

АутЭКОЛОГИЯ

*Вадим Михайлович Хайтос
к.б.н.
кафедра Зоологии
беспозвоночных
polydora@rambler.ru*

Как устроена надорганизменная
система, если мы изучаем
организмы?

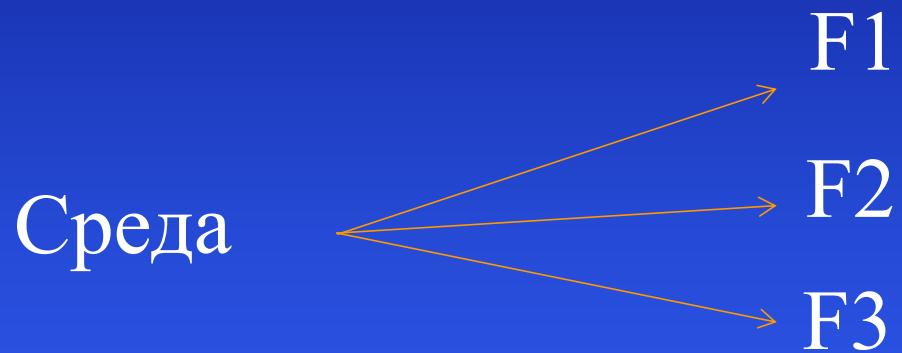
Предмет аутэкологии

Система = {
 Организм
 Среда}

Что такое окружающая среда?

- Разные типы сред
 - Вода
 - Наземно-воздушная среда
 - Почва
 - Организмы
 - Границы между средами

Среда расчленяется на
составляющие



Экологические факторы и их влияние на организмы

“Rather, the ecologist should try to gain a worm’s-eye or plant’s-eye view of the environment: to see the world as others see it”
(Begon, Townsend, Harper, 2006)

Экологический фактор

- Это *элементарный компонент* среды, *оказывающий* влияние на жизнедеятельность организма.
- Факторы имеет смысл обсуждать только в отношении конкретной системы.
- Фактор должен поддаваться измерению.

Являются ли экологическими факторами?

- Климат
- Глубина водоема
- Пища

Классификации экологических факторов

Что такое классификация?

- Классификация - это модель, отражающая наше представление о многообразии объектов.
- Классификация дает основание для типологических экстраполяций (прогнозирование свойств).
- У любой классификации есть основание.

Классификации экологических факторов

- Классификация факторов по их «природе» (каналу влияния)
- Классификация факторов по их происхождению
- Классификация факторов по исчерпаемости
- Классификация факторов по связи с плотностью популяции
- Деление факторов на витальные и сигнальные
- Деление факторов на периодические и непериодические
- *etc*

Конкретное содержание классификации
имеет смысл только в отношении
конкретной системы
(в частном случае в отношении изучаемого
вида и внутрипопуляционных
группировок)



Классификация по природе факторов (по каналу влияния)

Абиотические

(физико-химический канал)

- Температура (°C)
- Соленость (‰)
- Освещенность (Φ/m^2)
- Концентрация O_2
- Концентрация CO_2
- Уровень радиации (Кл/кг)

Биотические

(биологический канал)

- Вирусные частицы (концентрация)
- Хищники (Обилие)
- Паразиты (Обилие)
- Пищевые объекты (Обилие и качество)



Классификация по происхождению

Биогенные

- O_2
- CO_2 из дыхания организмов
- Температура от энергообмена организмов

Абиогенные

- Температура, как климатический фактор
- CO_2 из вулканов
- Радиация



Классификация по исчерпаемости

- Условия
 - Температура
 - Освещенность
 - Влажность
- Ресурсы
 - Пространство
 - Пищевые объекты
 - Ископаемые источники энергии
 - Возобновляемые источники энергии



Классификация по степени зависимости от плотности популяции

- Зависящие от плотности
 - Температура (как микроклиматический фактор)
 - Факторы прямой зависимости (повышают смертность при повышении плотности).
Паразиты.
 - Факторы обратной зависимости (понижают смертность при повышении плотности). «ВВП».
- Не зависящие от плотности
 - Температура (как климатический фактор)



Витальные и сигнальные факторы

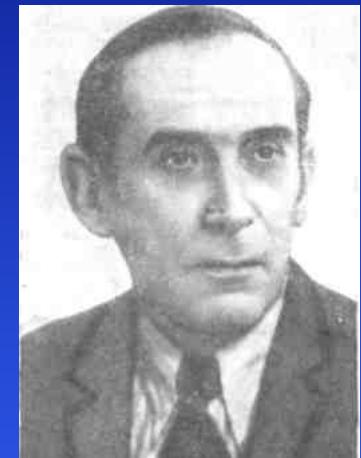
- **Витальные** - оказывают непосредственное воздействие на жизнедеятельность организма.
 - Температура
 - Обилие пищевых объектов
 - Концентрация спор бактерий
- **Сигнальные** - несут информацию об изменении витальных факторов.
 - Освещенность
 - Концентрация феромонов



По степени периодичности

Подход А. С. Мончадского: Характер взаимодействия организмов и среды - есть результат эволюционных процессов, в результате которых у организмов возникли определенные адаптации.

- **Первичные периодические** (суточные циклы освещенности, сезонные циклы температуры, лунные приливные колебания): длинная история адаптаций.
- **Вторичные периодические** (колебания уровня осадков зависят от колебаний температуры; обилие пищевых объектов, обилие хищников): краткая история адаптаций.
- **Апериодические** (интенсивность ветрового воздействия): нет специальных адаптаций



А. С. Мончадский



К каким типам по классификации
А. С. Мончадского относятся следующие факторы?

- Температура (как климатический фактор)
- Гравитация
- Водяной пар в атмосфере
- Кровососущие насекомые

