

О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения

Озерский П.В.

Кафедра зоологии факультета биологии РГПУ им. А.И. Герцена

Светлой памяти

*Евгения Александровича Нинбурга
посвящается*

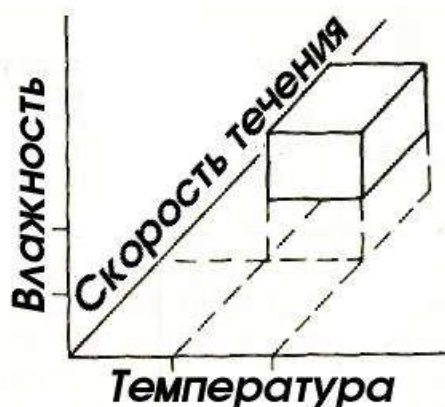


Рис. 1. Экологическая ниша как гиперобъем. Упрощенная модель с 3 факторами. По Бигону и др., 1989

Понятие экологической ниши было впервые введено в науку в начале прошлого века американским орнитологом Дж. Гринеллом (Grinnell, 1917) и претерпело с тех пор серьезные изменения. Одной из наиболее популярных трактовок экологической ниши до сих пор является трактовка, предложенная в середине XX века Дж. Э. Хатчинсоном (Hutchinson, 1957, 1965). По Хатчинсону, экологическая ниша – это интегральная характеристика вида, представляющая собой совокупность его диапазонов толерантности по отношению ко всем действующим на него экологическим факторам. Хатчинсон предложил наглядную графическую иллюстрацию

экологической ниши как гиперобъема в координатном пространстве (далее называемом экологическим гиперпространством), число измерений которого соответствует количеству факторов, а по осям отложены их значения (рис. 1). Кроме того, Хатчинсон разделил понятия «фундаментальная ниша» и «реализованная ниша». В его понимании, фундаментальная ниша – это максимально возможный гиперобъем, занимаемый видом в отсутствии пресса конкурентов, в то время как в реальных условиях, в силу взаимодействий с конкурирующими видами, занимается лишь часть этого гиперобъема – реализованная ниша. Впоследствии причинами сужения реализованной ниши по сравнению с фундаментальной, в дополнение к конкурентам, стали указываться также и хищники (Бигон и др., 1989).

Хатчинсоновская трактовка экологической ниши подразумевает,

что ниша – понятие, применимое к виду, а не к среде обитания. Отсюда, кстати, следует, что традиционно широко используемые выражения «свободная» или «занятая экологическая ниша» теряют смысл, что справедливо отмечали В. Н. Макаркин (1992) и В. Ф. Левченко (1993). Проблему, на наш взгляд, успешно разрешило введение понятия экологической лицензии (Günther, 1949; Левченко, 1993; Старобогатов, Левченко, 1993; Левченко, 2004), однако от внимания критиков ускользнуло еще одно обстоятельство, означающее, на наш взгляд, необходимость доработки концепции Хатчинсона¹.

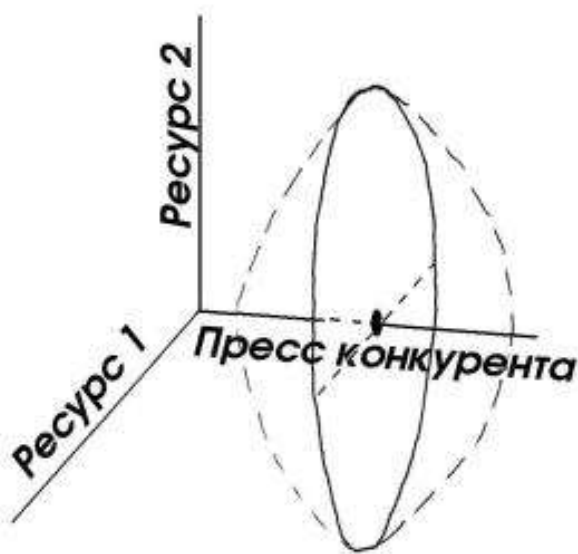


Рис. 2. Диапазон толерантности так называемой «фундаментальной ниши» (эллипс, ограниченный сплошной линией) к фактору «пресс конкурента» (толщина сплошной линии), стремится к нулю и не вмещает в себя значения, в действительности приемлемые для жизни популяции (эллипс, ограниченный прерывистой линией)

