

1993, том I, вып. 2

УДК 630*.182.9

(с) 1993г. А.Е.Харченко, С.Г.Гамаюнова, М.Ю.Попков
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

В последние десятилетия наблюдается переход от агрегированного рассмотрения популяций к структурно - функциональному. Классические популяционные методы были основаны на предположении о качественной экологической однородности популяций, видов и ареалов, о несущественности для практических задач как различий между особями, так и гетерогенных структур, складывающихся в процессе адаптации популяции к среде. Классические модели хорошо зарекомендовали себя в работе с объектами либо большого масштаба, либо просто устроенными и однородными как по своей природе, так и по взаимодействию с окружением (планктон, культуры микроорганизмов в биотехнологии, трофические сети, круговороты веществ и энергии на больших территориях). Трудности начались с попыток использовать системные представления для развития и оптимизации экологических технологий управления популяциями и экосистемами (ecosystem management) в сельском и лесном хозяйстве. Они были обусловлены несколькими причинами. Прежде всего, вышеуказанные допущения оказались во многих случаях слишком грубыми и не позволяли дать надежное экологическое обеспечение для конкретной практики управления природными объектами локального масштаба. Кроме того, классический агрегированный подход предполагает весьма буквальную детерминистскую формализацию, однако, попытки компенсировать игнорирование сложности и стохастичности, присущих реально: природе, за счет чрезмерной детализации (часто выходящей за пределы известного в область непроверенных гипотез) часто приводили к неудачам или неоднозначным решениям, которые, вдобавок, было очень трудно интерпретировать и использовать в хозяйственной деятельности. Вместе с тем, была создана богатая культура прикладного количественного анализа экосистем и популяций, позволяющая добиваться определенных практически ценных результатов ценой непредвзятого отношения, кропотливого и последовательного труда (см. Свирижев,

1987; Свиричев, Логофет, 1978; и многие другие работы).

Что обычно понимают под структурно - функциональным анализом экологии популяций? Значимость внутривидовой изменчивости и неоднородности самой разнообразной природы, сложность и, зачастую, непредсказуемость взаимодействия со средой, вторичность популяционных явлений и характеристик по отношению к свойствам отдельных особей обуславливают необходимость детального изучения структуры популяции. Ведущая роль, которую играет в жизни популяции борьба за существование на уровне отдельной особи, предполагает использование функциональных критериев оценки наблюдаемой структуры популяции. Методология структурно - функционального исследования популяций и сообществ опирается на представления о жизненной стратегии, на экологическую трактовку физиологии и индивидуального развития отдельного организма, теорию экологических ниш, популяционную генетику и учение о микроэволюции. Для интеграции необходимых элементов этих необъятных в отдельности отраслей биологии удобно отталкиваться от концепции экологических ниш, так как эта концепция позволяет адекватно учесть неоднородность среды и обитающих в ней популяций, механизмы и функции структуры объектов исследования и обеспечить понятийный аппарат, качественный характер анализа и точность, соответствующие потребностям практики контроля состояния природных объектов.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША : ОПРЕДЕЛЕНИЯ

В использовании понятия ниши установились две традиции. Одна из них начинается с работ Ч.Элтона (см., например, Элтон, 1934), акцентировавшего внимание на биотических взаимодействиях и понимавшего под нишей вида его место в трофической структуре экосистемы. Другая традиция восходит к известной работе Д.Хатчинсона (Hutchinson, 1957), который обозначил этим термином множество сочетаний внешних условий, в которых объект может успешно воспроизводиться, то есть, при буквальном понимании, нечто аналогичное местообитанию. Различие двух приведенных точек зрения основано на выборе типа факторов, к которым наиболее чувствителен организм по происхождению этих факторов: абиотических либо биотических. Такой выбор может быть оправдан особенностями конкретного объекта исследования, однако глубокое изучение видов с достаточно богатой и равнообразной экологией показывает, что одни и те же объекты в разных ситуациях могут быть восприимчивы как к биотическим, так и

