

Экологическая ниша



Понятие ниши пронизывает все сферы экологии. Если бы термину «экологическая ниша» не придавали так много самых разных значений, то экологию можно было бы определить как науку о нишах. Многие аспекты изучения ниши уже были рассмотрены в предыдущих главах, другие рассматриваются в гл. 8 и 9. Эта глава тесно связана с гл. 5 и 6.

ИСТОРИЯ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Одним из первых термин «ниша» употребил Гриннел (Grinnell, 1917, 1924, 1928). Под нишей он понимал функциональную роль и положение организма в сообществе. По сути дела, Гриннел считал нишу поведенческой единицей, хотя он также подчеркивал, что она является конечной единицей распределения (и поэтому понятие ниши включает пространственные особенности физической среды). Позднее Элтон (Elton, 1927) определил нишу животного как «его место в биотической среде, *его отношения с пищей и врагами*» (курсив его), и как «статус организма в сообществе». Далее он писал, что «нишу любого животного можно описать в значительной степени, если знать размеры этого животного и его пищевые запросы». Другие авторы, например Дайс (Dice, 1952), употребляли термин «ниша» как подразделение местообитания. Дайс утверждал: «Сам термин (ниша) не означает, разве что только косвенно, функции, которую вид выполняет в сообществе». Кларк (Clarke, 1954) различал два разных значения термина «ниша»; он выделял «функциональную нишу» и «нишу места». Кларк отмечал, что разные виды растений и животных выполняют в экологическом комплексе разные функции и что одна и та же функциональная ниша в разных географических районах может быть заполнена совершенно разными видами. Идея «экологических эквивалентов» впервые была выдвинута Гриннелом в 1924 г. (см. также с. 325—327).

Подход к описанию ниши, нашедший наибольшее число последователей, был предложен Хатчинсоном (Hutchinson, 1957а). Используя теорию множеств, он несколько formalизовал проблему «*и определил нишу как весь диапазон условий, при которых живет и воспроизводит себя особь (или популяция)*. Примеры ко-

ординатных осей ниши Хатчинсона не отражают поведенческих характеристик, и поэтому ниша в его понимании это прежде всего место в пространстве, подобное микроместообитанию или «биотопной нише» Олли и др. (Allee et al., 1949). Такой акцент неудачен постольку, поскольку он исключает из рассмотрения «поведенческую нишу». Хатчинсоновское разделение на фундаментальную и реализованную ниши (с. 264) — это одно из наиболее ясных признаний того факта, что потенциальная ниша животного редко полностью используется в данный момент времени или в определенном месте пространства. Подобное разделение оказалось полезным для выяснения роли других видов (конкурентов и хищников) в формировании ниши организма.

Позднее Одум (Odum, 1959) определил экологическую нишу как «положение, или статус, организма в сообществе и экосистеме, вытекающее из его структурных адаптаций, физиологических реакций и специфического поведения (унаследованного и(или) приобретенного)». Он подчеркивал, что «экологическая ниша организма зависит не только от того, где тот живет, но и от того, что он делает». Место, где организм живет или где его можно встретить, — это его местообитание. По образному выражению Одума, местообитание — это «адрес» организма, а ниша — его «профессия». Уизерли (Weatherley, 1963) предложил ограничить определение ниши «пищевой ролью животного в экосистеме, т. е. его отношениями со всей доступной для него пищей». Однако некоторые экологи предпочитают понимать термин «ниша» более широко и делить его на составные части, например на «пищевую нишу» и «нишу места».

Поскольку понятие ниши использовалось в самых разных значениях, нередко бывает трудно с уверенностью сказать, что имеет в виду, обращаясь к нему, тот или иной эколог. Поэтому некоторые исследователи избегают этого слова и убеждают всех в том, что без него можно обойтись, а развитие науки нисколько от этого не пострадает. Однако никто не будет отрицать, что между устоявшимися категориями «среда» и «организменная единица» существует широкое поле взаимодействий, и основная проблема заключается в том, чтобы в каждом конкретном случае точно определить, какой из разделов этого необъятного предмета обсуждения следует озаглавить «экологическая ниша».

В соответствии с терминологией гл. 4 (с. 94—98) я определяю экологическую нишу как *общую сумму адаптации организменной единицы* или как все разнообразные пути приспособления данной организменной единицы к определенной среде. Как и в случае термина «среда», мы можем говорить о нише особи, популяции или вида. Различие между окружающей средой и нишей организма состоит в том, что последняя отражает способность организма осваивать свою среду и подразумевает пути ее фактического *использования*.

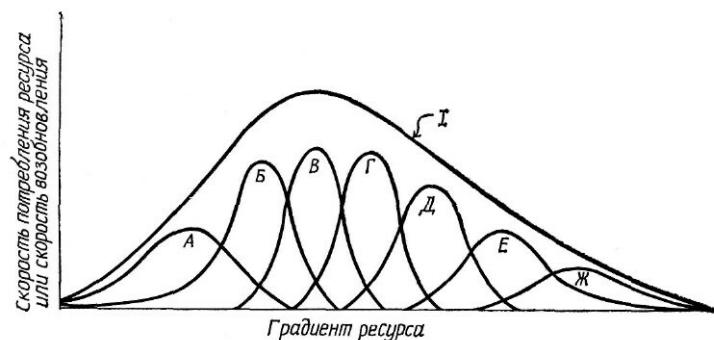


Рис. 7.1. Взаимоотношения ниш членов конкурентного сообщества обычно моделируют с помощью колоколообразных кривых использования, которые располагаются вдоль градиента какого-либо ресурса, например высоты над землей или размера жертвы. На рисунке приведены кривые для семи гипотетических видов (*A* – *Ж*). Виды, расположенные по краям, имеют растянутые кривые использования, так как их ресурсы возобновляются сравнительно медленно. В таком сообществе консументы находятся в равновесии со своими ресурсами и скорость потребления ресурсов равна скорости их возобновления на протяжении всего градиента. / – скорость потребления ресурса и скорость его возобновления.

Понятие ниши постепенно оказалось неразрывно связанным с явлением межвидовой конкуренции, и теперь оно все больше отождествляется с характером использования ресурсов. Взаимоотношения ниш конкурирующих видов часто описывают и моделируют с помощью колоколообразных кривых использования непрерывного градиента ресурсов, например размера жертвы или высоты над землей (рис. 7.1). Особое внимание, уделяемое характеру использования ресурсов, обусловлено тем, что понятием ниши легко оперировать в работе; оно породило богатую теоретическую литературу, посвященную взаимоотношениям ниш в конкурентных сообществах. В этой главе мы подробно рассмотрим различные аспекты этой теории, включая ширину ниши, перекрывание ниш и их мерность.

НИША КАК ГИПЕРОБЪЕМ

Основываясь на законе толерантности (гл. 4), Хатчинсон (Hutchinson, 1957a) и его последователи предложили изящное формальное определение ниши. Если строить график зависимости толерантности или приспособленности организменной единицы от какого-либо одного градиента среды, то обычно получается колоколообразная кривая (рис. 7.1). Можно строить такие же графики в зависимости от двух разных переменных среды одновременно (рис. 7.2). На рис. 7.3 отложены гипотетические толерантности по трем разным переменным в трехмерном пространстве. Добавление

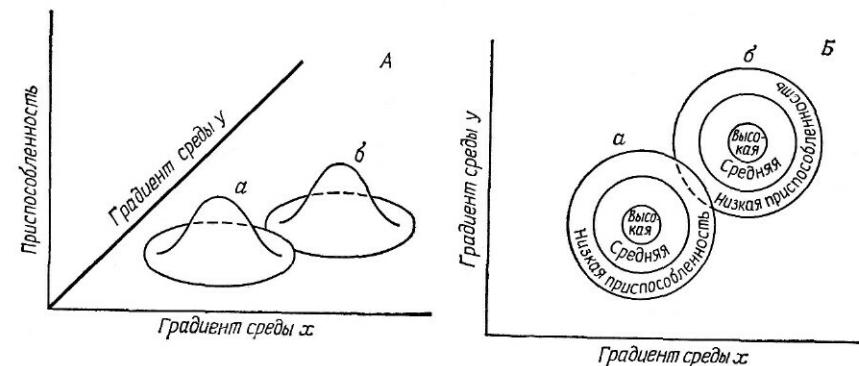


Рис. 7.2. График приспособленности двух организменных единиц *а* и *б* в координатах двух градиентов среды *x* и *y*. *А*. Трехмерный график с осью приспособленности. *Б*. Двухмерный график, на котором ось приспособленности отсутствует; низкая, средняя и высокая приспособленности отмечены горизонтальными линиями.

каждой новой переменной, характеризующей среду, попросту дает еще одну ось и увеличивает число измерений графика на единицу. На рис. 7.3 фактически изображено четырехмерное пространство, причем три начертанные оси соответствуют трем переменным среды. На четвертой оси (которую нельзя изобразить непосредственно, но которая подразумевается на графике, так же как на рис. 7.2, *Б*) отложены величины успеха размножения или любой другой удобной меры продуктивности, которую мы будем называть *плотностью приспособленности*. Та часть полученного пространства, где плотность приспособленности высока, будет оптимальной для рассматриваемого организма, другая часть, где она низка, – субоптимальной. Концептуально этот процесс можно распространить на любое число осей, используя геометрию в *n*-мерном пространстве. Таким образом, Хатчинсон определяет нишу организма как *n*-мерный гиперобъем, охватывающий полный диапазон условий, при которых организм может успешно воспроизвести себя («ниша» Хатчина, вероятно, близка

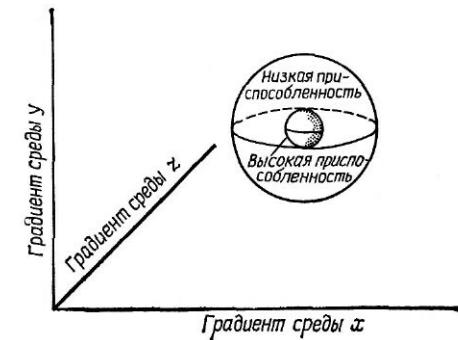


Рис. 7.3. График приспособленности (подобный изображенному на рис. 7.2, *Б*) в координатах трех разных градиентов среды *x*, *y* и *z*, на котором показаны зоны низкой и высокой приспособленности. Здесь неявно присутствует четырехмерный график с осью приспособленности, аналогичной рис. 7.2, *А*.

к моему определению среды). Необходимо учитывать все переменные, относящиеся к существованию организма, и все они должны быть независимы друг от друга. Неизбежное затруднение, связанное с этой моделью, состоит в том, что не все переменные среды могут быть линейно упорядочены. Чтобы обойти эту трудность, а модель сделать удобной для работы, Хатчинсон для представления объема в n -мерном пространстве воспользовался теорией множеств. К сожалению, при этом n -мерная модель утрачивает параметр, характеризующий плотность приспособленности.

Всю совокупность оптимальных условий, при которых данная организменная единица может существовать и воспроизводить себя, Хатчинсон назвал *фундаментальной нишей*. Ее можно определить как набор точек в пространстве среды. Следовательно, фундаментальная ниша представляет собой гипотетическую, воображаемую нишу, в которой организм не сталкивается с «врагами», например конкурентами и хищниками, и в которой физическая среда оптимальна. В противоположность этому фактический диапазон условий существования организма, который всегда меньше фундаментальной ниши или равен ей, называется *реализованной нишой*. Реализованная ниша учитывает различные факторы ограничения организменной единицы, такие, как конкуренция и, вероятно, хищничество. Фундаментальную нишу иногда называют *преконкурентной*, или *потенциальной (virtual)*, нишей, а реализованную нишу — *постконкурентной*, или *фактической*, нишей (однако в этой терминологии, учитывющей роль конкуренции, упущены другие факторы ограничения области, занимаемой внутри фундаментальной ниши, например хищничество). Рассмотренные понятия в какой-то мере аналогичны понятиям r_{\max} и r_a , разбираемым в гл. 5.