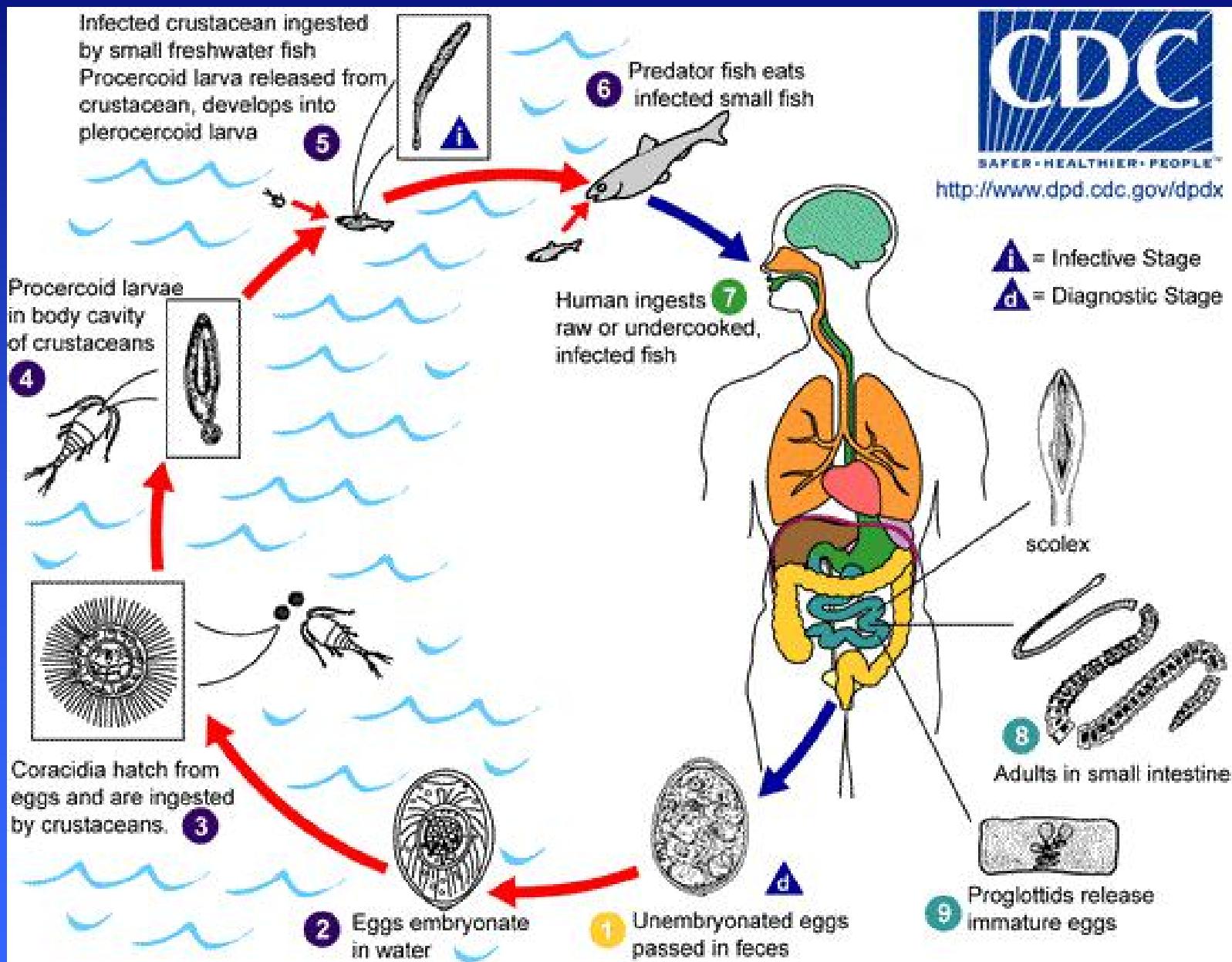


Возможна комбинация разных классификаций

	Биотические	Абиотические
Биогенные	Паразиты ?	O ₂
Абиогенные		Уровень радиации



В какой среде живет *Diphyllobothrium*?



Закономерности влияния экологических факторов

Модель, описывающая связь между явлениями, всегда имеет две части

- Переменная-отклик (то, что нас интересует).
- Переменная-предиктор (то, от чего зависит отклик).
- Модель, описывающую связь, можно изобразить с помощью графика

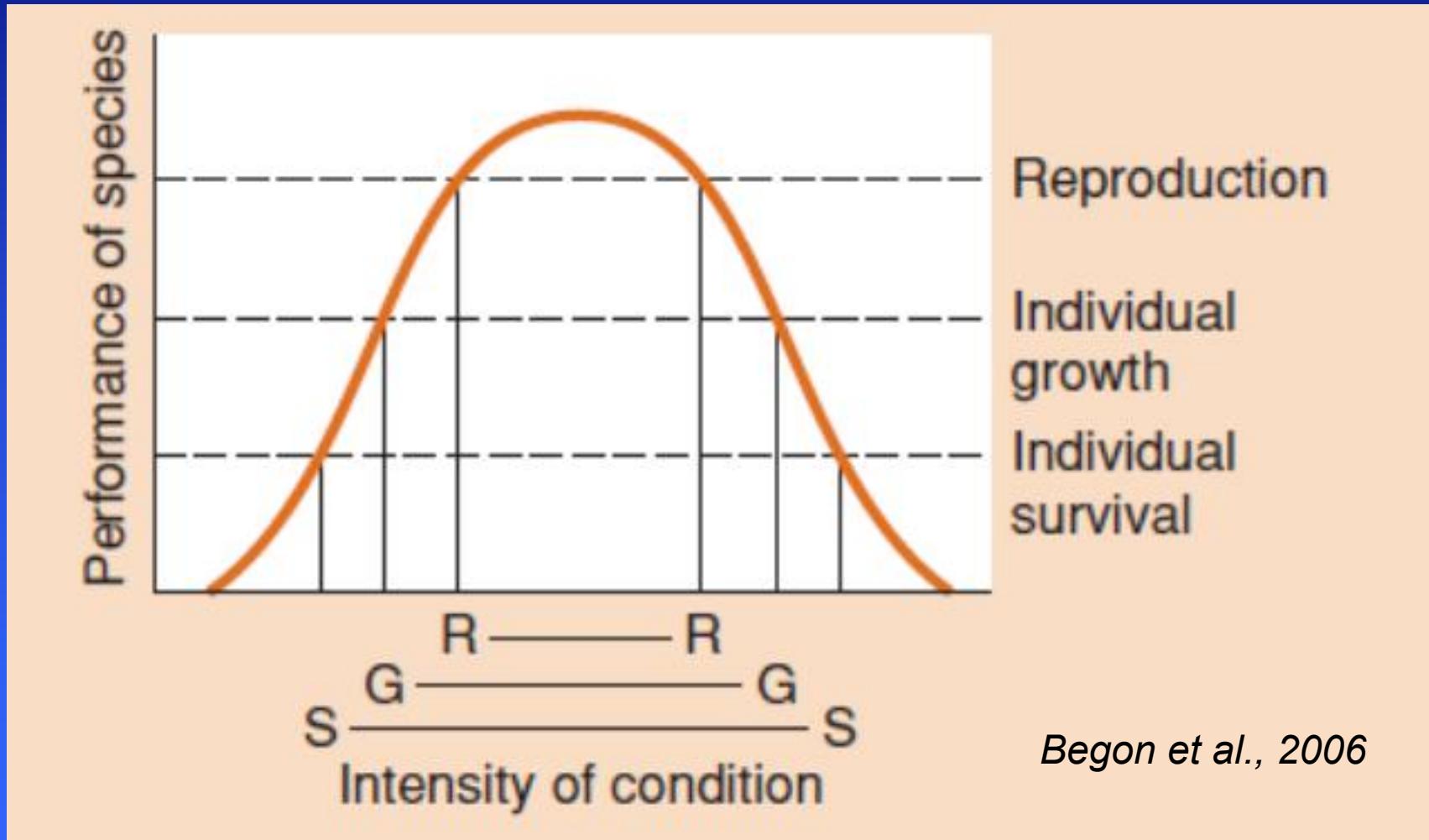
Что по осям?