к абиотическим условиям, или же и к тем и к другим в комплексе. Более широкое понимание предложил Э.Пианка (Пианка, 1981), определивший нишу как "общую сумму адаптаций организменной единицы или как все разнообразные пути приспособления организменной единицы к определенной среде". Акцент на "осваивании" и "использовании" среды у Пианки предполагает определяющую роль ресурсов в формировании ниши. Это должно несколько настораживать эколога, так как некоторые факторы, такие как температура, довольно естественно представлять как ресурсы. Все же после нее определение привлекает тем, что оно подчеркивает активную природу жизни, оперируя адаптациями, а не условиями. Обсуждая конкретные ниши и их свойства, Пианка фактически пользуется представлениями, близкими Хатчинсону, особо подчеркивая, что к числу условий или измерений ниши относятся и биотические факторы. Сам Хатчинсон предложил различать фундаментальную нишу, как совокупность условий, в которых объект может воспроизводиться при отсутствии давления конкурентов и естественных врагов, и реализованную, которая ограничивается этими двумя причинами, что означает разделение измерений ниши на две группы: условия обитания и ресурсы (измерения фундаментальной ниши) и давление других потребителей как этих ресурсов, так и самого объекта, для которого определена ниша (реализованная ниша). Таким образом, и ниши Хатчинсона отражает место вида в трофической сети. Для определения понятия ниши важны два аспекта: уровень организации объекта и критерий пригодности условий. Для обобщенной ниши необходимо, чтобы условия удовлетворяли требованиям всего жизненного цикла (объект выживает и размножается), но при этом из-за различий в требованиях отдельных стадий теряется наглядность и возрастает количество измерений, необходимых для описания ниши. Для частной ниши можно использовать функциональный критерий, то есть пригодность условий для осуществления какого-либо рода деятельности, но при этом нельзя упускать связь между отдельными функциями. Первый критерий целесообразно использовать для обобщенной ниши и популяционного уровня организации, тогда как второй больше подходит для частных и индивидуальных ниш. Ниже мы постараемся избежать двусмысленности, считая частную нишу множеством сочетаний любых существенных для объекта внешних обстоятельств, как абиотических, так и биотических, в которых этот объект реально осуществляет (реализованная ниша) или может осуществлять (фундаментальная ниша) какой-либо вид экологической активности, то есть функцию, служащую увеличе-

нию индивидуальной приспособленности. Определения для обобщенных ниш групп особей и популяций получаются без труда по аналогии и оказываются близкими по смыслу к определению, приведенному Пианкой.

Каждый набор условий среды, как элемент ниши (если рассматривать непрерывные переменные состояния среды, то ниша представит собой гиперобъем, а ее элемент — точку в нем) можно охарактеризовать различными параметрами. Обычно используют следующие общие параметры оценивающие обобщенные свойства отношения организма к условиям, соответствующим элементу ниши:

восприимчивость (способность отличить условия в данной точке ниши от условий в соседних),

устойчивость (способность осуществлять жизнедеятельность в данных условиях),

приспособленность (успех в борьбе за существование в данных условиях),

емкость (количество особей, которые могут одновременно сосуществовать, не влияя на приспособленность друг друга, на единице протяженности среды с данными условиями) для популяции и экологический объем (мера помех другим особям от соседства данной и наоборот) для особи

и частные параметры, оценивающие свойства набора условий существования по отношению к отдельной функции объекта:

пропускная способность (количество особей, успевающих осуществить данную функцию в единице объема или протяженности среды за единицу времени),

функция отклика (эффективность осуществления некоторой экологически значимой деятельности или адаптации, см. Федоров, Гельманов, 1980, стр. 87)

Если для элементов ниши оценить значение какого-либо параметра, то получится распределение этого параметра в нише. Форма таких распределений характеризует нишу в целом, отражая ее структуру. Распределение параметров ниши, если они известны, дают очень много для понимания экологии объекта. Например, полимодальность распределения приспособленности по объему ниши или наличие обширных плато — условия экологического полиморфизма вида или популяции; несовпадение максимумов распределений различных функций отклика подразумевает способность к миграции и одновременное существование особей, реализующих различные жизненные стратегии (различающихся по вкладу ресурсов жизнедеятельности в отдельные

функции); распределение емкости отражает зависимость напряженности конкуренции от условий среды.