Суть главного возражения традиционному пониманию фундаментальной ниши состоит в следующем. Если считать фундаментальную нишу гиперобъемом, который популяция должна занять в отсутствии прессы конкурентов, то реализованная ниша не может быть подмножеством фундаментальной. Это вытекает из следующих рассуждений. Конкуренты, хищники, паразиты – это тоже комплексы экологических факторов, соответствующие части измерений экологического гиперпространства. «Снятие прессы» конкурентов, хищников и паразитов будет означать жесткое задание соответствующим факторам значений, оптимальных

¹ Начать придется с одной небольшой дополнительной поправки, которая необходима для большей корректности изложения последующих соображений. Суть ее в том, что, на наш взгляд, понятие экологической ниши корректнее применять не к виду, а к популяции, – хотя бы исходя из того, что вид может состоять из популяций, различающихся по своим диапазонам толерантности к тем или иным факторам, и образовывать экотипы. Таким образом, далее речь пойдет об экологической нише популяции.

для данной популяции. Следовательно, подобная «фундаментальная» ниша по каждому из этих измерений примет нулевую ширину (или, по меньшей мере, ширину зоны оптимума, что для таких факторов заведомо меньше, чем весь диапазон толерантности по отношению к ним) и окажется уже многих ниш, возможных к реализации для данной популяции (рис. 2).

Таким образом, между определением экологической ниши, предложенным Хатчинсоном, и его же концепцией фундаментальных и реализованных ниш имеется противоречие, из-за которого реализованные ниши возможно рассматривать как подмножества фундаментальной только применительно к частным нишам (например, трофической, топической и т. п.), исключая из экологического гиперпространства «неудобные» факторы. При этом обоснованием исключения тех или иных факторов из рассмотрения может быть только конкретный круг задач, решаемый в исследовании, то есть теряется возможность обобщения. Нет, на наш взгляд, и должного основания ограничивать факторы, формирующие

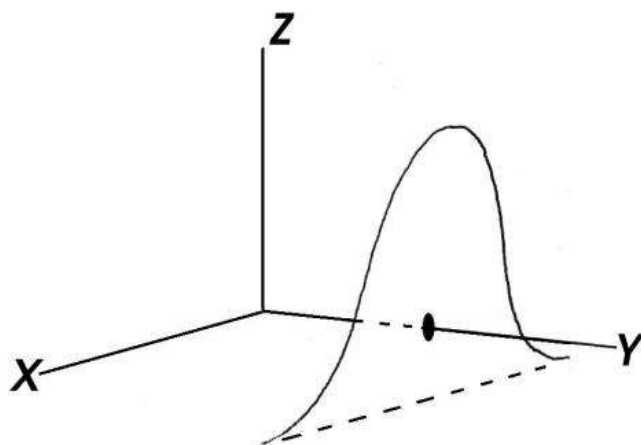


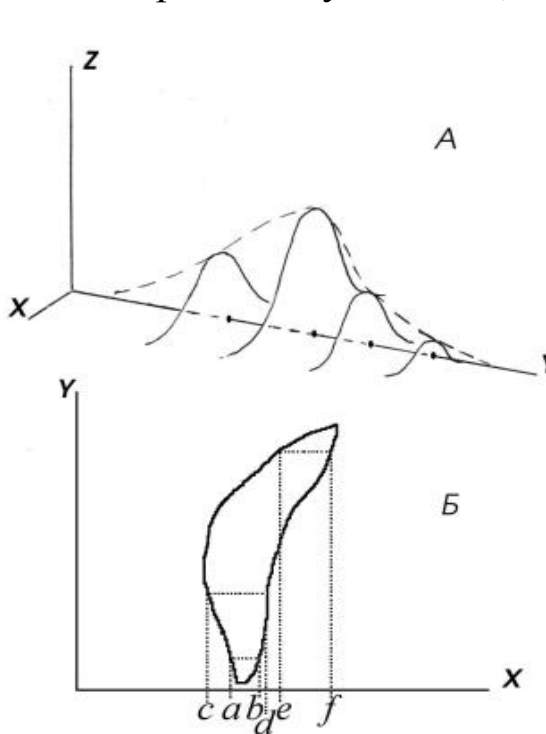
Рис. 3. Упрощенная модель «фундаментальной» ниши Хатчинсона. Пояснения – в тексте

экологическое гиперпространство, «ресурсными», по примеру В. В. Жерихина и А. С. Раутиана (1997), так как не существует критериев, с помощью которых эти «ресурсные» факторы можно было бы отграничить от прочих².