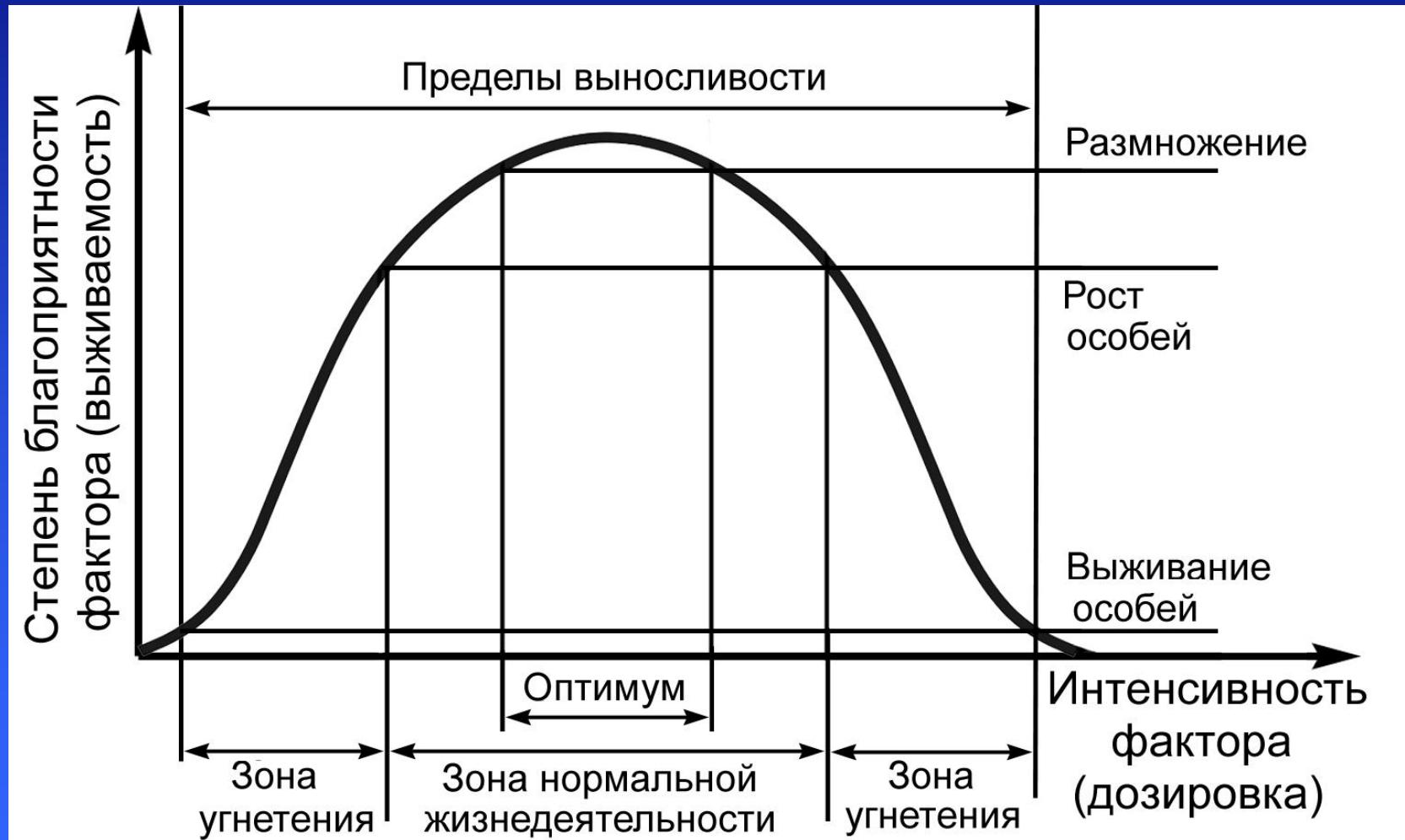
Уровень благосостояния организма

- Универсальный показатель - удельное количество потомков (очень трудно оценивать)
- Для каждого вида существуют свои корреляты:
 - Продолжительность развития
 - Продолжительность жизни
 - Интенсивность дыхания
 - Интенсивность питания
 - Доля выживших
 - Интенсивность движения
 - и т.п.

Зависимость уровня благосостояния от интенсивности влияния фактора

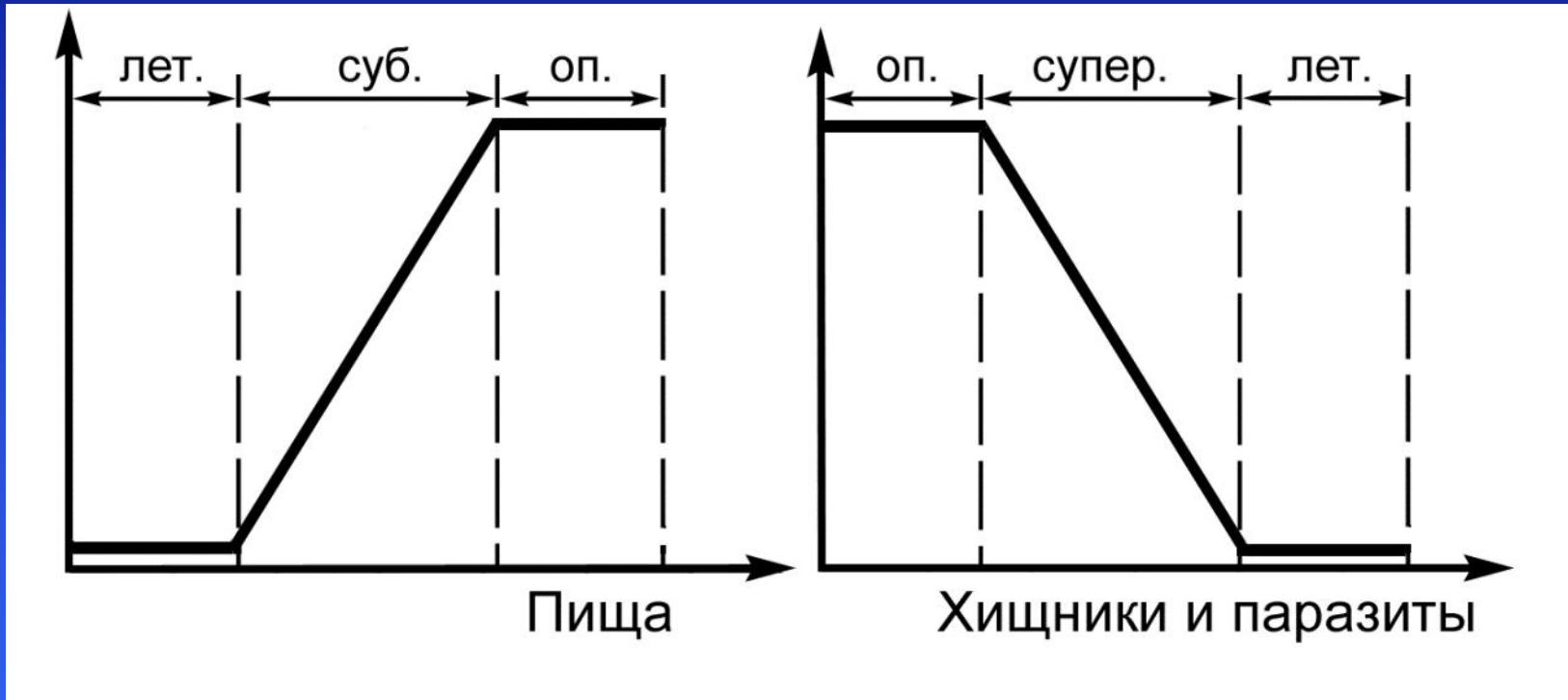


Зависимость уровня благосостояния от интенсивности влияния фактора



Бродский, 2006

Бывает не только «купол»