Многие трудности в использовании концепции ниши связаны с ее размерностью. Среда в пределах ареала часто очень разнообразна и отдельные ее факторы представлены не везде. Не всегда ясно, что использовать в качестве измерения: величину фактора, режим и границы его изменения или его распределение во времени и пространстве местообитания. Набор и способ задания измерений зависит от выбора объекта, так как изменение состояния особи или группы особей, выделенной по какому-либо экологически значимому признаку, отражается на характере и соотношении их требований к среде. Кроме того, специализированные виды, толерантность которых к некоторым факторам среды очень низка, равно как и виды, не чувствительные к изменению значений этих факторов в пределах всего местообитания или видового ареала, имеют ниши с меньшим числом измерений, нежели виды, достаточно универсальные, чтобы выживать в более широком диапазоне значений факторов и недостаточно автономные, чтобы их вовсе не различать. Отдельные измерения ниши часто взаимодействуют между собой, когда пригодность одного из условий предполагает наличие другого или же их связь опосредуется через сам объект. Для хорошо изученных объектов известно, что потенциально важных факторов, определяющих динамику и состояние этих объектов, может быть довольно много. Кроме того, различные факторы представлены в среде не случайно, а в определенных сочетаниях, что позволяет выделять климатические зоны, типы почв и так далее. Для удобства изучения экологии отдельных видов деятельности объектов выделяют ниши с неполным числом измерений, включающие только те измерения, которые важны для данного исследования или взаимосвязаны по своей природе. К ним относятся климатические, эдафические, гидротермические, и другие частные ниши, применяемые для изучения различных аспектов аутоэкологии видов. Для изучения взаимодействий в сетях питания используются трофические ниши. Взаимное влияние измерений ниши (факторов среды) ограничивает использование частных ниш такого рода, учитывающих лишь некоторые измерения обобщенной ниши. Выход из этого положения может быть найден в переходе от факториального изучения ниш к исследованию динамики стационального распределения (использования среды). Оно интегрально оценивает все факторы, определяющие успех особей популяции в борьбе за существование, от легко измеряемых, до недоступных оценке в принципе, а результаты этого процесса

можно исследовать натурно; наблюдая численность и состав населения станции. Ниша — понятие идеальное и исследовать ее можно только косвенно, через проявление ее свойств. На практике станция, удачно определенная Стадницким и Бортником (Стадницкий, Бортник, 1977) как область локализации экологической ниши (проекция ниши на реальную среду) действительно более доступна. Для описания станции можно исследовать параметры, аналогичные перечисленным параметрам ниши, можно также выделить частные станции, соответствующие отдельным адаптациям. Станция популяции, обитающей на большой территории, как правило, не бывает непрерывной и равномерной, так что местообитание представляет собой мозаику пригодных и непригодных участков или поверхность, рельеф которой отражает благоприятность локальных условий. В отличие от свойств ниши, свойства станции можно оценивать непосредственно. Особый интерес для практических целей представляет емкость, пропускная способность и функциональные отклики частных станций.

Понятие ниши приложимо как к видам и популяциям, так и к отдельным особям и их группам, выделяемым по состоянию, возрастным, половым или социальным признакам. Выбор уровня объекта накладывает отпечаток на истолкование ее измерений и параметров. Аналогично, и функции особей и их групп качественно отличаются, что отражается на наборе и смысле параметров, описывающих как нишу, так и ее отдельные элементы. В целом, популяционная ниша является производной по отношению к индивидуальной нише и ее изучение предполагает учет механизмов изменения состояния особей. Вполне продуктивные гипотезы о структуре популяционных ниши и станции, о типе пространственного распределения и динамики численности обычно могут быть получены из структуры индивидуальной ниши и механизмов формирования и взаимодействия экологических свойств особей.