Тем не менее, это противоречие не является, на наш взгляд, неразрешимым. Однако для того, чтобы его преодолеть, нужно отказаться от понимания фундаментальной

2 Понятие ресурса в современной экологии вообще, на наш взгляд, плохо определено. Например, Бигон, Харпер и Таунсенд (1989), не давая строгого определения ресурса, приписывают ему такой признак, как способность уменьшаться по мере потребления организмами. В результате теряет смысл понятие «неисчерпаемые ресурсы». Характерно, что эти авторы в своем пособии избегают термина «экологический фактор», а говорят отдельно об «условиях» и о «ресурсах», противопоставляя их друг другу, но считая и те, и другие измерениями хатчинсоновского экологического гиперпространства.

ниши как ниши, которую популяция принципиально, хотя бы и в неких гипотетических условиях, в состоянии занять. Рассмотрим хатчинсоновскую фундаментальную нишу с учетом проблемы «неудобных» осей. Для простоты рассуждений воспользуемся трехмерной моделью, предполагающей, что на популяцию действуют всего два фактора: «удобный» с точки зрения модели Хатчинсона (ресурс, например, пищевой) – ему соответствует горизонтальная ось X координатного пространства – и «неудобный» (угнетающий, например, численность популяции конкурирующего вида) – также горизонтальная ось Y . Кроме того, координатное пространство будет иметь вертикальную ось Z , по которой будет откладываться некий



интегральный показатель благополучия популяции. Хатчинсоновская фундаментальная ниша в этом пространстве примет вид практически двумерной колоколообразной фигуры, соответствующей кривой толерантности популяции для фактора X при оптимальном значении фактора Y (рис. 3).

Что случится с этой кривой, если мы произвольно изменим значение фактора Y (то есть изменим численность конкурента)? Очевидно, что она сместится в координатном пространстве относительно оси Y . Однако очень вероятно, что ее изменения этим не ограничатся. Мы вправе ожидать, по меньшей мере, изменение общего благополучия популяции, в силу того, что условия ее существования стали отличаться от оптимальных по фактору Y . Это означает, с учетом закона ограничивающего фактора Либиха – Шелфорда, что высота кривой толерантности уменьшится и для «ресурсного» фактора X (рис. 4). Еще

Рис. 4. Изменения диапазона толерантности к ресурсному фактору (X) в ответ на изменения значения фактора «пресс конкурента» (Y). А – трехмерная схема. Сплошной линией обозначены частные диапазоны толерантности при 4 различных значениях пресса конкурента. Б – двумерная схема. Пояснения – в тексте

интереснее то, что может измениться и диапазон толерантности

популяции к фактору X. Возможность его сужения (рис. 4Б, отрезки ab и cd) следует из возможности взаимодействия факторов X и Y, взаимно ограничивающих диапазоны толерантности к ним популяции (рис. 5) (Федоров, Гильманов, 1980; Дажо, 1975). Можно предположить и возможность его смещения вдоль оси «ресурсного» фактора (рис. 4Б, отрезки cd и ef), иллюстрацией чему может послужить принцип зональной смены стадий³, сформулированный Г. Я. Бей-Биенко (1966) (рис. 6). Наконец, нельзя исключать возможности и расширения этого диапазона, и одновременных его смещения и изменения ширины. Таким образом, в ходе перемещения