ПЕРЕКРЫВАНИЕ НИШ И КОНКУРЕНЦИЯ

Перекрывание ниш происходит тогда, когда две организменные единицы используют одни и те же ресурсы или другие переменные среды. По терминологии Хатчинсона это означает, что каждый n -мерный гиперобъем включает в себя часть другого или что некоторые точки двух множеств, которые составляют их реализованные ниши, идентичны. Перекрывание считается полным, если две организменные единицы характеризуются идентичными нишами; если две ниши полностью различны, то перекрывание не наблюдается. Обычно ниши перекрываются только частично, при этом одни ресурсы являются общими, а другие используются исключительно одной или другой организменной единицей.

Хатчинсон (Hutchinson, 1975a) подходит к перекрыванию ниш несколько упрощенно, принимая, что среда полностью насыщена и что перекрывание не может сохраняться неопределенно долго, т. е. в перекрывающих друг друга частях ниш должно происходить

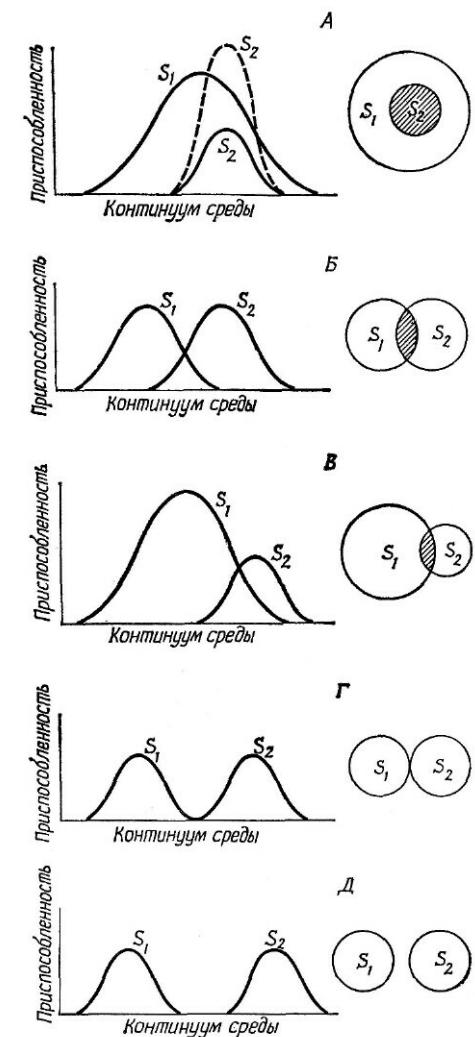


Рис. 7.4. Случаи возможных взаимоотношений ниш, проиллюстрированные с помощью понятия плотности приспособленности (слева) и моделей теории множеств (справа). А. Ниша S_2 (прерывистая линия) расположена внутри ниши S_1 (сплошная линия). Возможны два исхода конкуренции: 1) если вид 2 обладает превосходством (прерывистая линия), то он будет сосуществовать при неполном использовании общих ресурсов с видом 1; 2) если превосходством обладает вид 1 (сплошные линии), то он будет использовать весь градиент ресурсов, а вид 2 будет вытеснен. Б. Конкуренция одинакова в обоих направлениях. В. Перекрывание ниш неравной ширины. Конкуренция неодинакова в двух направлениях, поскольку часть нишевого пространства, входящая в область перекрывания у вида 2, больше, чем у вида 1. Г. Соприкосновение ниш. Прямая конкуренция невозможна, но подобная картина может быть следствием протекания конкуренции в прошлом и результатом ее избегания. Д. Полное разделение ниш. Конкуренция происходит не может и ее трудно даже предположить.

конкурентное исключение. Допускается, что конкуренция интенсивна и приводит к выживанию только одного вида в оспариваемом пространстве ниши. Несмотря на то что такой упрощенный подход имеет свои недостатки, его можно использовать для анализа логически возможных случаев (рис. 7.4), прежде чем переходить к более реалистичному рассмотрению перекрывания ниш и конкуренции. Во-первых, две фундаментальные ниши могут быть идентичными, полностью соответствуя друг другу, хотя существование подобной экологической идентичности крайне маловероятно. При таком весьма невероятном событии организменная единица,

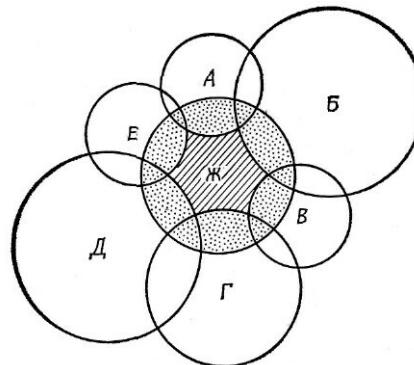


Рис. 7.5. Изображение ниш с помощью теории множеств. Модель фундаментальной ниши (суммарная площадь заштрихованного и покрытого точками пространства) и реализованной ниши (площадь заштрихованного участка) вида Ж. Реализованная ниша является подмножеством фундаментальной ниши, ограниченным в результате полного смещения, вызванного конкурентным давлением со стороны шести доминирующих видов А, Б, В, Г, Д, Е.

обладающая превосходством в конкуренции, вытесняет другую организменную единицу. Во-вторых, одна фундаментальная ниша может целиком располагаться внутри другой (рис. 7.4, Л) и тогда исход конкуренции будет зависеть от относительной конкуренто-способности каждой организменной единицы. Если организменная единица, ниша которой расположена внутри чужой ниши, не имеет превосходства в конкуренции, то она будет вытеснена и победитель займет все пространство ниши; если же она более конкуренто-способна, то другая организменная единица будет элиминирована из оспариваемого нишевого пространства. В последнем случае две организменные единицы будут сосуществовать, причем доминирующий конкурент занимает нишу внутри ниши. В-третьих, две фундаментальные ниши могут перекрываться не полностью, когда часть нишевого пространства используется обеими организменными единицами, а другая часть — только одной (рис. 7.4, Б и В). В этом случае каждая организменная единица имеет «убежище» в виде неоспариваемой части нишевого пространства и неизбежно сосуществование, при котором доминирующий конкурент занимает зону перекрывания ниш. В-четвертых, фундаментальные ниши могут только соприкасаться друг с другом (рис. 7.4, Г) и, хотя прямой конкуренции при этом не происходит, такая ситуация может быть следствием ее избегания. Наконец (рис. 7.4, Д), если две фундаментальные ниши полностью разделены (перекрывание отсутствует), конкуренция также происходит не может и обе организменные единицы полностью занимают свои фундаментальные ниши. На рис. 7.5 показаны различия между фундаментальной и реализованной нишей у одной организменной единицы, имеющей шесть конкурентов.

Основным недостатком изложенных рассуждений является тот факт, что в природе ниши часто перекрываются, а конкурентное исключение не происходит. Само по себе перекрывание, очевидно, еще не обуславливает конкуренции. Перекрывание используемых местообитаний может попросту свидетельствовать о том, что кон-

куренты изолировались друг от друга каким-то иным способом. Если же количество ресурсов имеется в избытке, две организменные единицы могут потреблять их одновременно без вреда друг для друга. На деле сильное перекрывание ниш нередко может быть связано со слабой конкуренцией подобно тому, как полное разделение ниш служит свидетельством избегания конкуренции в тех случаях, где она потенциально может быть сильной (например, в случае межвидовой территориальности). По этой причине в анализе связи экологического перекрывания и конкуренции задачей первостепенной важности является определение степени насыщения, или отношения потребности к снабжению. Большинство современных теоретических и эмпирических исследований посвящено изучению связи конкуренции и перекрывания ниш. Как указывалось в гл. 6, перед современными экологами встают такие вопросы: «Какое перекрывание ниш могут выдержать сосущество-вующие виды?» и «Как такое максимально допустимое пере-крывание ниш меняется в зависимости от степени насыщения?» (рис. 7.6).

В гл. 6 уже говорилось о том, что конкуренция представляет собой концептуальную основу многих современных экологических построений. Тем не менее изучать конкуренцию в полевых условиях исключительно трудно, и поэтому до сих пор она остается мало-понятным процессом (возможно, из-за того, что избегание конкуренции выгодно всегда, когда оно осуществимо). Не зная в точности механизмов разделения доступных ресурсов между членами

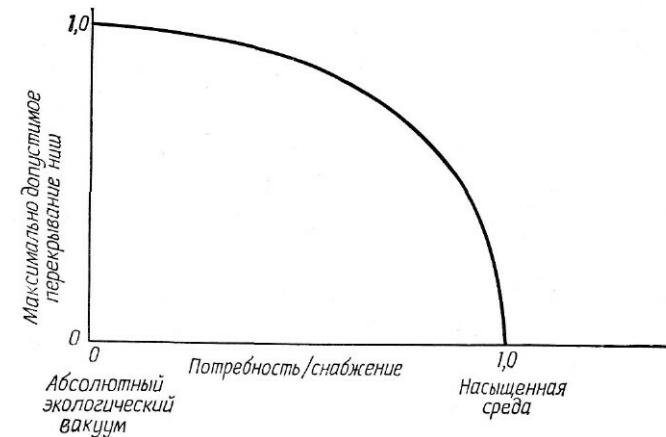


Рис. 7.6. Гипотеза перекрывания предсказывает, что с увеличением интенсивности конкуренции максимально допустимое перекрывание ниш должно сокращаться. В насыщенной среде максимально перекрывание ниш может быть не равно нулю в отличие от того, что показано на рисунке, но может иметь какое-то положительное значение, связанное с отношением 1,3, наблюдаемым при смещении признаков (см. с. 218). (Из Pianka, 1972. Авторское право 1972. The University of Chicago Press.)

сообщества, невозможно полностью понять основные факторы, влияющие на видовое разнообразие и структуру сообщества. Поэтому проблема разделения ресурсов у существующих видов, или проблема сегрегации ниш, вызывает значительный интерес у современных исследователей (обзоры, посвященные этой теме, см. у Lack, 1971; MacArthur, 1972; Schoener, 1974; Pianka, 1976b).

Первичные данные, необходимые для анализа перекрывания ниш, — это простая матрица ($m \times n$) для ресурсов, в которой указано количество (или скорость потребления) каждого из m состояний ресурсов, используемых каждым из n различных видов. Из этой матрицы можно получить другую матрицу ($n \times n$) перекрывания между всеми парами видов, в которой диагональные элементы равны единице, а остальные элементы меньше единицы. Иногда перекрывание приравнивают к коэффициентам конкуренции (a), поскольку его гораздо легче измерять. И снова предостережение: если ресурсы находятся в избытке, перекрывание не приводит к конкуренции. При избытке ресурсов (низкие величины отношения потребность/снабжение) возможно сильное перекрывание, а в насыщенной среде максимально допустимое перекрывание может быть значительно ниже (см. рис. 7.6). Поскольку принцип равных возможностей требует, чтобы отношение потребности к снабжению было постоянным на всем протяжении *любого* данного градиента ресурсов, интенсивность конкуренции должна быть прямо пропорциональна фактическому перекрыванию, наблюдаемому по любому данному спектру ресурсов (см. рис. 6.7 и 7.1). При сравнении характера перекрывания ниш по разным осям ресурсов или в разных сообществах необходимо соблюдать определенную осторожность.