СТРУКТУРА ИНДИВИДУАЛЬНОЙ НИШИ

Индивидуальные ниши особей популяции полностью определяют популяционную фундаментальную нишу, а в сочетании с пространственным распределением особей и состоянием среды — и реализованную нишу. В то же время сами они, как правило, представляются в виде системы функциональных ниш. Это естественно, ведь даже если известно состояние особи, необходимые ей условия будут зависеть от той экологической функции, которую она выполняет в данный период времени, что дает основание выделить функциональные ниши. В заги-

симости от того, является данная функция облигатной или факультативной, емкость соответствующей частной стадии будет регулировать состояние и динамику популяции грубо или мягко. Для того, чтобы особь могла выполнять несколько функций одновременно, частные стадии этих функций должны пересекаться.

Онтогенетическая организация ниши особи может быть исследована путем вычленения частных ниш, соответствующих стадиям жизненного цикла, качественно однородным в экологическом смысле. Такие ниши можно выстроить в цепь и емкости звеньев будут отражать соотношение адаптивности соответствующих стадий развития и мягкости по отношению к ним среды. Узкие места в этой цепи будут соответствовать потенциально ключевым стадиям развития. Аналогично можно поступить и со стадией, получив в результате аутоэкологический аналог таблицы выживаемости. Отклонения от линейной структуры (цепи стадий жизненного цикла) происходят из-за явления индукции и канализации развития, которые распространены в природе очень широко и почти всегда носят адаптационный характер. Особь, имея две или более потенциальные ниши для следующего этапа онтогенеза, выбирает одну из них, исходя из состояния среды и своего места в ней, то есть из того, какая из соответствующих стадий является более доступной и имеет большую емкость. Стадий, чувствительных к индукции, часто бывает несколько и выбор, сделанный на ранней стадии, обычно сказывается на последующих таких ситуациях. Эта зависимость проявляется в виде онтогенетических корреляций, или, пользуясь экологической терминологией, влияния прошлых условий на способ адаптации к последующим.

Явления канализации развития представляют собой крайнюю форму изменчивости текущего физиологического состояния особи, которое может заметно сказаться на ее нише. Однако часто бывает полезно учитывать менее радикальные изменения физиологической природы. К примеру, пониженное содержание запасных веществ делает особь более зависимой от поступления ресурсов среды; необходимость в каком-либо определенном ресурсе снижает потребление остальных и так далее. Сильно влияет на состояние текущей индивидуальной ниши и стресс, как попытка особи решить запредельное количество адаптационных проблем. Соотношения физиологических процессов имеют ограничения, связанные с балансовым характером обмена веществ, проявляющиеся в виде физиологических корреляций. Таким образом, то, что на первый взгляд кажется цепью стадий онтогенеза, представляет собой сеть, организацию которой может вскрыть только

глубокое изучение биологии вида. Чем пристальнее мы будем всматриваться в жизнь особи, тем тоньше и запутаннее будет сеть ее частных ниш, пока, наконец, отдельные ее ребра не сольются в участок поверхности неправильной формы и сложного рельефа.