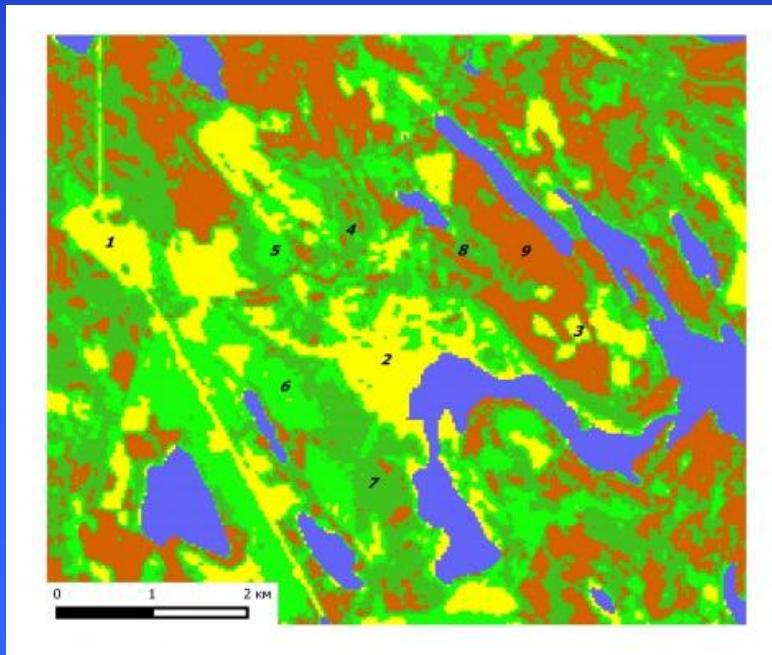
Бродский, 2006

Структура среды обитания

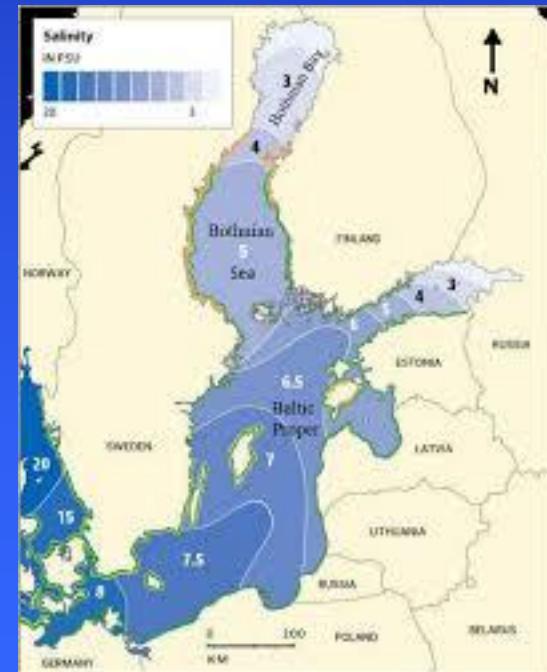
Практически все, что входит в
область компетенции экологии,
имеет пространственную
выраженность

Два типа пространственной организации среды обитания

- Градиенты
- Мозаика (patchiness)