ДИНАМИКА НИШ

Реализованные ниши большинства организмов меняются во времени и пространстве в зависимости от изменений физической и биотической среды. Временные изменения ниш можно рассматривать на двух уровнях: 1) на уровне кратковременных изменений (в масштабе экологического времени), обычно протекающих в период жизни отдельной особи или, самое большое, — нескольких поколений, 2) на уровне долговременных изменений, происходящих в эволюционном масштабе времени и затрагивающих многие поколения (см. с. 291—292). Таким образом, реализованную нишу можно считать постоянно меняющимся подмножеством фундаментальной ниши или, в трактовке модели n -мерного гиперобъема, — пульсирующим гиперобъемом, который ограничен гиперобъемом, соответствующим фундаментальной нише.

Некоторые организмы, в особенности насекомые, характеризуются полностью разделенными, не перекрывающимися в разные периоды жизни нишами; примерами служат: гусеницы и бабочки,

личинки мух и взрослые мухи, головастики и жабы, планктонные личинки усоногих ракообразных и прикрепленные взрослые усоногие, а также водные личинки и сухопутные имаго насекомых (комаров, веснянок, стрекоз и т. д.). Во всех подобных случаях происходит коренное изменение плана строения тела животных во время метаморфоза, которое приводит к резкому сдвигу ниши. У других организмов смена ниш в течение жизни происходит более непрерывно и постепенно. Например, молодые ящерицы питаются жертвами меньшего размера, чем взрослые, и часто время их активности падает на утренние часы, когда температура среды низкая (небольшие размеры и высокое отношение поверхности тела к его объему способствуют быстрому нагреванию). Развитие ящериц аналогично неполному превращению насекомых (например, кузнецов), при котором постепенные изменения происходят после каждой линьки.

Ближайшие по нишевому пространству соседи организма или потенциальные конкуренты могут (правда, не всегда) сильно влиять на его экологическую нишу. Если реализованные ниши организмов, в большей мере подверженных *r*-отбору, определяются прежде всего физической средой, то реализованные ниши организмов, подверженных *K*-отбору, очевидно, сильно зависят от биотической среды. Давление отбора и ниша могут меняться в течение жизни одной особи. Например, в умеренной зоне ранняя весна — это время, когда однолетние растения подвержены *r*-отбору, позднее они все больше оказываются в условиях *K*-отбора (Gadgil, Solbrig, 1972). Даже в пределах вида одни особи могут больше зависеть от *r*-отбора, чем другие, например популяции в разных микроместообитаниях или частях видового географического ареала либо особи, занимающие разное положение на скалистой литорали.

Теоретически уменьшение межвидовой конкуренции должно приводить к расширению ниши. Пытаясь проверить это предположение, Кроуэлл (Crowell, 1962) провел сравнительное исследование экологии трех видов птиц, живущих на Бермудских островах и на материке. На островах встречается гораздо меньше видов наземных птиц, чем на материке. Самыми многочисленными оказались кардинал, американский пересмешник и белоглазый виреон, причем плотность популяций этих видов на островах очень высока, а в материковых местообитаниях, где фауна птиц богаче (а, следовательно, и больше разнообразие конкурентов), популяции тех же 3 видов обычно значительно меньше. Хотя, безусловно, местообитания Бермудских островов отличаются от местообитаний материка Северная Америка, все же основным фактором, влияющим на экологию птиц, являются коренные различия в орнитофауне. Американский пересмешник и кардинал на островах имеют в общем более ограниченную пространственную и пищевую ниши (вероятно, более ограничены доступные ниши), но бело-

глазый виреон расширил как пространственную, так и пищевую нишу. На Бермудах все три вида гнездятся в более широком диапазоне высот, чем на материке (см. также с. 218).

МЕРНОСТЬ НИШ

Хотя модель ниши как n -мерного гиперобъема и обладает весьма значительными достоинствами, она слишком абстрактна, не имеет большого практического значения и, как правило, с трудом приложима к реальному миру. В самом деле, для того чтобы построить гиперобъем, надо, по существу, знать все о данном организме. Поскольку мы никогда не знаем всех факторов, влияющих на ту или иную организменную единицу, фундаментальная ниша остается абстракцией. Даже реализованные ниши большинства организмов характеризуются таким большим числом измерений, что их количественное описание представляет собой сложную проблему. Если взять организмы, подверженные K -отбору, то число измерений их ниш можно сократить, оставив лишь те, на которых эффективно ослабляется конкуренция. Чаще всего избегание конкуренции достигается благодаря различиям в занимаемых микроместообитаниях, потребляемой пище и (или) времени ак-

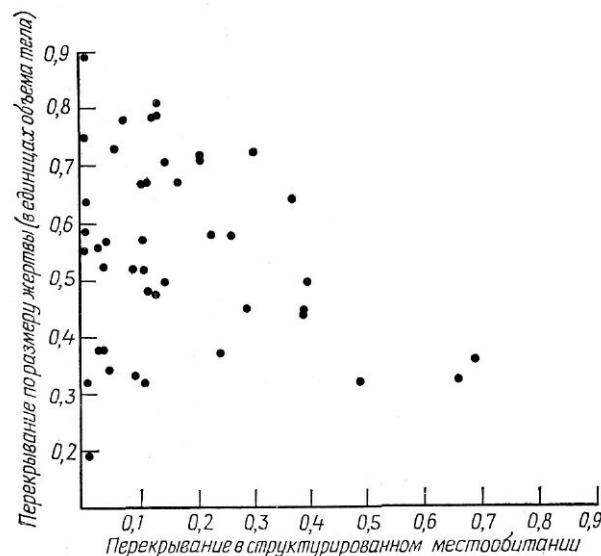


Рис. 7.7. Перекрывание по размеру жертв и по положению в структурированном микроместообитании у разных видов ящериц рода *Anolis*, населяющих острова Бимини. Пары с высоким перекрыванием по пище характеризуются тенденцией к использованию разных местообитаний, и, наоборот, при высоком пространственном перекрывании они сравнительно мало перекрываются по размерам потребляемых жертв. (Из Schoener, 1968. Авторское право Ecological Society of America.)

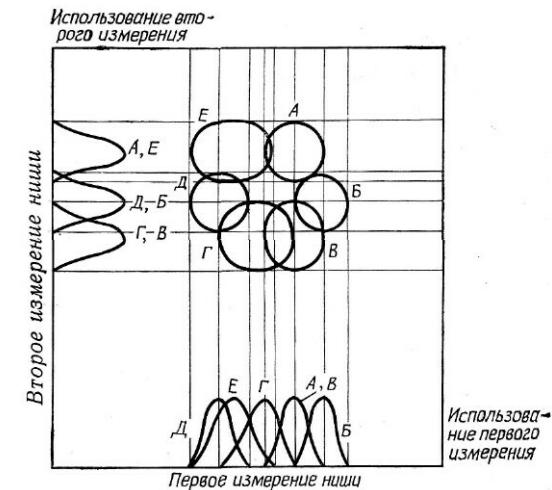


Рис. 7.8. Гипотетические ниши шести видов, различающиеся по двум измерениям. Несмотря на сильное или полное перекрывание ниш по отдельным осям (колоколообразные кривые), совокупное перекрывание минимально либо вообще отсутствует (круги и эллипсы).

тивности (гл. 6). Следовательно, эффективное число измерений ниш можно сократить до 3 — это место, пища и время. Мы можем представить себе, что насыщенное сообщество занимает некий объем в пространстве этих переменных. Тогда сообщество становится похожим на трехмерную составную картинку-загадку, каждый фрагмент, которой — это отдельный вид, занимающий часть общего объема.

В большинстве случаев теория ниши ограничивается рассмотрением какого-либо одного ее измерения. Следовательно, каждый вид имеет в нишевом пространстве только двух соседей, а матрицы перекрывания содержат много нулей и только два положительных элемента в строке, не считая диагональных. На самом деле виды растений и животных редко располагаются только на одной оси ресурсов; обычно для пары видов характерно умеренное перекрывание ниш по двум или более измерениям. Нередко наблюдается комплементарность измерений ниш, при которой два вида, имеющие высокое перекрывание по одному измерению, слабо перекрываются по другому, и наоборот (рис. 7.7). Взаимные связи многомерных ниш могут быть сложными. Одной из характерных черт возрастания мерности ниши является тот факт, что по одной оси ниши могут перекрываться или совпадать, а по другой будут разделены или даже расположатся на некотором расстоянии друг от друга (рис. 7.8). Например, невнимательный исследователь, упустивший из виду первое измерение ниш на рис. 7.8, сделает вывод, что виды в парах *A* и *E*, *D* и *B*, *G* и *B* полностью перекрываются, хотя на самом деле они частично или полностью разделены по неучтенному измерению!

В одномерном нишевом пространстве любая данная ниша может быть ограничена только с двух сторон, в двумерном простран-

стве число возможных соседей возрастает, и еще больше их может быть при наличии трех или более измерений. По мере увеличения числа эффективных измерений ниши число потенциальных соседей в нишевом пространстве возрастает примерно в геометрической прогрессии. С увеличением числа строк и столбцов в матрицах перекрывания остается все меньше недиагональных элементов, равных нулю, а дисперсия в наблюдаемом перекрывании обычно падает как для строки, так и для всей матрицы. Следовательно, мерность ниши сильно влияет на возможности проявления «диффузной» конкуренции, которая представляет собой результат суммарной конкуренции группы видов (MacArthur, 1972). Если со стороны одного вида группы конкурентов давление может быть сравнительно небольшим, то суммарное влияние многих видов может быть таким же сильным или даже сильнее, чем гораздо более интенсивное удельное (в расчете на 1 вид) конкурентное давление меньшего числа конкурирующих видов. Следовательно, увеличение числа измерений ниш, приводящее к возможности увеличения количества ближайших соседей в нишевом пространстве, может усилить диффузную конкуренцию.

Представим себе, что имеются два важнейших измерения ниш — высота над землей и размер жертвы, которые виды используют по-разному и, следовательно, избегают межвидовой конкуренции или ослабляют ее. Изучение характера использования ресурсов и разделения ниш по более чем одному измерению лучше всего можно было бы проводить путем *одновременной* оценки использования всех ресурсов по каждому отдельному измерению ниши. Для этого потребовалось бы построить трехмерную матрицу ресурсов, у которой каждый элемент представлял бы собой вероятность поимки жертвы данной размерной категории на определенном отрезке высоты каждым из присутствующих видов. Получение такого рода данных, касающихся использования многомерного пространства, — крайне трудная задача, потому что большинство животных двигаются и «интегрируют» во времени и пространстве. Точную оценку истинного использования животным многомерного нишевого пространства можно получить, только постоянно наблюдая за тем, как особь использует все ресурсы. (И даже в этом случае степень передвижения жертвы между различными микроместообитаниями повлияет на конкуренцию незаметным, но весьма важным образом!) Поскольку такие непрерывные наблюдения часто бывают крайне утомительными или невозможными, обычно пользуются приближениями, полученными по отдельным распределениям одномерного использования (рис. 7.8 и 7.9). Подобно тому как нельзя точно воспроизвести трехмерное изображение горы, имея перед собой лишь два силуэта, расположенные под прямым углом друг к другу, так же и кривые проекции использования отдельного ресурса не позволяют делать выводов об истинном многомерном использовании.

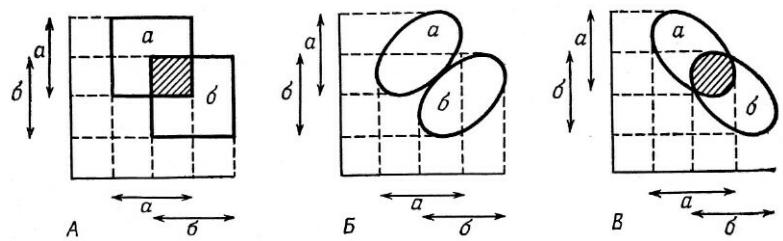


Рис. 7.9. Три разных случая перекрывания ниш в пространстве ресурсов двух измерений с одинаковыми одномерными проекциями (стрелки). А. Измерения ниш не взаимодействуют, а одномерные проекции точно соответствуют условиям многомерного перекрывания (измерения совершенно независимы, а оси ортогональны). Б к В. Измерения ниш частично зависят друг от друга, а одномерные проекции ниш не отражают истинного перекрывания.