Для прикладных исследований перспективным может оказаться структурирование ниши согласно функциональному критерию. Любая деятельность особи как субъекта экологического процесса может быть представлена как выполнение функции, служащей повышению шансов на выживание и воспроизводство. При этом жизнедеятельность может подразделяться на функции более или менее обобщенные, чем обеспечивается возможность регулировать сложность полученной сети частных функциональных ниш. Содержание этих функций может быть подобрано таким образом, чтобы выделить и детализировать интересующую исследователя сторону жизнедеятельности. Упомянутая выше связь между эффективностью выполнения функции и приспособленностью позволяет получить для такой функциональной структуры ниши методы ее количественной оценки. Действительно, представив нишу особи как сеть функциональных ниш и определив необходимые для их осуществления стадии, можно путем измерения емкости стадий получить систематическое и соответствующее задаче исследования представление о проблемах экологии конкретной популяции, механизмах ее адаптации к наличной среде и дать качественный (возможно, в некоторых простых случаях, и количественный) прогноз ее состоян-ия и численности на будущее. Такой подход был успешно применен при исследовании факторов динамики популяции непарного шелкопряда при низкой плотности Воллнером и сотр. (см. Elkinton, Liebhold, 1990), что позволило разработать систему биологического предупреждения всплеск численности вредителя, более рентабельную чем традиционные истребительные мероприятия.

Остановимся на зависимостях между функциональными нишами. Соотношение частных функциональных ниш и структура обобщенной ниши особи отражает соотношение отдельных адаптаций. Поскольку адаптации, как правило, требуют расхода ограниченных ресурсов организма: времени, вещества и энергии, постольку они оказываются взаимосвязанными через балансы соответствующих ресурсов. В этой взаимосвязи должно быть место и конкуренции и кооперации отдельных функций, в зависимости от их места во временной структуре адаптаций и в перераспределении указанных ресурсов. Учесть этот факт можно, отображая систему частных функций, выделенных для анализа структуры индивидуальной ниши, в виде деревьев расходава-

ния времени и энергии и сети преобразования субстратов среды. Узлы деревьев будут соответствовать функциям тем более частным, чем дальше они от корня, а узлы сети - функциям - процессам преобразования веществ. Указанная схема используется в имитационном моделировании популяционных объектов (например, Косолапова, Ковров, 1988). Доли ресурсов, используемых отдельными функциями, зависят от состояния особи, определяемого наследственностью и предыдущим развитием. Роль и место функции в перераспределении ресурсов, в свою очередь, задают объем и форму ниши в подпространстве тех измерений ниши, с которыми взаимодействует данная функция.

Форма функциональной ниши, так же как и обобщенной, может быть охарактеризована распределениями различных показателей осуществления функции (или функциональных откликов) по объему ниши. Это приводит к экологической неоднородности соответствующей функциональной станции. Наличие предела точности различения качества среды собой приводит к тому, что распределение взаимодействия популяции со средой в пределах области ее распространения является мозаичным. В то же время и популяция является неоднородной в этом смысле. Характер генетических и физиологических механизмов адаптации связывает стохастические свойства среды со структурой и динамикой популяции. Хотя этот фактор не лежит на поверхности и труден для экспериментального изучения, он заслуживает пристального внимания.

Судьба популяции, ее численности и состояния, непосредственно важна для особи только в период полового размножения. Дело в том, что на данный момент подтверждена реальность только индивидуального отбора (Hamilton, 1964; Smith, 1964; Семейский, Сеченов, 1982). Некоторое значение имеет только то влияние, которое оказывают данная и другие особи популяции на качество функциональных станции, еще не пройденных данной особью в ходе ее жизни, и на обобщенную станцию ее потомства. Из указанного инерционного свойства среды вытекает, что ее способность хранить следы ушедших поколений определяет рудеральность (приверженность r - стратегии по Пианке) ее нынешнего населения. Нарушенные, подверженные резким случайным изменениям, малочувствительные к данной популяции (вследствие удельной слабости ее воздействия) станции порождают r - отбор. Стабильные, не бедные станции с развитой чувствительной инфраструктурой порождают K - отбор. Равнородность и разнообразие частных станций, соответствующих отдельным функциям особей, а

