013а. К формализации концепции экологической ниши Элтона—Одума. История вопроса // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 13. № 1. С. 55—69.
- Озерский П. В., 2013б. О некоторых аспектах рассмотрения экосистем и популяций с децентрализованных и с централизованных позиций // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 13. № 2. С. 79—90.
- Протасов А. А., 2009. Концепция жизненных стратегий: к вопросу о значимости видов в сообществах // Морський екологічний журнал. Т. 8. № 1. С. 5—16.
- Работнов Т. А., 1992. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во МГУ. 352 с.
- Раменский Л. Г., 1935. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. № 4. С. 25—42.
- Раменский Л. Г., 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 620 с.
- Уранов А. А., 1965. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.—Л.: Наука. С. 251—254.

Bonal R., Muñoz A., Espelta J. M., 2010. Mismatch between the timing of oviposition and the seasonal optimum. The stochastic phenology of Mediterranean acorn weevils // *Ecological Entomology*. Vol. 35. № 3. P. 270—278.

Chase J. M., Leibold M. A., 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Chicago: University of Chicago Press. 221 p.

Chesson P., 1991. A need for niches? // *Tree*. Vol. 6. № 1. P. 26—28.

Grime J. P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies // *Nature*. Vol. 250. P. 26—31.

Grime J. P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // *Am. Nat.* Vol. 111. № 977. P. 1169—1194.

Heatwole H., 1989. The concept of the econe, a fundamental ecological unit // *Trop. Ecol.* Vol. 30. № 1. P. 13—19.

Hutchinson G. E., 1957. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* Vol. 22. P. 415—427.

Odum E., 1953. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia—London: W. B. Saunders Company. 392 p.

van der Maarel E., Sykes M. T., 1993. Small-scale plant species turnover in a Limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept // *Journal of Vegetation Science*. Vol. 4. № 2. P. 179—188.

Visser M. E., Noordwijk A. J. van, Tinbergen J. M., Lessells C. M., 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*) // *Proc. Biol. Sci.* Vol. 265(1408). P. 1867—1870.

TO THE FORMALIZATION OF THE ELTON'S — ODUM'S ECOLOGICAL NICHE CONCEPTION. A VECTOR-VOLUME MODEL OF NICHE

P. V. Ozerski

*Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia;
e-mail: ozerski@list.ru*

Keywords: ecological niche; hypervolume; impact vector; environment transformation; Ramensky's — Grime's ecological strategies.

A new ecological niche model based on the G. E. Hutchinson's (1957) multidimensional tolerance niche model and the J. M. Chase's and M. A. Leibold's (2003) impact vector concept is proposed. This model is able to solve some problems relating to application of the niche concept to interspecific interactions, e.g. the problem of «carousel-like» species turnovers.