Ключевым становится вопрос о степени зависимости или независимости измерений. Если измерения ниш действительно независимы, т. е. вероятность поимки жертвы любого размера одинакова для любой высоты, общее многомерное использование равно произведению отдельных функций одномерного использования (May, 1975). В условиях полной независимости вероятность поимки жертвы i в микроместообитании j будет равна вероятности поимки объекта i , умноженной на вероятность его пребывания в микроместообитании j . Чтобы получить многомерные оценки различных параметров ниши (в том числе оценку перекрывания) по составляющим измерениям, достаточно перемножить одномерные оценки. Однако если измерения ниш частично зависят друг от друга (рис. 7.9), величину истинного многомерного использования аппроксимировать чем-либо уже нельзя. Многомерное перекрывание может сильно меняться с изменением конкретной формы этой зависимости (см. рис. 7.9). В предельном случае полной зависимости (когда, например, жертва определенного размера существует только на определенной, свойственной ей высоте) фактически имеется только одно измерение ниши и тогда наилучшей оценкой истинного использования будет простое среднее. Кроме того, среднее арифметическое оценок перекрываний одномерных ниш, полученное по двум или более отдельным одномерным распределениям использования ресурса, представляет собой верхний предел истинного многомерного перекрывания (May, 1975).

У многих видов трудно (или практически невозможно) определить степень взаимной зависимости измерений ниш. Однако у видов, ведущих малоподвижный образ жизни, иногда можно оценить зависимость характера съедаемой пищи от местаобитания. В одной из работ, посвященной оседлым безногим ящерицам, было показано, что эти ящерицы, населяющие разные микроместообитания, поедают большинство видов и каст термитов примерно

в одинаковых соотношениях; этот факт свидетельствует о независимости измерений ниш (Huey et al., 1974).

Лэк (Lack, 1971), проанализировав основные факторы, приводящие к экологической изоляции у птиц, пришел к выводу, что самыми важными из них являются различия в географических ареалах, местообитаниях и потребляемой пище. Шённер (Schoener, 1974) обобщил данные о характере разделения ресурсов в 80 естественных сообществах, включая сообщество, состоящее из миксомицетов, различных моллюсков, ракообразных, насекомых и других членистоногих, а также из представителей пяти классов позвоночных, в том числе ящериц. Он выделил пять измерений ресурсов. В порядке убывания роли в сегрегации ниш измерения расположились так: макроместообитание, микроместообитание, тип пищи, время дня и сезонная активность. Шённер пришел к выводу, что для разделения ниш измерение «местообитание» в общем имеет большее значение, чем измерение «тип пищи», которое в свою очередь важнее временного измерения. Наземные пойкилтермные животные сравнительно чаще, чем другие организмы, различаются по предпочтаемой пище благодаря разному времени активности в течение суток¹. У хищников разделение ресурсов по времени активности в течение суток встречается чаще, чем в других группах животных. Ниши позвоночных реже бывают разделены благодаря различиям в сезонной активности, чем ниши других низших организмов. Шённер также обнаружил, что сегрегация типов пищи имеет большое значение у животных, питающихся крупным относительно собственных размеров кормом, чем у животных, питающихся мелкими пищевыми объектами.

СТРУКТУРА ГИЛЬДИЙ

Насколько равномерно распределены виды в нишевом пространстве? Существуют ли отдельные группы функционально сходных видов? Члены такой группы, известной под названием *гильдии* (Root, 1967), сильно взаимодействуют друг с другом и слабо — с остальными видами сообщества. Хотя методика объек-

¹ Использование времени активности в качестве измерения ниши оправдано по нескольким причинам. Если ресурсы возобновляются быстро, эксплуатационная конкуренция происходит не может, за исключением тех случаев, когда особи каждого вида активны в течение короткого отрезка времени активности другого вида (в противном случае ресурсы могут пополниться в период, разделяющий виды). Когда категории микроместообитания и пищи выражены грубо и меняются во времени, то различия во времени активности, по сути дела, могут быть связаны с различным использованием пространства и пищевых ресурсов, что без большой точности не будет обнаружено. Например, микроместообитание, находящееся на открытом солнце, очевидно, изменяется, поскольку меняется суточный ход температуры. Подобным образом и грубо выделенная категория жертвы «муравьи» может объединять ряд видов, разделенных во времени. Поэтому часто бывает полезно и необходимо рассматривать время как одно из измерений ниши.

тивного выделения гильдии только начинает развиваться, само понятие определенно представляет интерес, поскольку гильдии, вероятно, являются ареной наиболее интенсивной межвидовой конкуренции. Метод практического выделения членов одной гильдии был разработан Л. Р. Лоулором (Lawlor, личное сообщение), который определяет гильдию как группу видов, отделенную от других подобных групп расстоянием, превышающим наибольшее расстояние между двумя максимально удаленными членами одной гильдии. При таком довольно консервативном определении сообщество из n видов, которые распределены в нишевом пространстве равномерно, содержит n одновидовых гильдий (каждая гильдия представлена одним видом) и одну большую гильдию из n видов (все сообщество), но гильдии промежуточного размера отсутствуют. Реальные сообщества обычно состоят из большого числа гильдий промежуточного размера (рис. 7.10).

СПЕЦИАЛИЗИРОВАННОСТЬ И НЕСПЕЦИАЛИЗИРОВАННОСТЬ

У одних организмов ниши меньше, у других больше. «Ширину» ниши, которую иногда называют также «размером», можно представить себе как протяженность гиперобъема реализованной ниши организменной единицы. Например, сумчатый медведь коала (*Phascolarctos cinereus*), который питается листьями только определенных видов эвкалиптов, имеет более специализированную пищевую нишу, чем виргинский опоссум (*Didelphis virginianus*), который всеяден и питается практически любой пищей. Утверждения, касающиеся ширины ниши, всегда должны быть относительными. Мы имеем лишь право говорить, что данная организменная единица имеет более широкую или более узкую нишу, чем другая организменная единица. Высокоспециализированные организмы, подобно коала, обычно, хотя и не всегда, характеризуются узкими пределами толерантности по одному или более измерениям ниши. Нередко такие высокоспециализированные организмы предъявляют весьма специфические требования к местообитанию, и поэтому они не могут быть многочисленными. В противоположность им организмы с широкими пределами толерантности менее специализированы, неприхотливы в отношении местообитания и обычно встречаются чаще. Таким образом, специализированные организмы, как правило, встречаются сравнительно редко, а неспециализированные более многочисленны. Однако редкие организмы часто живут группами, поэтому их локальная плотность не обязательно будет низкой.

Единственной валютой естественного отбора служит успех в дифференциальном размножении. Отсюда возникает вопрос: если специализация приводит к снижению обилия, то почему организмы вообще специализируются? Поскольку неспециализированные организмы обычно потребляют пищу разного типа, занимают большое

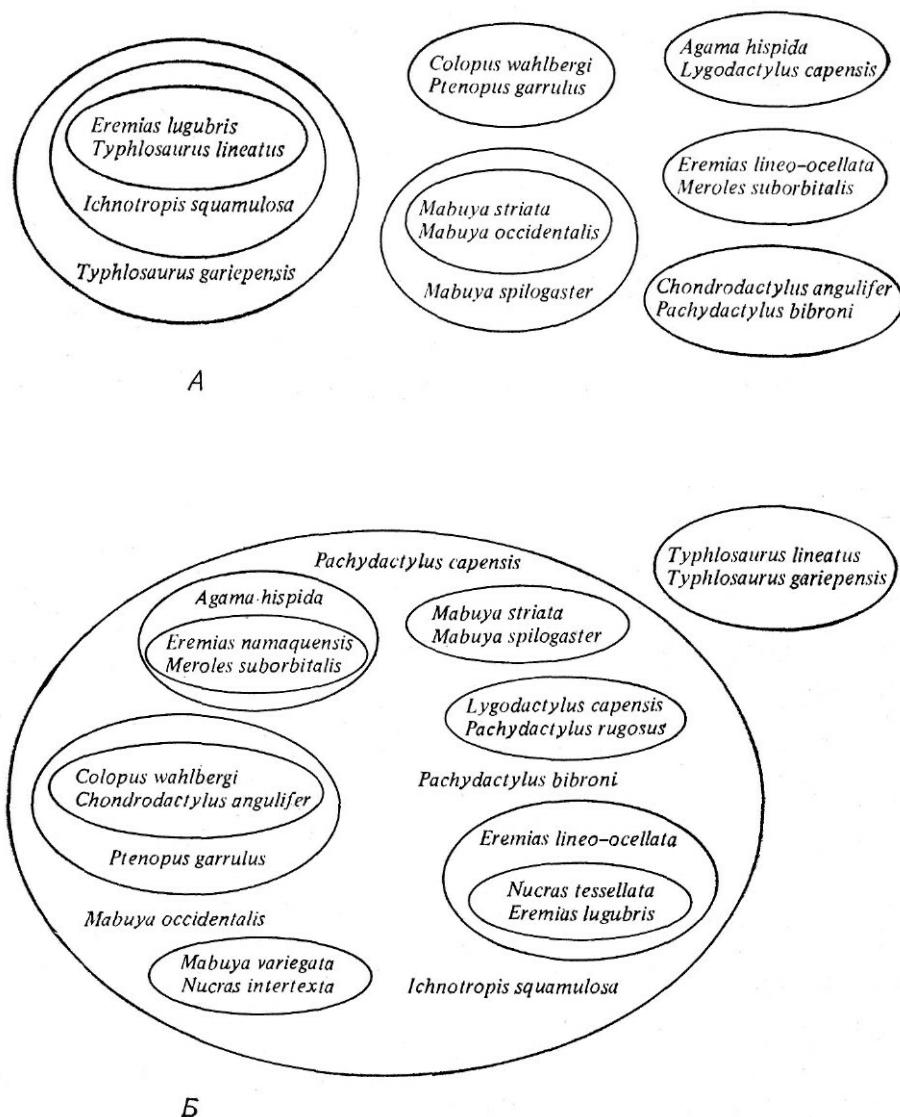


Рис. 7.10. Схема структуры гильдий фауны ящериц пустыни Калахари, построенная на основе анализа содержимого желудков (A – пищевые гильдии) и использования ящерицами микроместообитаний (Б – гильдии микроместообитания). Из 21 вида 12 являются членами двухвидовых пищевых гильдий, а 14 – членами таких же гильдий микроместообитания (каждый член пары, близкий по нишевому пространству, является соседом другого). Все, кроме одного вида (*Pachydactylus capensis*), образуют по крайней мере одну общую гильдию. Многие двухвидовые гильдии входят в состав более крупных гильдий. «Супергильдия» включает все наземные виды, которые совершенно не перекрываются с двумя ящерицами, живущими под землей, – *Typhlosaurus lineatus* и *T. gariepensis*. (Обратите внимание, что некоторые виды одной и той же пищевой гильдии, например *Eremias lineo-ocellata* и *Meroles suborbitalis*, принадлежат к разным гильдиям микроместообитания.)

число местообитаний и образуют многочисленные популяции, можно ожидать, что благодаря только своей высокой численности они обгонят в размножении немного более специализированных конкурентов из числа членов их популяции и наводнят генофонд своими генами. Разрешение этой очевидной дилеммы содержится в старом изречении: «за все берется и ничего толком не умеет». Специализированные особи в своей сфере более эффективны, чем неспециализированные.