также сложность ее организации, лежащей в основе экологической изменчивости, позволяет популяции придерживаться разных стратегий в разных частных станциях. Однако эта свобода ограничена функциями достаточно обобщенного уровня (такими как размножение, эксплуатация отдельных ресурсов среды и др., соответствующими основным компонентам приспособленности), оказывается, что стратегии осуществления отдельных функций взаимосвязаны постольку, поскольку связаны свойства функциональных стаций. Особь также обладает инертными свойствами, такими как тип обмена (физиологическая конституция), величина резерва запасных веществ, развитие экстенсивных органов и тканей (которые изменяются медленно и в основном количественно). Эти свойства определяются всем богатством генетических и физиологических механизмов ее организации и отражает опыт прошлых адаптивных усилий самой этой особи и ее предков. Запаздывание, обусловленное инертностью среды и популяции, наряду со случайными изменениями среды и случайной же составляющей изменчивости особей, приводит к тому, что структуры среды и популяции никогда не соответствуют друг другу полностью, фундаментальные и реализованные ниши не совпадают, степень освоенности стации колеблется вокруг ее емкости иногда в широких пределах, потоки особей в сетях функциональных ниш популяции находятся в постоянном изменении и сами эти сети меняют структуру, то утрачивая отдельные ребра, то сливая их вместе, даже местами вырождаясь в цепь, то восстанавливая свою сложность.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ НИША

Каждая реальная популяция экологически неоднородна. Даже в случае отсутствия полиморфизма в ней одновременно или последовательно присутствуют особи разного физиологического состояния, размера, возраста, пола. Состав популяции, представленность в ней особей разных типов определяет популяционную нишу. В то же время, состав популяции, или ее состояние, изменяется не беспорядочно, хотя в этом изменении и есть случайная составляющая. Спектр разнообразия особей зависит от состава и репродуктивного успеха предыдущего поколения, от пластичности индивидуального развития и от направления отбора. Для массовых видов, занимающих ключевые позиции в трофической структуре экосистемы существенным может быть воздействие предыдущего поколения на последующие, опосредованное через среду. Неоднородность среды, разобченность стации и

протяженность экологической ниши в пространстве ее измерений в конечном счете обуславливают неоднородность популяции, так как в этих условиях неоднороден и отбор, действующий против различных особей, разобщенных в пространстве и во времени. Таким образом, объем фундаментальной популяционной ниши в пространстве ее измерений определяется разнообразием ее состава и объемами ниш ее особей, а форма распределения емкости ниши по объему — емкостями индивидуальных ниш. Для реализованной ниши также важны пространственное распределение особей и распределение емкости по объему стаии. Эти параметры изменяются со временем тем значительнее, чем меньше численность популяции, уже ее ниша и изменчивее стаия. Также влияет на параметры популяционной ниши тип жизненной стратегии популяции и степень ее выраженности. К — стратегия предполагает гладкую выпуклую форму распределения емкости ниши по ее объему и относительно высокую величину самой емкости, тогда как — стратегия предполагает большой объем (обеспечивающий широкое распространение и возможность переживать неблагоприятные периоды) и наличие на поверхности распределения емкости резких перепадов, обуславливающих характерные для динамики таких популяций колебания численности и состояния.

Если фундаментальная ниша определяет стратегию популяции скорее в потенции, то реализованная ниша и стаия однозначно отражают ее осуществление. По определению, стаия является областью локализации ниши в среде. Из этого следует, что в реальных условиях в среде может быть представлено далеко не все разнообразие условий, в которых популяция может существовать. Реализованная ниша мигрирует по объему фундаментальной, проявляя отдельные ее области; популяция, в свою очередь, демонстрирует изменения типа жизненной стратегии и динамики численности, так как соответственно изменениям реализованной ниши меняются ее численность и состав.