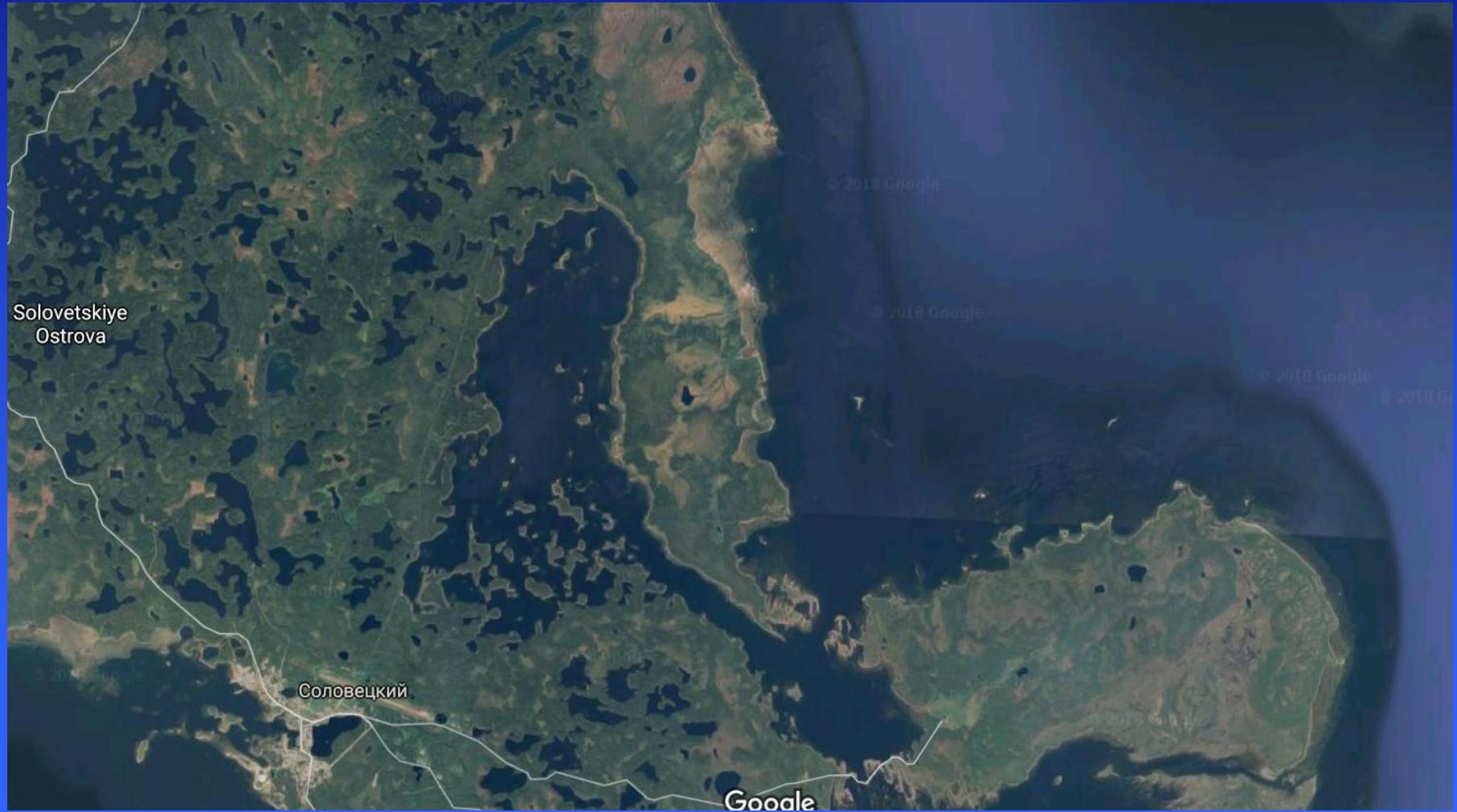


Коросов и др., 2015



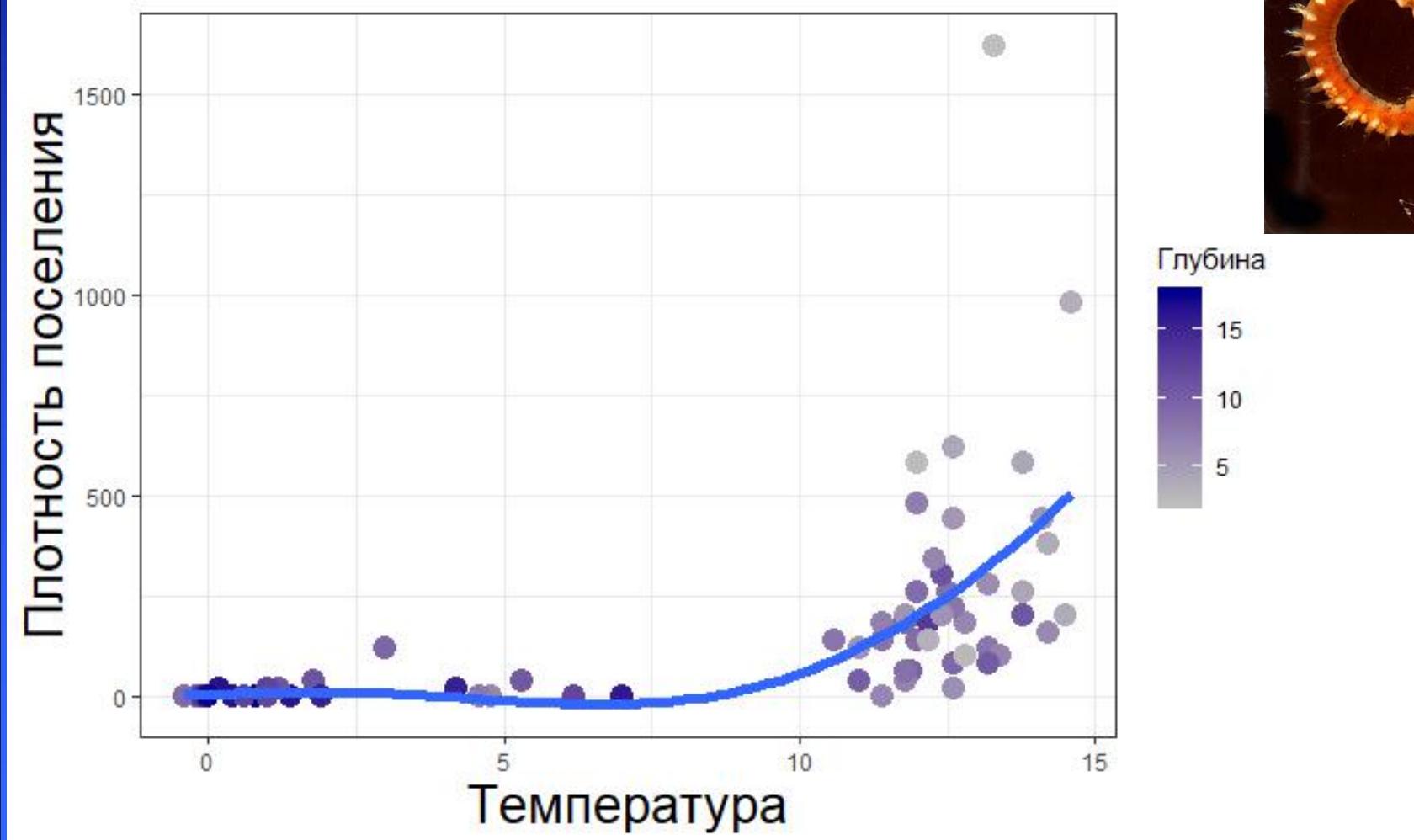
Schagerström, 2015

Пример градиента в сублиторали Белого моря (Долгая губа о. Б. Соловецкий)



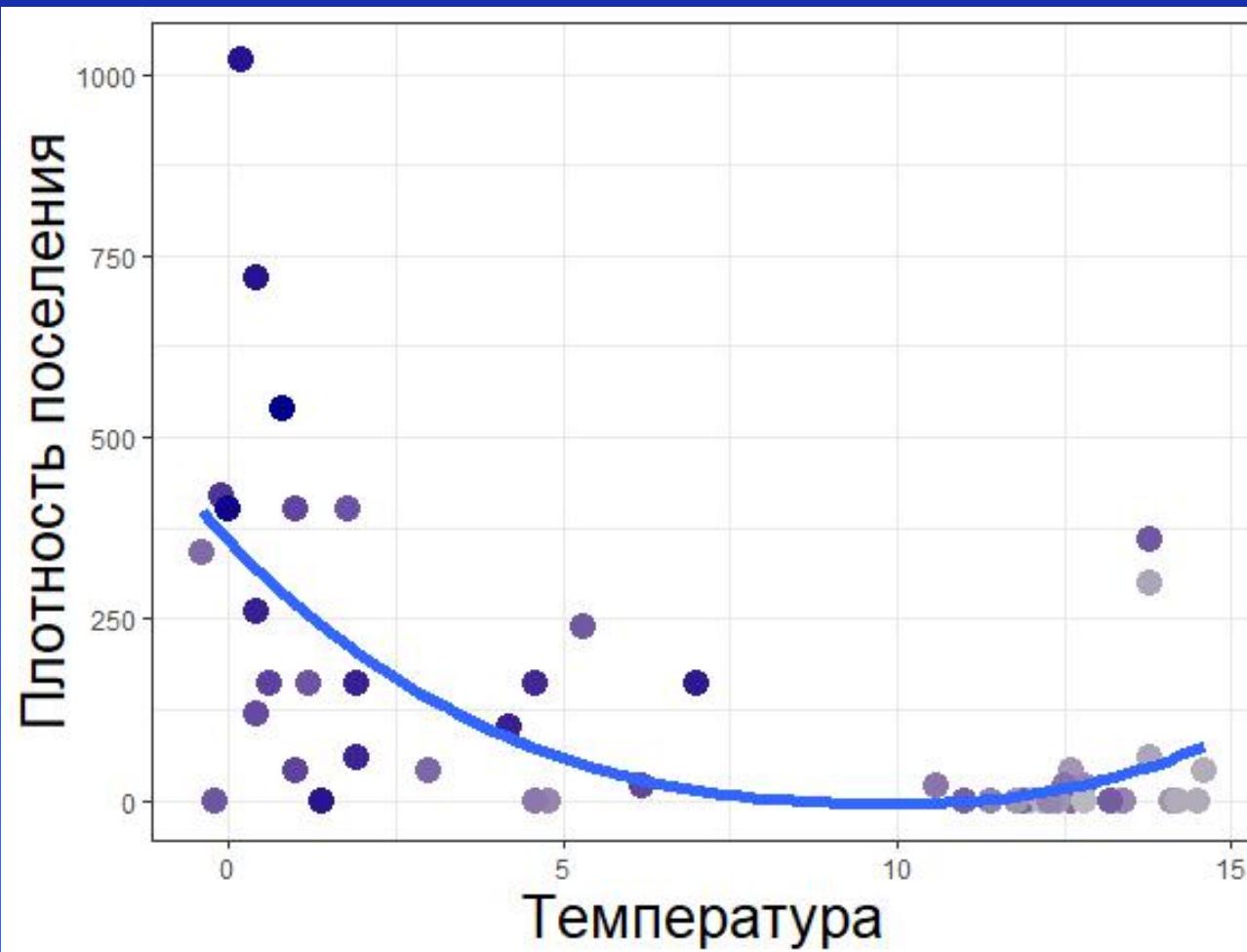
Температурный градиент

Scoloplos armiger



Температурный градиент

Portlandia arctica



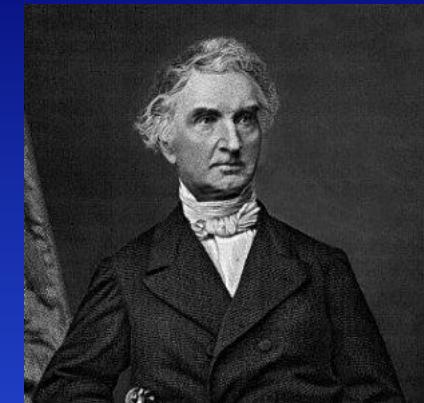
© Amgueddfa Cymru - National Museum Wales

- Ведущие факторы - компоненты среды, наиболее важные для существования организма, их пространственное распределение определяет распределение организмов.
- Второстепенные факторы - компоненты среды, не оказывающие существенного влияния на жизнедеятельность организма.

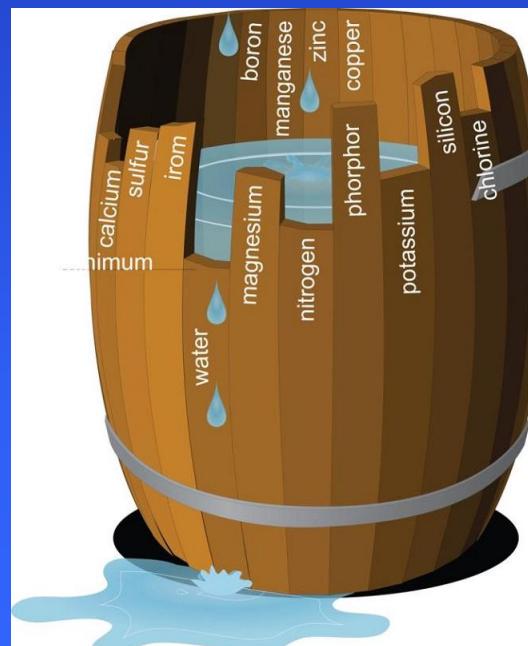
Лимитирующие факторы

Закон Либиха

- Наиболее значим для организма тот фактор, который находится в минимуме (в данном местообитании в данное время).
- Выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей.