При каких условиях тот, «кто за все берется», выйдет победителем в конкуренции со специализированным видом? Пытаясь ответить на этот вопрос, Мак-Артур и Левине (MacArthur, Levins, 1964, 1967) разработали следующую модель. Во-первых, представим себе, что некая среда содержит только один тип пищевого ресурса – колонии муравьев с длиной тела 3 мм, которые служат источником пищи для изменчивой популяции ящериц. Примем, что муравьи съедаются целиком, а ящерицы различаются только по размеру челюстей и образуют достаточно непрерывный фенотипический спектр. Некоторые фенотипы хорошо приспособлены к поеданию 3-миллиметровых муравьев и потребляют их весьма эффективно, другие – менее эффективно, потому что челюсти либо слишком велики, либо слишком малы. Теперь рассмотрим тот же самый спектр фенотипов ящериц в другой такой же «чистой» среде, на этот раз состоящей из колоний 5-миллиметровых муравьев. Почти наверняка наиболее приспособленными здесь окажутся другие фенотипы, нежели в среде, где муравьи имеют длину 3 мм (рис. 7.11), а наиболее эффективным фенотипом, потребляющим 5-миллиметровых муравьев, будет фенотип с крупным ртом. Наконец, рассмотрим смешанную колонию муравьев, в которой длина тела 3 и 5 мм представлена равным числом особей (скажем, имеются две касты), причем смесь однородна. Какой из фенотипов окажется оптимальным в этой новой смешанной среде? Если допустить, что ящерицы находят и поедают муравьев и того и другого размера с равной вероятностью, то связь фенотипов с эффективностью потребления жертвы окажется промежуточной между аналогичными связями в чистых средах (рис. 7.11, А). Поэтому на рис. 7.11 прерывистая кривая расположена посередине между сплошными кривыми (если два ресурса присутствуют в неравных соотношениях, то эта кривая будет проходить ближе к одной из первоначальных кривых). В зависимости от формы кривых и расстояния между ними новая кривая может оказаться либо одновершинной (рис. 7.11, А), либо двухвершинной (рис. 7.11, Б). В первом случае фенотип самой высокой эффективности потребления жертвы будет промежуточным между наилучшим «потребителем муравьев длиной 3 мм» и наилучшим «потребителем муравьев длиной 5 мм». Тот, «кто за все берется» (вероятно, им окажется фенотип, успешнее всего потребляющий муравьев длиной 4 мм), будет обладать конкурентным преимуществом. Во втором

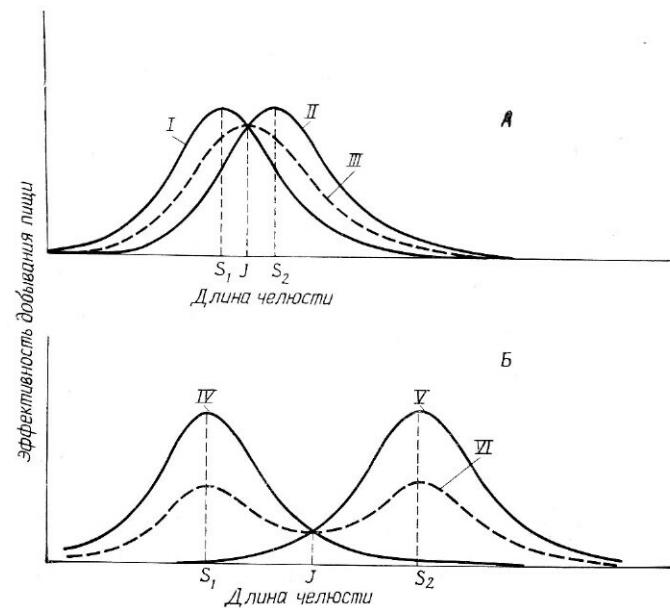


Рис. 7.11. Пример условий, при которых тот, «кто за все берется», обладает преимуществом перед двумя специализированными формами. Эффективность добывания пищи, измеренная в полезных калориях, приобретенных в единицу времени, сопоставлена со спектром фенотипов по длине челюсти для гипотетической популяции ящериц, питающихся муравьями. А. Сплошные линии соответствуют ящерицам разных фенотипов в «чистых» средах, каждая из которых содержит либо 3-, либо 5-миллиметровых муравьев. Прерывистая линия — характеристика фенотипов в среде, содержащей однородную смесь муравьев с длиной тела 3 и 5 мм в равном количестве (например, муравьев двух каст). Тот, «кто за все берется» (*J*), обладает более высокой эффективностью добывания пищи, чем любая из специализированных форм (S_1 или S_2). Последние наиболее эффективны в соответствующих «чистых» средах. Б. Эффективность добывания пищи ящерицами, когда различия между муравьями двух классов велики, например когда муравьи представлены особями, имеющими длину 2 и 8 мм. В этой ситуации кривая для смеси муравьев бимодальная, а специализированные ящерицы обладают превосходством над «мастером на все руки». I — чистая колония 3-мм муравьев; II — чистая колония 5-мм муравьев; III — смешанная колония, представленная равным количеством 3- и 5-мм муравьев (две касты); IV — чистая колония 2-мм муравьев; V — чистая колония 8-мм муравьев; VI — смешанная колония, представленная равным количеством 2- и 8-мм муравьев.

случае в результате того, что два типа муравьев сильно различаются по размерам, два фенотипа максимальной эффективности потребления разделены промежуточными фенотипами с низкой эффективностью потребления смеси, состоящей из муравьев длиной 2 и 8 мм, поэтому две специализированные формы вытеснят «берущегося за все сразу».

Влияние межвидовой конкуренции на ширину ниши носит сложный характер и в зависимости от условий может привести

либо к сокращению, либо к расширению ниши. Например, в одних микроместообитаниях конкурент может уменьшить количество доступной пищи, а в других плотность жертв не изменится. На одних участках величина ожидания урожая снизится, а в других останется прежней. Конкурент, который является оптимальным потребителем, должен ограничиться использованием кормовых участков с высоким ожиданием урожая, в результате чего он сократит ширину своей пространственной ниши (см. с. 165—168 и 284—291). Напротив, неспециализированный вид, который снижает количество пищи во всех микроместообитаниях более или менее одинаково, путем уменьшения общего уровня доступности жертвы может заставить своего конкурента увеличить диапазон используемых ресурсов и способствовать расширению его пищевой ниши. В среде, где пищи мало, оптимальный потребитель просто не может позволить себе пройти мимо многих из тех пищевых объектов, которые он пропустил бы в среде, богатой пищей. Поэтому в местообитании первого типа будет уничтожаться больше субоптимальных жертв. Ослабление межвидовой конкуренции часто сопровождается увеличением диапазона используемых видом местообитаний, но заметные сдвиги в разнообразии потребляемой пищи при изменении интенсивности межвидовой конкуренции, по-видимому, наблюдаются редко (MacArthur, 1972).

Все большее число теоретических исследований, посвященных оптимальному сбору пищи, указывает на то, что ширина ниши должна возрастать по мере уменьшения доступности ресурсов (Emlen, 1966, 1968; MacArthur, Pianka, 1966; Schoener, 1971; MacArthur, 1972; Charnov, 1973, 1976a, 1976b). В среде, где пищи мало, потребитель не может позволить себе игнорировать второстепенные пищевые объекты потому, что среднее время поиска одного объекта велико, а вероятность встречи с жертвой низка. В такой среде наличие широкой ниши ведет к максимизации возмещения на единицу затрат, что способствует возникновению неспециализированности. В среде, богатой пищей, время поиска одного пищевого объекта невелико, поскольку кормящееся животное встречает большое число потенциальных жертв. В этих условиях потребитель может игнорировать нестандартные объекты потому, что высока вероятность нахождения в ближайшем будущем самой лучшей пищи. Следовательно, можно ожидать, что хорошее снабжение пищей приводит к выборочности питания и сужению пищевой ниши.

Лишь сравнительно недавно стали выделять две основные составные части ширины ниши: «межфенотипический» и «внутрифенотипический» компоненты (Van Valen, 1965; Orians, 1971; Roughgarden, 1972, 1974b, 1974c). Популяция, ширина ниши которой определяется целиком межфенотипическим компонентом, состоит из специализированных особей с перекрывающимися пищевыми ресурсами. Если популяция состоит из одних неспециализирован-

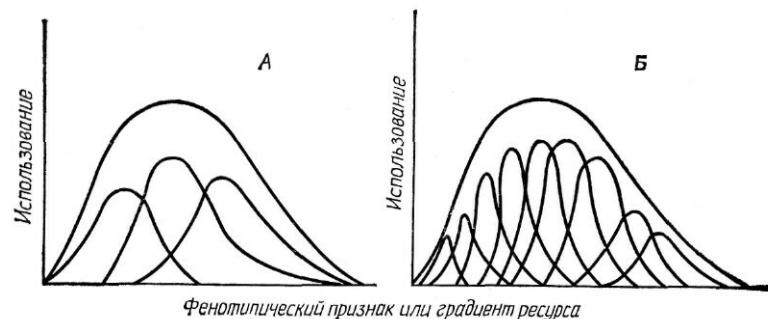


Рис. 7.12. Схематическое изображение двух популяций, которые различаются по внутрифенотипическому и межфенотипическому компонентам ширины ниши. *A*. Несколько неспециализированных особей эксплуатируют почти весь градиент ресурсов. *B*. Популяция с такой же шириной ниши состоит из многочисленных специализированных особей. Внутрифенотипический компонент больше на *A*, чем на *B*; межфенотипический — больше на *B*, чем на *A*.

ных организмов, а каждый ее член использует весь диапазон потребляемых ресурсов, то межфенотипический компонент ширины ниши равен нулю, а внутрифенотипический достигает максимального значения. Очевидно, реальные популяции находятся где-то между этими двумя крайностями (рис. 7.12).

БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ. ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ

В гл. 4 говорилось о том, что каждая особь имеет ограниченное количество времени, вещества и доступной энергии, необходимых для добывания пищи, роста, поддержания своего существования и размножения. Механизмы, с помощью которых особь распределяет эти ресурсы между противоречивыми требованиями своего организма, заслуживают особого внимания. Характер пропорционального распределения определяет способы взаимодействия организма с разнообразными аспектами среды и позволяет судить о свойствах его экологической ниши. У разных видов бюджеты времени и энергии сильно различаются. Например, у организмов, подверженных *r*-отбору, в любой данный момент на размножение уходит больше времени и энергии, чем у организмов, подверженных *K*-отбору (гл. 5). Способность изменять свой бюджет времени и энергии представляет собой мощное средство, позволяющее противостоять колебаниям среды и при этом сохранять определенный уровень приспособленности к ней. Так, у самца болотного крапивника на защиту территории в период размножения уходит огромное количество энергии; в другое время ее расход меньше. То же самое можно сказать о животных, проявляющих заботу о потомстве, — поначалу количество энергии, затраченной на выращивание молоди, велико, а потом, когда молодь

становится независимой от родителей, затраты времени и энергии снижаются. Действительно, взрослая самка красной белки (*Tamiasciurus*) в период максимума лактации потребляет в среднем в день такое количество пищи, которое соответствует 323 ккал, а среднесуточное потребление энергии у взрослого самца равно всего 117 ккал (C. Smith, 1968). В течение сезона у этой белки сильно меняется и бюджет времени. В неблагоприятный засушливый год многие однолетние растения «идут в семена», тогда как в благоприятный год с большим количеством осадков эти же растения перед размножением вырастают до больших размеров. Возможно, в благоприятные годы образуется больше семян, но если бы в неблагоприятный год растения достигли тех же размеров, что и в благоприятный, энергии на семена у них могло бы не хватить.