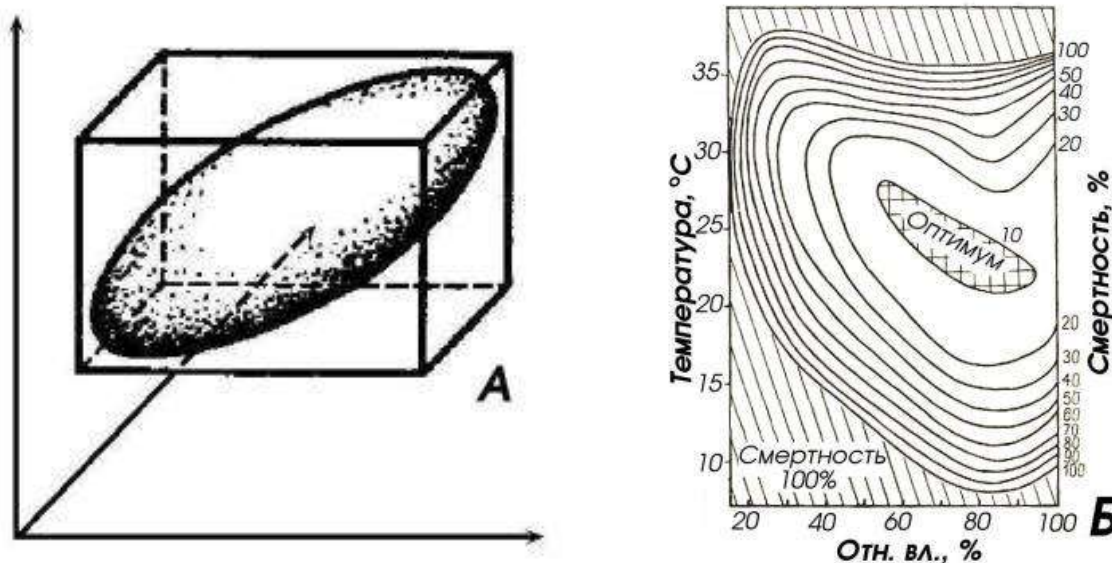


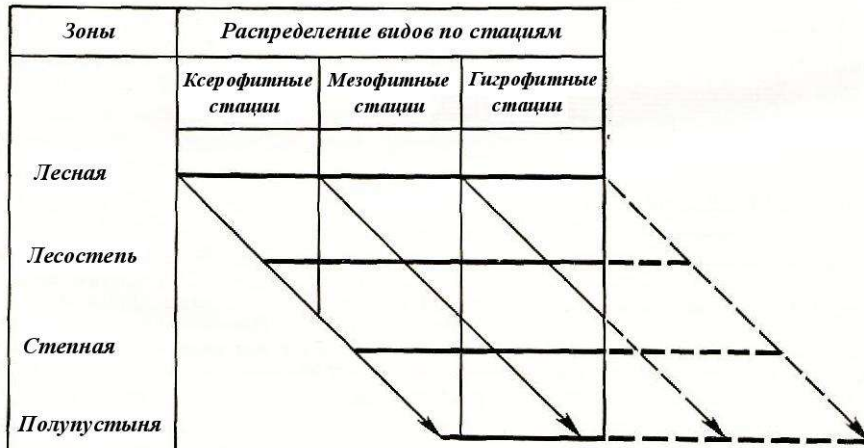
Рис. 5. Взаимное ограничение диапазонов толерантности. А – гипотетическая картина для 3-факторного пространства (по Федорову и Гильманову, 1980, упрощено). Диапазоны толерантности по 3 факторам образуют параллелепипед, но вид использует только вписанный внутрь него эллипсоид, так как в углах параллелепипеда сосредоточены особо неблагоприятные сочетания факторов. Б – совместное влияние температуры и влажности на смертность куколок яблонной плодожорки (по Шелфорду из Дажо, 1975) – пример подобного взаимодействия 2 факторов.

вдоль оси угнетающего фактора кривая толерантности популяции к ресурсному фактору опишет сложной формы объемную фигуру, отражающую изменения диапазона толерантности к фактору X в ответ на изменения значений фактора Y. По высоте же (то есть по степени благополучия популяции) эта фигура будет в каждой точке соответствовать меньшей из двух величин: максимума кривой

³ Принцип зональной смены стадий состоит в том, что в разных географических зонах, в зависимости от температурных условий, одни и те же виды выбирают либо более сухие, либо более влажные местообитания.