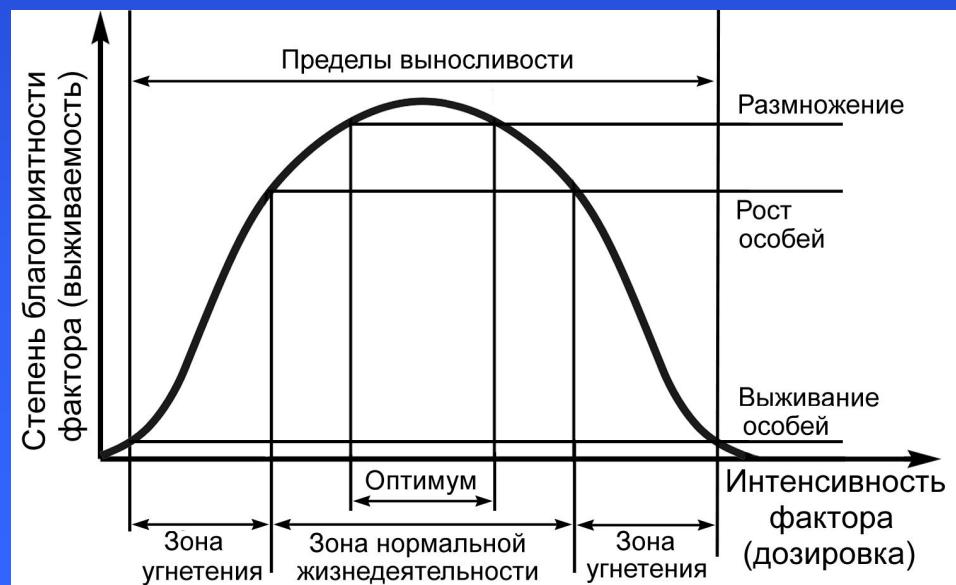
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b2/Justus_von_Liebig.jpg



<http://fertsmart.dairyingfortomorrow.com.au/wp-content/uploads/2013/05/Figure-3.1.jpg>

Закон толерантности Шелфорда

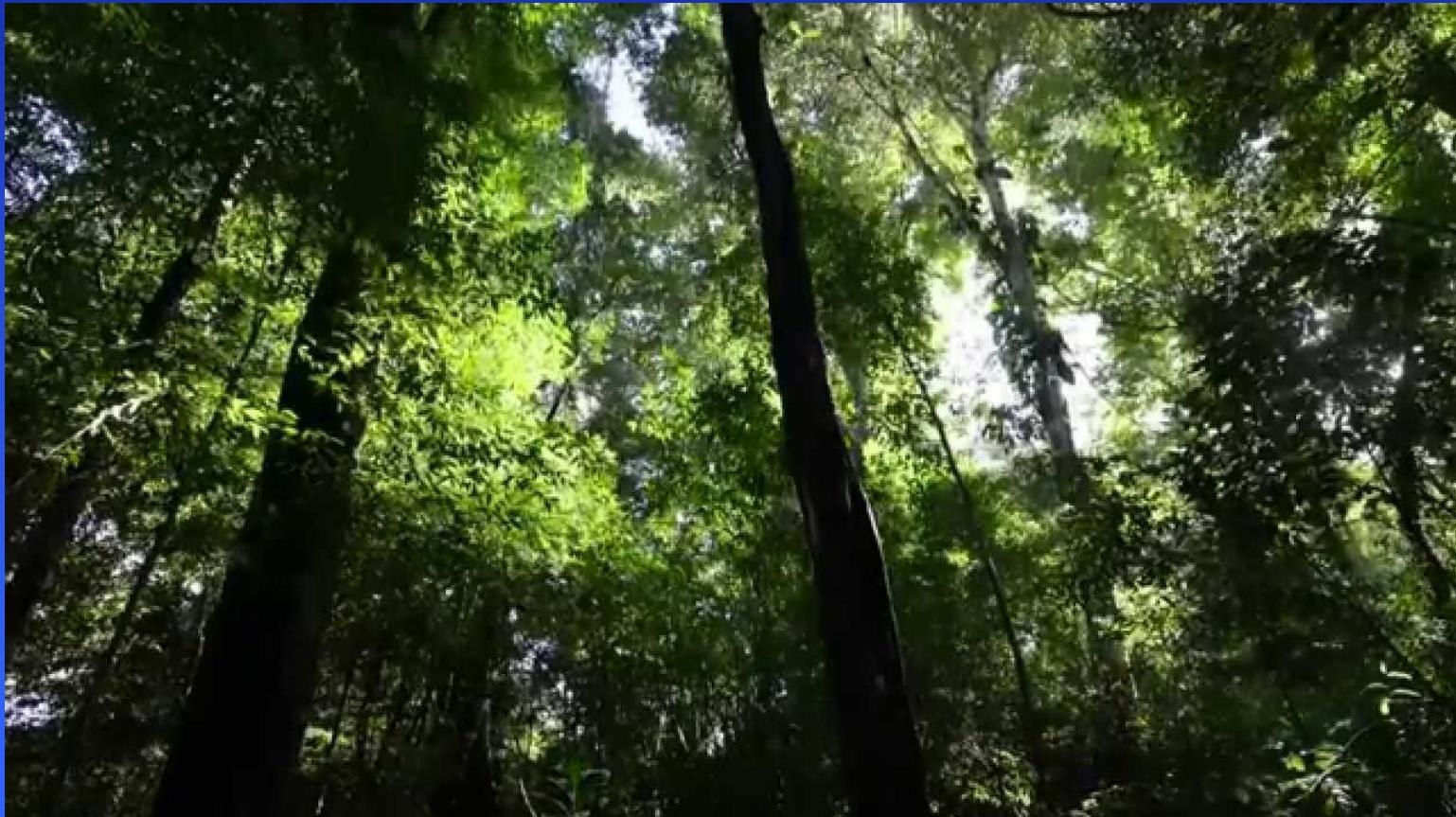
- Лимитирующим фактором может быть как минимум, так и максимум экологического фактора.
- Диапазон между минимумом и максимумом определяет величину толерантности, выносливости организма к данному фактору.

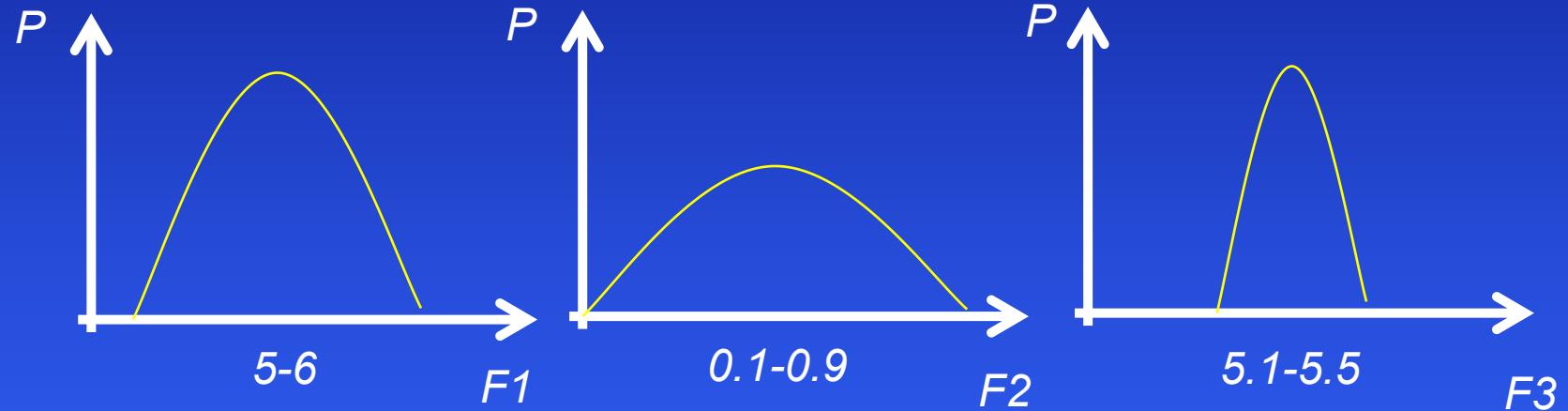


<http://wiki.vladimir.i-edu.ru/images/8/8d/135514.jpg>

- Лимитирующий фактор - компонент среды обитания, наиболее сильно отклоняющийся от оптимального значения для *данного* вида в *данном* местообитании.
- Лимитирующий фактор - компонент среды, который ограничивает рост, обилие или распространение организмов.