Организм можно рассматривать как простую систему, имеющую вход и выход (рис. 7.13). Потребление пищи или фотосинтез обеспечивают поступление вещества и энергии на вход, а выход представляет собой продукцию потомства. В настоящее время создана довольно обширная теория, посвященная тактике размножения и оптимальному добыванию пищи. В теории оптимального добывания пищи «целью» обычно считают максимизацию потребления энергии на единицу времени (более реалистичной мерой способности добывать пищу была бы продукция жизнеспособного потомства в течение жизни организма, но измерять приспособленность необычайно трудно). Точно так же у организмов, не заботящихся о потомстве, репродуктивное усилие оценивают иногда как отношение числа калорий, затраченных на формирование яиц и приплода, к общему числу калорий, которыми обладает самка в данный момент (к сожалению, в эмпирическом изучении тактики размножения до сих пор не используется отношение скорости по-



Рис 7.13. Схематическое изображение организма как простой системы с входом и выходом. Теория оптимального добывания пищи занимается эффективностью использования ресурсов и явлениями «на входе», теория оптимальной тактики размножения — процессами «на выходе» (успех размножения). Ограничения, накладываемые на вход и выход, а также взаимодействия между ними определяются как системами накопления жировых запасов и системами их использования, так и бюджетами времени и энергии.

ступления к расходу калорий). До настоящего времени эмпирическое изучение разделения ресурсов и структуры ниши, например анализ перекрывания и эффективности использования ресурсов, касалось только явлений «на входе» системы, а возможность связать эти аспекты с «выходом» не принималась в расчет. Эмпирические исследования тактики размножения формировались в противоположном направлении; в этих исследованиях совершенно не учитывался характер добывания пищи. Изучение связи между потреблением пищи и размножением только начинается. Весьма многообещающих результатов следует ожидать от совместного рассмотрения оптимальной тактики добывания пищи и оптимальной тактики размножения; это позволит выявить закономерности преобразования веществ от момента их поступления на вход до момента их поступления на выход. Возможности поступления «на входе», безусловно, существенно ограничены тактикой оптимального размножения (событиями «на выходе»).

Изучение бюджета времени и энергии животного может служить удобной отправной точкой для выяснения того, какое влияние на размножение оказывает добывание пищи, и наоборот. Любой животный имеет в своем распоряжении конечный период времени для всех видов жизнедеятельности, включая питание и размножение. Этот общий бюджет времени, который может быть рассчитан на сутки или на период всей жизни животного, будет определяться как суточным ритмом активности, так и способностью животного «не терять времени даром» и заниматься одновременно несколькими делами (например, самцы ящериц, сидящие на ветках и наблюдающие за жертвами и хищниками, одновременно успевают следить за самками и конкурирующими самцами). При условии, что имеется некий полезный период времени для добывания пищи (а поступление вещества и энергии превышает неизбежные потери, связанные с пищевой активностью), всякое увеличение этого периода приведет к возрастанию снабжения животного веществом и энергией. Однако такому увеличению неизбежно будет сопутствовать одновременное **уменьшение времени**, необходимого для других видов активности, например для спаривания и размножения. Следовательно, выгоды от времени, затрачиваемого на питание, измеряются веществом и энергией, а его стоимость — единицами потерянного времени. И наоборот, увеличение периода активности, не связанного с питанием, дает прибыль во времени, но проигрыш в энергии. Поэтому прибыль энергии соответствует потерям времени, и выигрыш во времени требует уменьшения доступной энергии. (Кроме того, конечно, надо учитывать риск, связанный с добыванием пищи и размножением.)

Сказанное выше позволяет предположить, что оптимальное подразделение времени и энергии в конечном счете зависит от того, как расход одной валюты меняется с прибылью другой. Поскольку бюджеты времени и энергии измеряются в разных единицах,

было бы удобно перевести их в общую валюту. Расход и выигрыш времени эмпирически можно было бы измерять в энергетических единицах путем расчета чистого прихода энергии на единицу времени питания. Если все потенциальное время добывания пищи равноценно, то прибыль будет линейно зависеть от расхода времени. В этих условиях потери энергии, связанные с непищевой активностью, будут прямо пропорциональны количеству времени, потраченному на эту активность. На оптимальное распределение времени и энергии между пищевой и непищевой активностями обычно сильно влияют различное циркадные и сезонные ритмы физических условий, причем это влияние одинаково оказывается как на хищниках, так и на их потенциальных жертвах. Ясно, что в периоды, благоприятные для добывания пищи, поступление энергии в единицу времени больше, чем в неблагоприятные. Риск попасть в суровые физические условия или быть съеденным хищником должен причисляться к оптимальному количеству времени, затраченному на разнообразную деятельность. Как эффективность добывания пищи, так и умение животного распределять время и энергию лучше всего было бы измерять его успехом в размножении в течение жизни. При таком подходе были бы учтены все виды «риска», обусловленные средой.

Два вида активности — питание и размножение — взаимодействуют при помощи еще одного важного способа. Многие организмы собирают и запасают вещество и энергию в периоды, неблагоприятные для успешного размножения, но используют накопленные ресурсы для размножения позднее, в более подходящее время. Системы накопления и использования жиров, очевидно, облегчают подобную интеграцию поступления и расходования вещества и энергии во времени. Этот временной компонент сильно усложняет практическое измерение репродуктивного усилия.

На бюджет времени и энергии может сильно влиять плотность жертвы. Две зимы подряд Джибб (Gibb, 1956) наблюдал за горными коньками (*Anthus spinoletta*), кормящимися на литорали у побережья Англии. Первая зима была сравнительно мягкой, и коньки кормились 6,5 ч, отдыхали 1,75 ч и проводили в драках, защищая свою территорию, 45 мин (светлое время суток немного превышало 9 ч). Вторая зима оказалась суровой, пищи было значительно меньше, и птицы кормились 8,25 ч, отдыхали 39 мин и защищали территорию всего лишь 7 мин! По-видимому, сочетание низкой плотности пищи и жестоких холодов (в холодную погоду гомойотермным животным требуется больше энергии) привело к тому, что более 90% времени бодрствования у птиц было потрачено на поиски корма, а на пустые затеи его не хватило. Судя по уменьшению времени на защиту территории при низкой плотности пищи, борьба за нее была ослаблена. Очевидно, на второй год наблюдений плотность пищи находилась возле нижнего предела, позволяющего выжить горным конькам. Если численность жертвы

слишком уменьшается, то вероятность ее нахождения может упасть до такой степени, что хищник погибнет. Джибб (Gibb, 1960) подсчитал, что синицам из некоторых районов Англии для поддержания равновесия энергетического бюджета зимой необходимо в среднем каждые 2,5 с светлого времени отыскивать насекомое.

Бюджет времени и энергии зависит от множества других экологических факторов: размеров тела, способа питания, подвижности, трофического уровня, размера жертвы, плотности ресурсов, гетерогенности среды, разрежения, конкуренции, хищничества и тактики размножения.

ТАКТИКА ДОБЫВАНИЯ ПИЩИ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПИТАНИЯ

Добывание пищи, как мы уже видели, не происходит без затрат, но имеет свои выгоды. Последние состоят в том, что получаемые вещество и энергию животные могут использовать на рост, поддержание своего существования и размножение. Затраты на добывание пищи, быть может, не столь очевидны, но необходимо помнить, что животное, добывающее пищу, должно тратить энергию и подвержено нападениям хищников. Кроме того, большая часть времени, затраченная на добывание пищи, потеряна для других видов активности, в том числе для размножения. Естественный отбор должен благоприятствовать такому поведению, которое приводит к максимизации разницы между выгодами и затратами (см. также с. 165—168).

Плотоядные животные добывают пищу двумя разными способами. Если хищник пользуется тактикой «выжидания», он сидит на одном месте в «засаде» до тех пор, пока движущаяся жертва не приблизится к нему сама, и тогда он набрасывается на нее. В тактике «активного сбора пищи» хищник отыскивает свою жертву (Pianka, 1966b; Schoener, 1969a; 1969b). При втором способе добывания пищи энергии обычно тратится больше, чем при первом. Успех тактики выживания обычно зависит от следующих условий: плотность и подвижность жертвы должны быть достаточно высокими, а энергетические потребности хищника низкими. Тактика активного сбора пищи тоже зависит от упомянутых свойств жертвы и хищника, но в этом случае первостепенное значение приобретают характер пространственного распределения жертвы и поисковые способности хищника. Хотя эти две тактики представляют собой крайние варианты непрерывного ряда возможных стратегий (и поэтому такое разделение несколько искусственно), фактические методы добывания пищи у многих организмов тяготеют к разным полюсам. Следовательно, противопоставление тактики выживания тактике активного поиска имеет большое практическое значение. Например, полозы и кобры активно отыскивают добычу, а удавы, питоны и гадюки подстерегают ее. Та-

кие дневные хищники, как ястреб Купера и ястреб-тетеревятник, часто нападают из засады, пользуясь стратегией выживания, а большинство канюков и многие соколы разыскивают свою жертву. Пауки, прядущие паутину, и прикрепленные фильтраторы, в частности усоногие ракообразные, добывают пищу, пользуясь тактикой выживания. Многие пауки затрачивают много времени и большое количество энергии на сооружение паутины вместо того, чтобы передвигаться в поисках жертв. Те из них, которые не плетут паутину, чаще сами разыскивают пищу.

Приведенные рассуждения приложимы и для сравнения травоядных с плотоядными. Поскольку плотность растительной пищи почти всегда значительно превосходит плотность животной, травоядные, как правило, тратят на поиски жертвы меньше энергии, чем плотоядные (если эффективный запас растительной пищи не снижен из-за несъедобности некоторых растений вследствие содержания в них вторичных химических соединений типа танинов или других средств защиты от поедания — см. с. 244—248). Тем не менее травоядные должны затрачивать существенную часть своей энергии на извлечение из пищи питательных веществ, поскольку в растениях содержится трудноперевариваемая клетчатка. (Большинство травоядных характеризуются высоким отношением объема кишечника к объему тела и наличием симбиотических

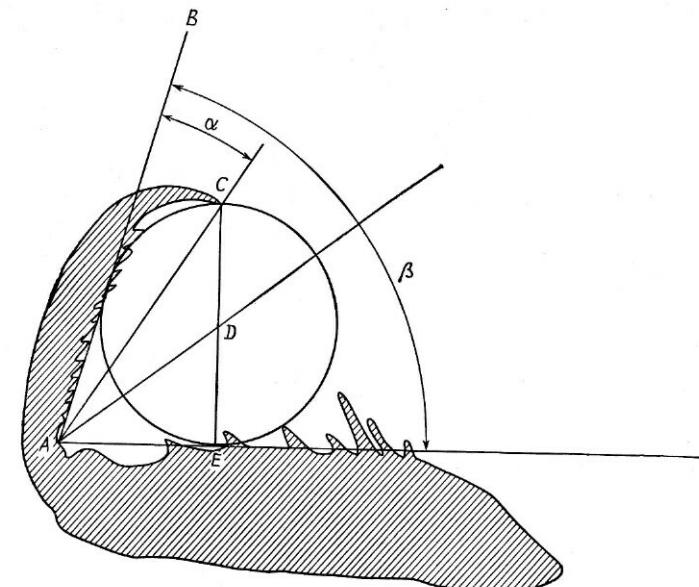


Рис. 7.14. Схема, показывающая, как Холдинг, используя геометрию и исходя из анатомии передней ноги богомола, рассчитал оптимальный размер жертвы. Оптимальный диаметр жертвы D равен $T \sin(\beta - \alpha)$, где T — расстояние AC . (Из Holling, 1964.)