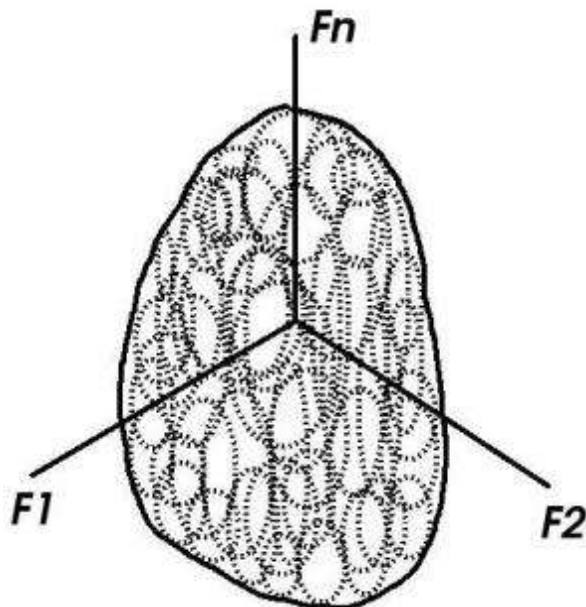
толерантности к фактору X для данного значения фактора Y и высоты кривой толерантности к фактору Y в данной точке, что следует из закона ограничивающего фактора.

Остается понять, чем будут определяться границы этой фигуры



по оси Y .
 Кажалось бы, очевиден ответ: диапазоном толерантности популяции к фактору Y . Однако этот ответ, в

Рис. 6. Диаграмма, иллюстрирующая принцип смены станций (по Бей-Биенко, 1966)



действительности, не полон. Дело в том, что сам по себе этот диапазон не есть нечто раз и навсегда заданное, он зависит от значения фактора X , подобно тому, как диапазон толерантности к фактору X зависит от конкретного значения фактора Y . Очевидно, что границы фигуры по оси Y очертили некий интегральный диапазон толерантности, представляющий собой объединение частных

Рис. 7. Фундаментальная ниша диапазонов толерантности к фактору Y для разных значений фактора X (рис. 4А, прерывистая кривая). При этом очевидна неравноценность разных участков этого

диапазона: одни из них могут быть реализованы популяцией при более разнообразных значениях фактора X , другие – при их более ограниченных наборах.

Если мы повторим такие же рассуждения, поменяв оси местами, то окажется возможным построить аналогичную трехмерную фигуру, только она будет уже отражать изменения диапазона толерантности к «угнетающему» фактору Y в ответ на изменения значений «ресурсного» фактора X . Однако эти две фигуры пространственно полностью совпадут. Наконец, если мы распространим эти рассуждения на N -мерную модель, то придем к следующему выводу: каждому значению любого i -го из N факторов в пределах диапазона толерантности к нему популяции будет соответствовать свой **частный гиперобъем** мерности $N-1$. Интегральную совокупность этих частных гиперобъемов (форма которой не будет зависеть от выбранной нами оси отсчета) мы и предлагаем считать **фундаментальной экологической нишей** (рис. 7). Фундаментальная экологическая ниша при таком ее понимании по своим свойствам очень близка к фундаментальной нише Хатчинсона. В частности, все возможные к реализации экологические ниши популяции будут полностью вписываться в этот гиперобъем, а фундаментальные ниши разных видов будут пересекаться у потенциальных конкурентов. В то же время, возможность расширения реализованной ниши до фундаментальной перестает рассматриваться как сама собой разумеющаяся. В действительности, таковая если и возможна, то лишь как частный случай.

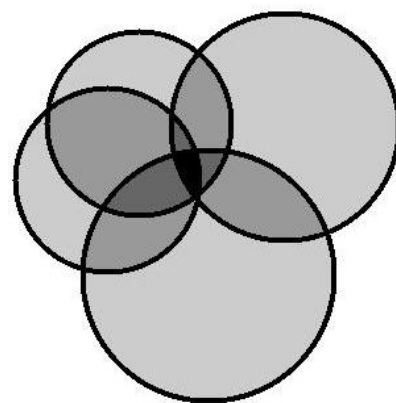
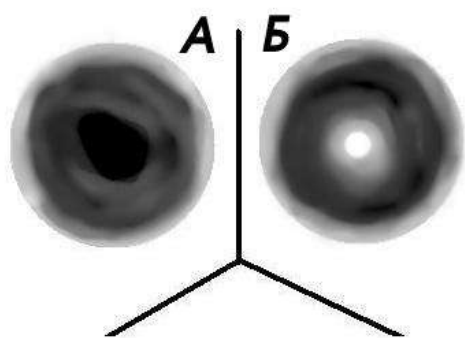


Рис. 8. Схема, поясняющая понятие «плотность фундаментальной ниши». Пояснения – в тексте

Очевидно, что разные участки фундаментальной ниши будут неравноценны: одни из них будут представлены в большем количестве частных гиперобъемов, другие – в меньшем. Эту характеристику можно назвать **плотностью ниши**. На рис. 8 различия в плотности фундаментальной ниши представлены различиями в интенсивности закрашки.