Что является явным лимитирующим фактором для многих растений в этом местообитании?



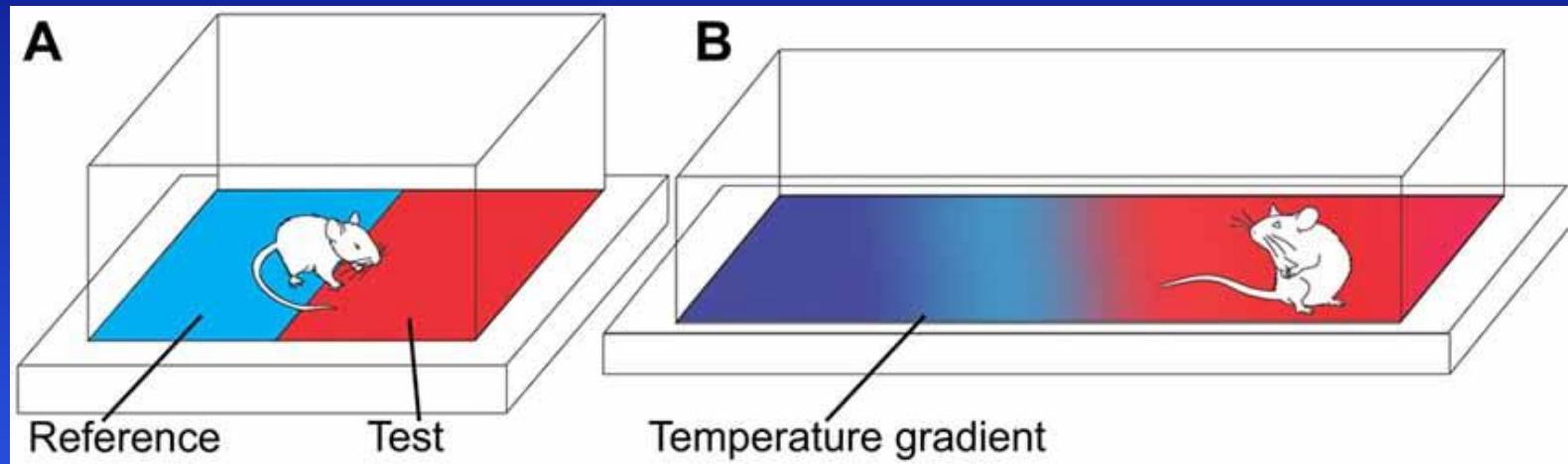


$$\begin{aligned}F1 &= 5.5 \\F2 &= 0.05 \\F3 &= 5.9\end{aligned}$$

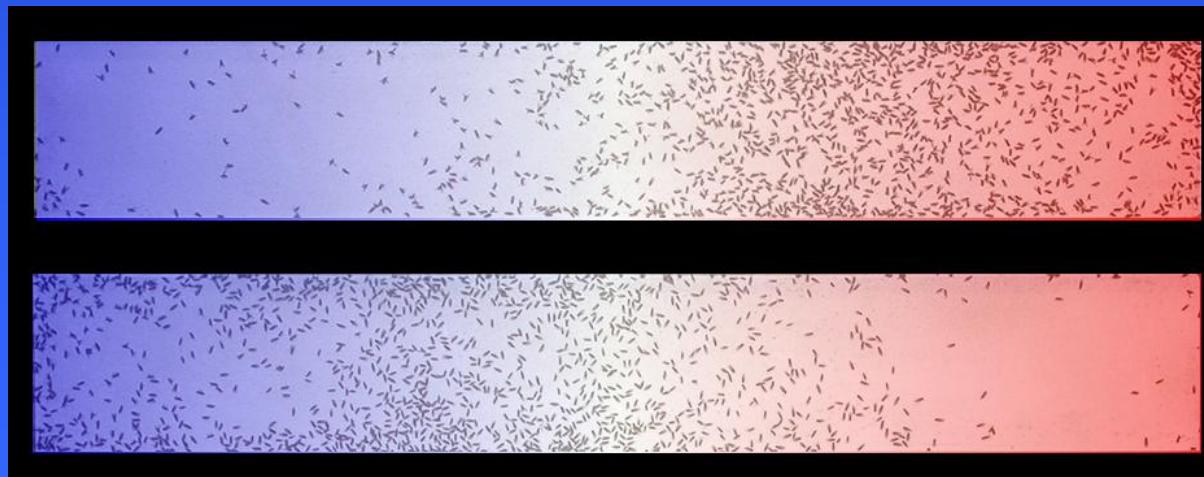
Какой из факторов
лимитирующий на
данной делянке?

Как изучают влияние экологического фактора?