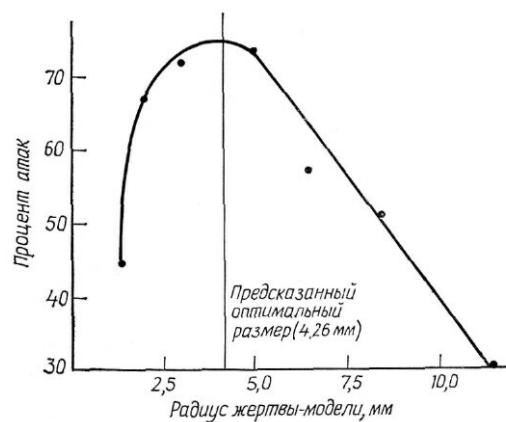


Рис. 7.15. Процент жертв, атакованных голодными богомолами, в зависимости от размеров жертвы. (Из Rolling, 1964.)

кишечных организмов, способных переваривать клетчатку; кроме того, травоядные большую часть своего времени пасутся или жуют — вспомните корову, жующую свою жвачку.) Животная пища, состоящая из белков, жиров и углеводов, переваривается легче. Плотоядные могут позволить себе затрачивать большие усилия на поиски жертвы, потому что эти усилия окупаются с лихвой. Как и следовало ожидать, эффективность превращения пищи в ткани животного (ассимиляция) намного ниже у травоядных, чем у плотоядных.

Многие плотоядные обладают высокоэффективными приспособлениями для схватывания добычи (гл. 6). Эффективность поимки нередко сильно зависит от размера пищевого объекта. С помощью простой геометрии (рис. 7.14) Холдинг (Holling, 1964) вычислил оптимальный диаметр пищевого объекта для богомолов данного размера. Затем пяти голодным богомолам он предлагал жертву разного размера и подсчитал процент нападений (рис. 7.15). Богомолы очень неохотно атаковывали те пищевые объекты, которые по размерам сильно отличались от установленного оптимума! Таким образом, эффективность хищничества, выработанная под действием естественного отбора, с одной стороны, была обусловлена наличием эффективных приспособлений для ловли добычи, а с другой — запрограммированным умением животных избегать жертвы субоптимального размера. Обычно крупные хищники пытаются более крупной добычей, чем мелкие (см. рис. 6.13). Для крупного хищника наилучшей стратегией может оказаться такая, при которой он будет игнорировать мелкую жертву, а время, затрачиваемое на ее поимку и поедание, посвятит поискам крупных пищевых объектов (см. также с. 165–168). Точно так же и усилие, предпринимаемое хищником для поимки данного пищевого объекта, пропорционально возмещению затрат, ожидаемому от этого объекта (которое нередко возрастает с увеличением размера жертвы). Например, чтобы поймать очень мелкую жертву, ящери-

це достаточно, сидя на ветке, выждать время, а чтобы добыть крупную — необходимо преодолеть большое расстояние.

Поскольку численность мелкой жертвы, как правило, выше численности крупной и вероятность столкновения с первой выше, мелкие пищевые объекты преобладают в рационе большинства животных. Животные небольшого размера, потребляющие мелкие пищевые объекты, сталкиваются с жертвой оптимального размера гораздо чаще, чем крупные животные, которые питаются крупными объектами. В результате диапазон размеров пищи шире у крупных животных. Поскольку у крупных животных пищевая ниша шире, с увеличением размеров хищников резко возрастают различия в их размерах (MacArthur, 1972).

ОПТИМАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЯТНИСТОЙ СРЕДЫ

Среда, которая несомненно является дискретной, т. е. гетерогенная среда, представленная набором достаточно разнообразных ресурсов, называется «пятнистой» средой. Среда, представленная одинаковыми ресурсами или смесью ресурсов, называется гомогенной или однородной средой. Нередко разные организмы, живущие в гетерогенной среде, специализируются на использовании разных пятен средовой мозаики. Однако по мере уменьшения различий между пятнами преимущественно получает неспециализированность. Таким образом, из всех способов использования организмами своей среды мы снова можем выделить два крайних варианта. Если организм в период своей суточной активности использует ресурсы в тех соотношениях, в каких они фактически представлены (т. е. не отдает предпочтения какому-либо одному пятну или ресурсу среды), то говорят, что он использует свою среду *тонкодисперсным* способом. Если организмы в разных пятнах проводят совершенно разное количество времени, то говорят, что они используют среду *грубодисперсным* способом. Животное, у которого частота столкновений со своей жертвой пропорциональна частоте встречаемости жертвы, благодаря выборочному потреблению пищевых объектов определенного типа может использовать тонкодисперсную среду грубодисперсным способом. Тонкодисперсное использование среды возникает в тех случаях, когда размер пятен средовой мозаики невелик по сравнению с собственными размерами организма. Поэтому при прочих равных условиях крупные животные оказываются в более тонкодисперсном мире, чем мелкие. Например, на лугу могут обитать мыши рода *Microtus*, а в соседнем лесу — мыши рода *Peromyscus*; в то же время оба места обитания используются оленями — луг ночью для пастьбы, а лес днем для отдыха и сна. В общем мелкие животные, например насекомые, используют свою среду более грубодисперсным способом, чем крупные, такие, как позвоночные. Отдельные особи различных и животных, ведущих неподвижный образ жизни, использу-

зуют пространство грубодисперсным способом только из-за своей неспособности передвигаться. Однако благодаря широкому расселению особей по всей мозаике среды популяция неподвижных организмов может приблизиться к тонкодисперсному использованию пространства. Утверждения, касающиеся степени дисперсности среды или дисперсности использования ресурсов, обычно являются относительными. Если говорят, что данное животное «живет в грубодисперской среде», это означает, что оно сравнивается с каким-то другим животным.

Теперь рассмотрим, каким образом насекомоядные птицы могут собирать пищу в смешанном лесу, состоящем из нескольких видов деревьев и населенном разнообразными насекомыми (MacArthur, MacArthur, 1961). Предположим, что ни одна из птиц не способна кормиться во всем лесу, т. е. примем, что существует некоторый уровень грубодисперсного использования. Птица может собирать пищу только на одном виде деревьев и перелетать с одного дерева на другое. Следовательно, ей потребуется много времени и энергии на перелеты, причем будут попадаться и неподходящие деревья. С другой стороны, птицы могут потреблять насекомых только одной категории (например, определенного спектра размеров), которых они ловят, где бы те ни находились — на любом из разных видов деревьев. В поисках нужного насекомого птица, безусловно, будет встречать и жертву других разных типов (или размеров).

Первая стратегия может привести к тому, что разные виды птиц будут специализироваться на разных видах деревьев, вторая — к тому, что каждый вид птиц будет иметь свой собственный диапазон типов пищи. Третьим путем использования такой пятнистой среды может быть сочетание обеих упомянутых стратегий — различия в специализации могут касаться того, на *каком месте* дерева птица собирает пищу и *как* она это делает. Например, данный вид может выбрать определенный ярус леса, кормиться в нем самыми разными видами жертвы и отыскивать их на разных деревьях. В этом случае разные виды птиц будут различаться по тому, где и как они собирают пищу, причем каждый из них будет иметь в лесу свой «естественный маршрут питания». Для птиц подобная стратегия обычно оказывается более эффективным способом использования пятнистой среды, нежели специализация по месту кормления или по типу жертвы; и в самом деле у птиц развились уникальные, специфические способы добывания пищи не только по тому, где они это делают, но и по тому, как они это делают. Корольки и синицы держатся в кронах, другие виды, например древесные славки (см. также рис. 6.9), — в других частях деревьев. Многие дятлы, обследуя трещины на стволах деревьев, поднимаются вверх по спирали до определенной высоты, а затем слетают к основанию ствола находящегося вблизи дерева, после чего снова поднимаются вверх. Специализация по пище определенного

типа имеет смысл только в случаях крайне высокой ее *концентрации*. Многие попугаи специализируются на питании плодами и нектаром. Когда они находят свою пищу, то собираются к ней в огромных количествах. Такие исключительно богатые источники энергии стоят того, чтобы их разыскивали; если один из них найден — дивиденды возрастают.

Теперь рассмотрим модель использования пятнистой среды, основанную на оптимизации бюджета времени животного, которая одинаково приложима и к бюджету энергии (MacArthur, Pianka. 1966). Предположим, что кормящееся животное находит ресурсы среды, скажем жертву разных видов, в тех соотношениях, в которых она фактически представлена, т. е. что среда является тонкодисперсной (ниже это предположение будет опущено). Животное имеет возможность выбирать определенные типы жертвы из всей их совокупности и может *использовать* тонкодисперсную среду грубодисперсным способом. Для удобства примем также, что животное либо поедает, либо не поедает жертву любого данного типа, т. е. время, требуемое на поедание каждой жертвы с момента встречи с ней, используется или не используется полностью. Какое число типов жертвы обеспечит животному максимальное возмещение в единицу времени (или на единицу затрат)? Общее время добывания пищи на 1 съеденный объект можно разбить на две части: 1) время, затрачиваемое на поиски (время поиска); 2) время, затрачиваемое на преследование, ловлю и поедание (время преследования). В тонкодисперсной среде животное одновременно отыскивает все типы пищи, а жертвы преследуются, ловятся и поедаются каждая в отдельности. Все типы жертвы располагаются в ряду, который начинается с типов, приносящих наибольшую прибыль в единицу времени (и (или) на единицу энергии), и заканчивается типами, дающими наименьший выход, т. е. начинается с жертвы, требующей на свою поимку наименьших затрат на одну ассимилированную калорию, и кончается жертвой, требующей наибольших затрат. Конечно, в диете животного имеется и самый ценный пищевой объект. По мере расширения диеты в нее включаются все менее ценные типы пищи; число жертв, с которыми сталкивается животное, возрастает, и время (и (или) энергия), затрачиваемое на поиски одного объекта, *уменьшается*. Однако из-за того, что диета пополняется за счет новых жертв, которых труднее поймать или проглотить, время преследования (и (или) энергия преследования) одного объекта должно *возрастать*. До тех пор пока время или энергия, сэкономленные благодаря сокращению поисков, превышают увеличение времени или энергии, затрачиваемых из-за возрастания трат на преследование, диета будет расширяться за счет новых, менее ценных типов пищи. В какой-то точке потери, сопровождающие дальнейшее увеличение, уравновесят или превзойдут прибыль. Тогда и установится оптимальная диета.

Хотя рассмотренная модель и не дает общих выводов о характере диеты животного, тем не менее можно сделать некоторые сравнительные прогнозы, поддающиеся проверке. Например, в среде, где плотность пищи высокая, время поиска, приходящееся на один съедаемый объект, должно быть меньше, чем в среде с низкой плотностью пищи. Время преследования, которое зависит от относительных способностей хищника и жертвы, а также от разнообразия типов жертвы и механизмов избегания хищника, не должно сильно зависеть от изменения плотности пищевых объектов *per se*. Поэтому в высокопродуктивной среде возникает специализация. Также и животные, которые на поиски жертвы тратят меньше усилий, должны быть более специализированными, чем животные с высоким отношением времени поиска к времени преследования. Когда пищи мало, кормящееся животное вряд ли пропустит потенциальную жертву; если же в какое-то время или в каком-то месте пищи становится много, то организмы начинают выбирать наилучшие пищевые объекты и их диета сокращается. Таким образом, при низкой вероятности обнаружения жертвы (высоком среднем времени поиска одного объекта) развивается всеядность, а при высокой вероятности столкновения с жертвой (коротком среднем времени поиска одного объекта) — специализация.