Предельными значениями плотности ниши являются 0 и N (вся совокупность) экологических факторов. Участок ниши с плотностью, равной N факторам, может быть интерпретирован как ее устойчивое «ядро» (рис. 9А), складывающееся из тех частей кривых толерантности, которые не смещаются ни при каких допустимых

(входящих в диапазон толерантности) значениях любого фактора. По-



видимому, возможны разные соотношения между объемами этого ядра и ниши в целом, от их полного совпадения до полного отсутствия «ядра».

Плотность, равная 0 факторам, соответствует зонам экологического гиперпространства вне экологической ниши и представляет собой сочетания

Рис. 9. Ниши с разным значений факторов, ни при каких распределением плотности: А условиях не могущие быть – с «ядром», Б – с «дырой» приемлемыми для популяции. Можно

предположить возможность существования внутри ниш «дыр» с нулевой плотностью (рис. 9Б). Можно также представить себе ниши с несколькими «ядрами» и с несколькими «дырами».

Очевидно, что соотношение между общим размером фундаментальной ниши и размером ее «ядра» может служить мерой экологической пластичности популяции: чем меньший относительный объем имеет «ядро», тем выше пластичность. Очевидно, также, что эта пластичность хотя и связана с экологической валентностью (степенью эврибионтности) популяции, но не тождественна ей. Не тождественна пластичность таже и плотности приспособленности, характеристике ниши, предложенной Э. Пианкой (цит. по: Пианка, 1981) и отражающей степень приспособленности популяции к данному сочетанию значений экологических факторов. Все эти соображения требуют дальнейшей теоретической разработки и построения формализованной математической модели. Мы предполагаем, что данная модель была бы ценна для понимания закономерностей взаимодействия конкурирующих видов в сообществах и механизмов разделения ниш.

Автор выражает искреннюю признательность за участие в обсуждении идеи данной работы к. б. н. Л. Н. Анисюткину (Зоологический институт РАН), к. б. н. Г. И. Дубенской и к. б. н. Д. О. Елисееву (Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена), д. б. н. В. Ф. Левченко (институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН), к. б. н. В. М. Хайтову и И. В. Черепанову (Санкт-Петербургский городской Дворец творчества юных), д. б. н. В. Ф. Шуйскому (Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена) и

другим петербургским биологам.

Литература

- Grinell J.** Field tests of theories concerning distributional control // Amer. Nat. 1917. Vol. 51. P. 115-128.
- Günther K.** Über Evolutionfaktoren und die Bedeutung des Begriffs «ökologische Lizenz» für die Erklärung von Formenerscheinungen in Tierreichs. // Ornithologie als biologische Wissenschaft. 28 Beiträge als Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann (22 November, 1949). Heidelberg, C. Winter-Universitätsverlag. S. 23-54.
- Hutchinson G. E.** Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol. 1957. Vol. 22. P. 415-427.
- Hutchinson G. E.** The niche. An abstractly inhabited hyper-volume // The ecological theater and the evolutionary play. New Haven, 1965. P. 26-78.
- Бей-Биенко Г. Я.** Общая энтомология. М.: Высшая школа, 1966. 496 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; т.2, 477 с.
- Дажо Р.** Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 416 с.
- Жерихин В. В., Раутиан А. С.** Филогенез и эволюционные кризисы (не ранее 1997 г.) // <http://www.macroevolution.narod.ru/rautian2.htm>.
- Левченко В. Ф.** Модели в теории биологической эволюции. СПб : Наука, 1993. 383 с.
- Левченко В. Ф.** Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб.: Наука, 2004. 166 с.
- Макаркин В. Н.** О «типах фауны» А. И. Куренцова // Чтения памяти А.И. Куренцова. Выпуск I-II. Владивосток, 1992. С. 21-29.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Старобогатов Я. И., Левченко В. Ф.** Экоцентрическая концепция макроэволюции // Журн. общ. биологии. 1993. № 4. С. 389-407.
- Федоров В. Д., Гильманов Т. Г.** Экология. // М.: Изд-во МГУ, 1980. 463 с.