В общем случае изменение состояния популяции — это изменение ее состава и состояния особей, что в равной степени относится и к соответствующим нишам. Состав популяции изменяется за счет известной триады: смертности, рождаемости и миграции. Смертность имеет случайную и неслучайную составляющие, под последней подразумевается гибель особей, чья структура адаптаций оказалась несоответствующей наличной реализованной стаии. Аналогично, дифференциальная рождаемость приводит к повышению доли потомков тех особей, которые были лучше приспособлены к реальной среде. Миграция при-

водит к перераспределению особей внутри объема реализованной ниши популяции, причем миграционная активность, как правило, выше у рудеральных, чем у конкурентных особей (Southwood, 1972; Wellington, 1980; Вигон и др., 1989). Вклад межпопуляционной миграции в г-стратегию популяции будет тем большим, чем больше ее интенсивность и чем больше диапазон изменчивости особей популяции в г-К континууме. Состояние фундаментальной ниши популяции изменяется вследствие различных процессов, связанных с ее адаптацией к среде, оставаясь в рамках, определенных генофондом. Ненаследственные изменения происходят тогда, когда реализованные ниши особей не может обеспечить ей достаточно высокую приспособленность, а миграция в пределах станции не может изменить реализованные ниши должным образом. Такие изменения представляют собой маневр фундаментальной ниши в сторону лучшего соответствия с реализованной, повышающий индивидуальную приспособленность (Шишкин, 1984). Изменения наследственных факторов состояния происходят при смене поколений и при отпаде особей в течение одной генерации, отражают обобщенное за генерацию различие между фундаментальной и реализованной нишами и обеспечивают более грубую, чем модификация, коррекцию только общей формы фундаментальной ниши популяции, тогда как ее конкретный вид постоянно размывается изменчивостью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества // В двух т. М.: Мир, 1989.
- Косолапова Л.Г., Ковров В.Г. Эволюция популяций. Дискретное математическое моделирование // Новосибирск: Наука, 1988. -93 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология // М.: Мир, 1981. -400 с.
- Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии // М.: Наука, 1987. -368 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ // М.: Наука, 1978. -352 с.
- Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов // Ленинград: Гидрометеоиздат, 1982. -200 с.
- Стадницкий Г.В., Бортник А.М. Стациональная теория динамики популяции насекомых // Чтения памяти Н.А.Холодковского. Доклады на 29 - м ежегодном чтении 2 апреля 1976 г. -Ленинград: Наука, 1977. -С.44-65.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология // М.: Изд - во МГУ: 1980. -464 с.
- Шишкин М.А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс // Экология и эволюционная теория. -Ленинград: Наука, 1984. -С. 196-216.
- Элтон Ч. Экология животных // М.: 1934. -83 с.
- Elkinton J.S., Liebhold A.M. Population dynamics of gypsy moth in North America // Ann. Rev. Entomol. -1990. -V.35. -P.571-596.
- Hamilton W.D. The genetical evolution of social behaviour //

- J. Theor. Biol. -1964. -V.7. -N.61. -P.1-52.
Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. -1957. -V.22, -P.415-427.
Smith J.M. Group selection and kin selection // Nature. -1964. -V.201, -N.4964. -P.1145-1147.
Southwood T.R.E. The role and measurement of migration in the population system of an insect pest // Trop. Sci. -1972. -V. 13, -N.4. -P.275-8.
Wellington W.G. Dispersal and population change // Dispersal of forest insects: evolution, theory and management implications. Ed's: A.A.Berryman, L.Safranyik. -Washington, 1980. -P.11-24.

Український
научно - дослідницький
інститут лісного господарства
і агролесомеліорації

A.E.Kharchenko, S.G.Gamajunova, M.J.Popkov
ECOLOGICAL NICHES AND ECOLOGY OF INSECT POPULATIONS
Ukrainian forestry institute.

SUMMARY

Application of niche concept in investigations of insect populations is discussed. It is proposed to consider niche as a set of partial niches in accordance with the ontogenetic structure of individuals ecological activity. This structure is assumed to be full in the sense of resources or fitness balances and be suitable for the needs of concrete research. In field investigations it is proposed to concentrate attention on the population distribution between ecologically homogeneous patches of environment.