До сих пор в модели речь шла о гомогенной или тонкодисперсной среде. Теперь давайте рассмотрим пятнистую среду, в которой отдельные участки содержат разные наборы жертвы. Типы участков будут ранжированы в порядке уменьшения *ожидания прибыли*, и первым будет участок, на котором от одной жертвы можно получить наибольшее число калорий на единицу затрат, а последним — участок с наименьшим выходом. Составными частями бюджета времени (и (или) энергии) животного теперь будут: 1) «время охоты» на одну пойманную жертву — время, которое животное проводит *внутри* пригодного участка (время охоты равно «времени добывания пищи», упомянутому выше, т. е. оно равно сумме времени поиска и времени преследования); 2) «время перемещения» за одним пойманым объектом — время, которое животное затрачивает на передвижение *между* пригодными участками. Время перемещения между участками уменьшается по мере того, как животное увеличивает число типов участков на своем маршруте. С удлинением маршрута, которое приведет к возрастанию разнообразия участков, должно увеличиться время охоты внутри их. Следовательно, оптимальное использование пятнистой среды зависит от отношения скорости уменьшения времени перемещения (в поисках одной жертвы) к скорости увеличения времени охоты (на одну жертву), что связано с возрастанием числа используемых участков разных типов. Предположим, что на всех участках внезапно возросла плотность пищи. Тогда и время перемещения, и время охоты на одну жертву уменьшаются. Поскольку с увеличением плотности пищи уменьшится только время поиска, у жи-

вотных, которые тратят больше энергии на поиск (искателей), время охоты сократится сильнее, чем у животных, которые больше энергии расходуют на преследование (преследователей). Следовательно, в условиях высокой плотности пищи разнообразие используемых участков у преелдователей снизится больше, чем у искателей.

Теперь рассмотрим влияние размеров участка на оптимальное число типов используемых участков. Представим себе две среды, которые различаются только по размерам своих участков и совершенно одинаковы по соотношениям или качеству участков разного типа. Время охоты на один объект на одинаковых по качеству, но различных по размерам участках будет одним и тем же в среде обоих типов. Однако с увеличением размера участка время перемещения за одним объектом *сократится*, потому что расстояние между участками меняется линейно в зависимости от линейной протяженности участка, тогда как облавливаемые площадь или объем внутри участка связаны с ним квадратичной или кубической зависимостью — смотря по тому, каким числом измерений представлено используемое животным пространство. Поскольку укрупнение участков сокращает время перемещения на единицу времени охоты, крупные участки в большей мере, чем мелкие, могут быть использованы специализированными организмами. В предельном случае, когда участок крайне мал по сравнению с размером организма, выбор участка становится невозможным, и тогда наблюдается тонкодисперсное использование среды. Если же участок настолько велик, что среда представлена им одним, животное может (или должно) проводить на нем все свое время. Поэтому мелкие и (или) малоподвижные животные, по-видимому, используют меньшее число различных участков, чем крупные или подвижные.

Присутствие конкурентов должно, очевидно, приводить к снижению плотности жертвы некоторых типов на отдельных участках. Любая жертва, заслуживающая внимания в отсутствие конкуренции, заслуживает его и в присутствии конкуренции, однако это не так в отношении характера использования участков. Решение брать или не брать пищу на данном участке зависит от ожидания прибыли в нем. Если пища на участках данного типа становится скучной (из-за присутствия конкурентов или действия других факторов), то посещение этих участков на маршруте приводит к увеличенное среднего времени охоты на одну жертву и снижает эффективность. Следовательно, присутствие конкурентов вынуждает оптимального хищника сократить разнообразие типов участков, которые он эксплуатирует (см. также с. 342—344).

ЭВОЛЮЦИЯ НИШ

Изменения ниш в эволюционном масштабе довольно трудно документировать, хотя факт существования этих изменений не вызывает сомнений. С появлением новых видов, например в результате дивергенции, появляются и новые ниши. Жизнь на Земле почти наверняка зародилась в водной среде, и первые организмы имели очень простое строение и небольшие размеры. На протяжении геологического времени, которым измеряется эволюционная история жизни, организмы становились все сложнее, их разнообразие росло, а Земля все больше населялась самыми разными растениями и животными. Некоторые таксономические группы организмов, например динозавры, исчезли, а их место заняли другие группы. Коренные изменения в плане строения организмов периодически открывали новые адаптивные зоны и приводили к вспышкам эволюции новых разнообразных видов, т. е. влекли за собой *адаптивную радиацию*. Главной силой, которая приводила к разделению ниш и возникновению разнообразия, была межвидовая конкуренция. Первые наземные организмы оказались в экологическом вакууме, где отсутствовала конкуренция; освободившись от конкуренции с водными организмами, они быстро заняли многочисленные ниши суши. Эволюция теплокровности и эволюция освоения воздушного пространства также повлекли за собой адаптивную радиацию. Эволюция полета повторилась независимо по крайней мере четыре раза: у насекомых, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Нередко эволюционные взаимодействия двух или нескольких таксонов носили двусторонний характер. Например, появление цветковых растений (покрытосеменных) и их адаптивная радиация в мезозойскую эру, вероятно, привели к возникновению большого разнообразия насекомых, а видовая специфичность насекомых-опылителей в свою очередь обусловила высокое разнообразие растений. Уиттэкер (Whittaker, 1969) высказал предположение, что для органического мира характерна тенденция к самоусилению разнообразия.

Периодические таблицы ниш

Стремление ученых-химиков упорядочить и классифицировать природные явления привело к появлению хорошо известной периодической таблицы элементов, которая дала возможность предсказывать новые элементы и их химические свойства, а также позволила понять строение электронных оболочек. Некоторые экологи думают о возможности создания подобной таблицы для ниш. Конечно, у ниш нет простых и дискретных характеристик, аналогичных числу электронов в наружной оболочке химического элемента. Нишам свойственно большое число измерений и непрерывность. Некоторые характеристики ниш, приведенные ранее, можно

Пищевые ниши		
Первичные производители	Травоядные	Плотоядные
Однолетние растения	Гусеницы Тли Личинки мух Пчелы Муравьи Взрослые бабочки	Богомолы Стрекозы
Кустарники	Лемминги	Мелкие куницы
Многолетние растения (главным образом, деревья)	Белки Крыланы Олень Антилопа Бизон Попугаи	Мухоловки Насекомоядные летучие мыши Пуры Волки Соколы Орлы

Рис. 7.16. Упрощенная «периодическая таблица ниш» для наземных организмов с примечаниями. Прерывистые диагональные линии разделяют растительноядных или плотоядных животных, которые используют либо двухмерное, либо трехмерное пространство. Подобные классификации, по-видимому, можно с успехом строить и на основе многих других измерений ниш, например времени активности.

использовать для построения очень примитивной периодической таблицы ниш (рис. 7.16). У организмов разного размера, в большей или меньшей мере зависящих от r - или K -отбора, трофические ниши повторяются. Пищевая ниша тли сходна с нишей лемминга, а пищевая ниша богомола — с нишей горностая. Вместе с тем тля сходна с богомолом, а лемминг с горностаем по размерам тела и по положению на $r \rightarrow K$ -континууме (гл. 5). Если вместо приведенных на рис. 7.16 измерений ниши использовать дневное и ночное время активности, то тогда можно построить другие, но похожие периодические таблицы. Периодическая таблица ниш водных организмов будет отличаться от таблицы наземных потому, что среди водных организмов очень мало первичных производителей, подверженных K -отбору. Возможно, когда-нибудь молодая ныне наука экология достигнет такой стадии зрелости, что мы сможем построить таблицу, аналогичную периодической таблице элементов (правда, она будет гораздо сложнее). С помощью такой таблицы можно будет классифицировать ниши, делать предсказания и в конце концов постичь природу такого трудноуловимого понятия, как экологическая ниша.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Colwell, Fuentes, 1975; Hutchinson, 1957a, 1965; Levins, 1968, гл. 3; MacArthur, 1968, 1972; McNaughton, Wolf, 1970; Odum, 1959, 1971; Pianka, 1976a; Van Valen, 1965; Whittaker, Levin, Root, 1973; Whittaker, Levin, 1975.
 Allee, Emerson, Park, Park, Schmidt, 1949; Clarke, 1954; Dice, 1952; Elton, 1927; Gaffney, 1975; Grinnell, 1917, 1924, 1928; Hutchinson, 1957a; Odum, 1959; Parker,

Turner, 1961; Ross, 1957, 1958; Savage, 1958; Udvardy, 1959; Vandermeer, 1972b; Weatherley, 1963.

Ниши как гиперобъем

Green, 1971; Hutchinson, 1957a, 1965; Maguire, 1967, 1973; Miller, 1967; Shugart, Patten, 1972; Vandermeer, 1972b; Warburg, 1965.

Перекрывание ниши и конкуренция

Abrams, 1975, 1976; Case, Gilpin, 1974; Colwell, Futuyma, 1971; Hespenhide, 1971; Horn, 1966; Huey et al., 1974; Hutchinson, 1957a; Inger, Colwell, 1977; Klopfer, MacArthur, 1960, 1961; MacArthur, 1957, 1960a; MacArthur, Levins, 1964, 1967; May, 1974, 1975; May, MacArthur, 1972; Miller, 1964; Orians, Horn, 1969; Pianka, 1969, 1972, 1973, 1974, 1976a; Pielou, 1972; Roughgarden, 1972, 1973, 1974; Sale, 1974; Schoener, 1968a, 1970, 1974c; Schoener, Gorman, 1968; Selander, 1966; Smouse, 1971; Terborgh, Diamond, 1970; Vandermeer, 1972b; Willson, 1973b.

Динамика ниши и мерность ниши

Cody, 1968; Colwell, Fuentes, 1975; Colwell, Futuyma, 1971; Crowell, 1962; Gadgil, Solbrig, 1972; Inger, Colwell, 1977; Levins, 1968; MacArthur, 1964, 1972; May, 1975b; MacArthur, Diamond, Karr, 1972; MacArthur, Pianka, 1966; MacArthur, Wilson, 1967; MacMahon, 1976; Pianka, 1973, 1974, 1975, 1976a; Pianka et al., 1977.

Структура гильдий

Cody, 1974; MacMahon, 1976; Pianka, Huey, Lawlor, 1977; Root, 1967; Ulfstrand, 1977.

Специализированность и неспециализированность

King, 1971; MacArthur, Connell, 1966; MacArthur, Levins, 1964, 1967; Roughgarden, 1972, 1974a, 1974b, 1974c; Van Valen, 1965; Willson, 1969.

Бюджеты времени, вещества и энергии

Emlen, 1966; Gadgil, Bossert, 1970; Gibb, 1960; Grodzinski, Corecki, 1967; Hickman, 1975; Pianka, 1976b; Smith C., 1968; Willson, 1972a; Zeuthen, 1953.

Тактика добывания пищи и эффективность питания

Charnov, 1976a, 1976b; Cody, 1968; Emlen, 1966, 1968a; Holling, 1964; MacArthur, 1972; MacArthur, Pianka, 1966; Morse, 1971; Orians, Pearson, 1977; Pianka, 1966b; Pulliam, 1974; Rapport, 1971; Royama, 1970; Schoener, 1969a, 1969b, 1971; Tullock, 1970; Werner, Hall, 1974.

Оптимальное использование пятнистой среды

Emlen, 1966, 1968a; Hutchinson, MacArthur, 1959; King, 1971; Levins, 1968; MacArthur, 1972; MacArthur, Levins, 1964; MacArthur, MacArthur, 1961; MacArthur, Pianka, 1966; Schoener, 1969a, 1969b, 1971.

Эволюция ниши

Hutchinson, 1965; Lawlor, Maynard Smith, 1976; MacArthur, 1968, 1972; MacArthur, Levins, 1964, 1967; Roughgarden, 1975, 1976; Whittaker, 1969, 1972.