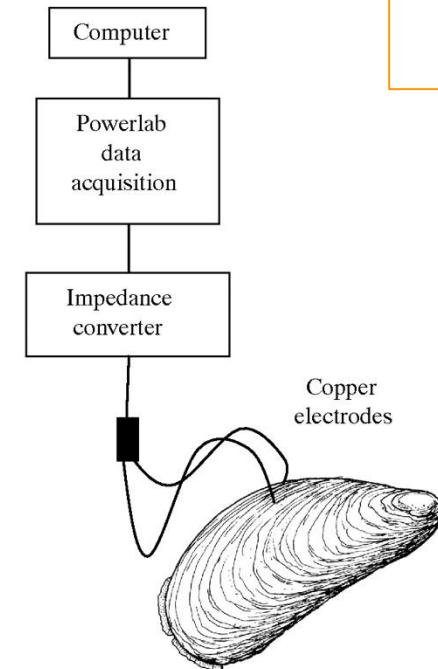
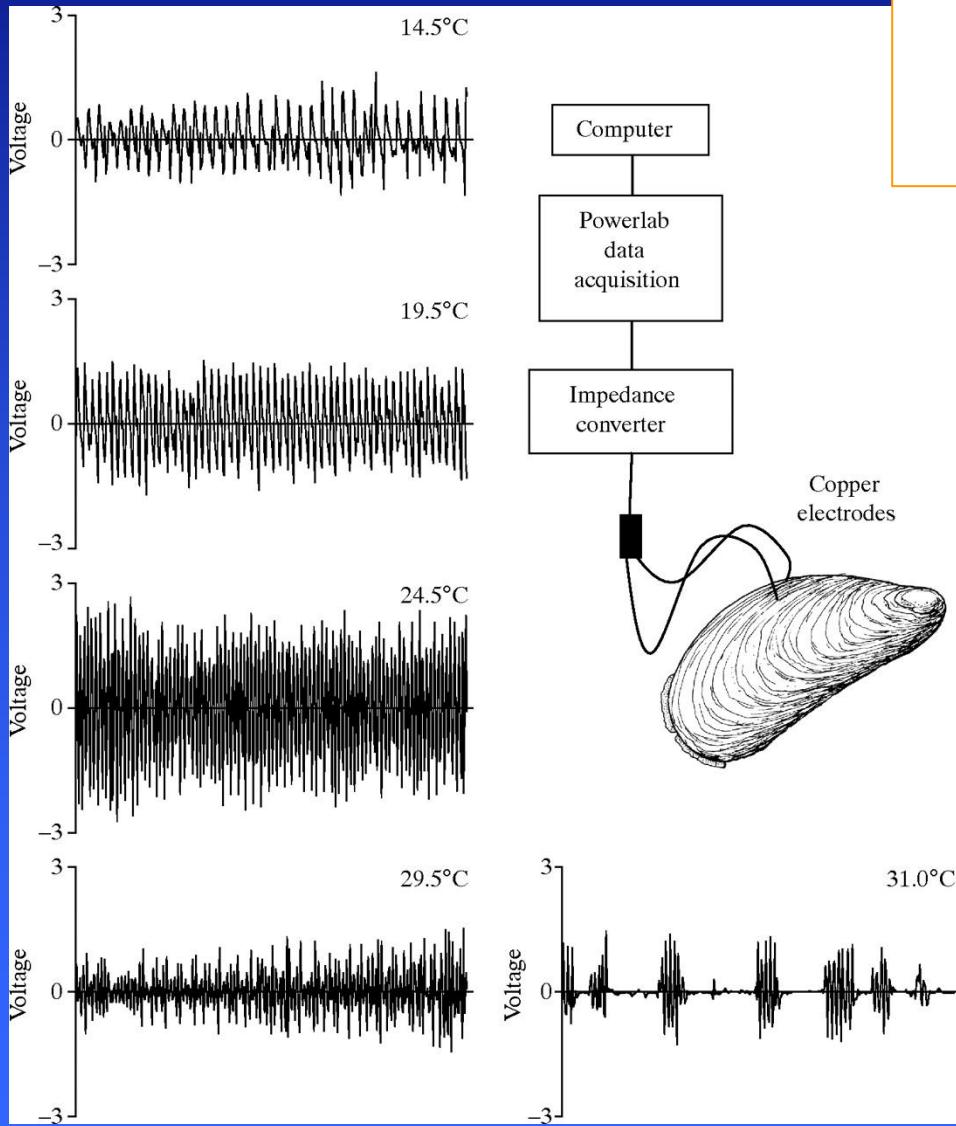
Поведенческие реакции в градиенте фактора



Температурный орган



ЧСС в ответ на изменение температуры



The Journal of Experimental Biology 209, 2554-2566
Published by The Company of Biologists 2006
doi:10.1242/jeb.02259

Following the heart: temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*)

Caren E. Braby* and George N. Somero†

Hopkins Marine Station, Department of Biological Sciences, Stanford University, Oceanview Boulevard,
Pacific Grove, CA 93950, USA

*Present address: Monterey Bay Aquarium Research Institute, 7700 Sandholdt Road, Moss Landing, CA 95039, USA

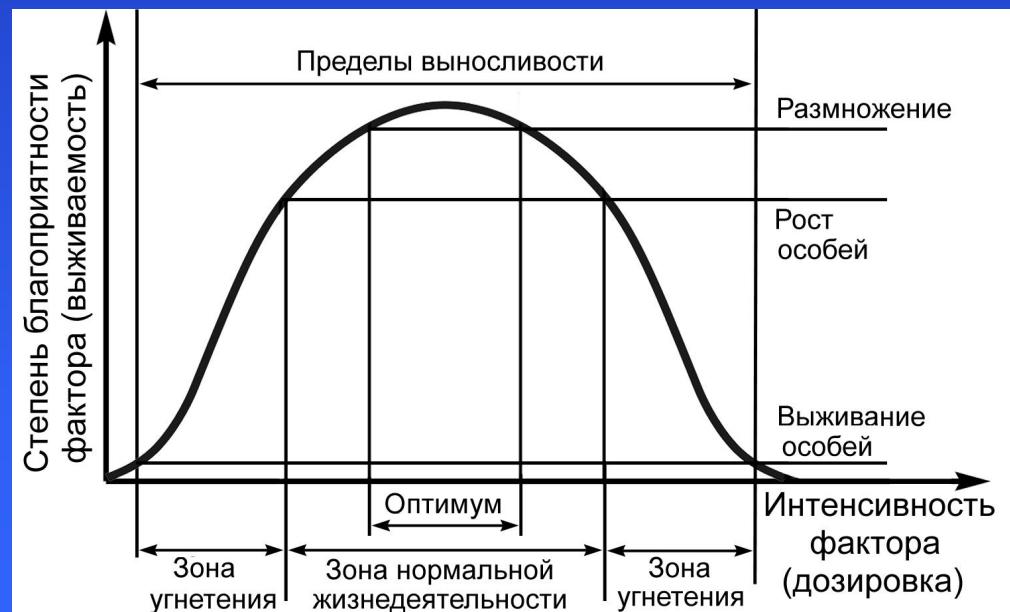
†Author for correspondence (e-mail: somero@stanford.edu)

Accepted 11 April 2006

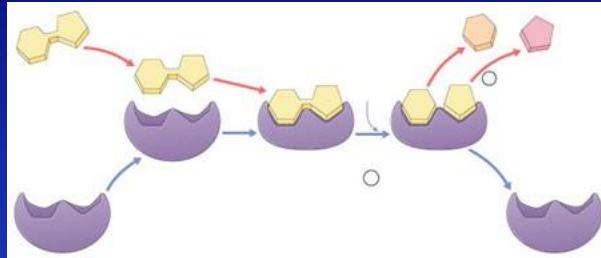
Как действуют экологические факторы?

- Два фактора, которые являются компонентами среды любого организма
 - Температура (температура есть в любой среде для любого организма)
 - Эктотермы
 - Эндотермы
 - «Соленость» (клетки всегда живут в растворах, важен осмос)
 - Осмоконформеры
 - Осморегуляторы

Почему зависимость имеет вид колокола?

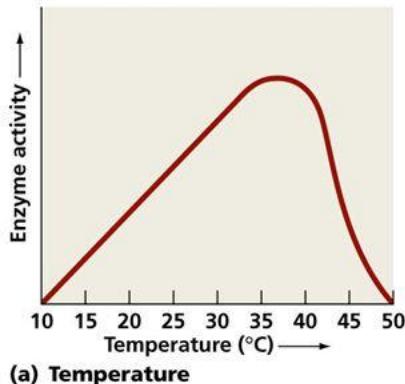


Важную роль в формировании «куполя толерантности» играет связь активности ферментов с параметрами внутриклеточной среды

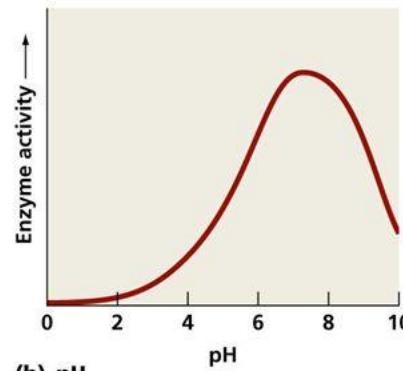


<https://slideplayer.com>

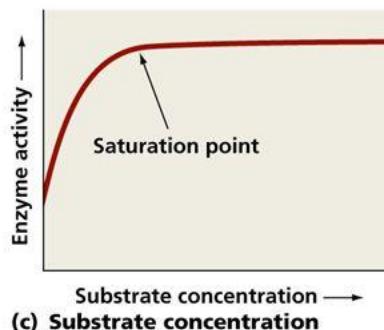
Effect of Temperature, pH, and Substrate Concentration on Enzyme Activity



(a) Temperature



(b) pH

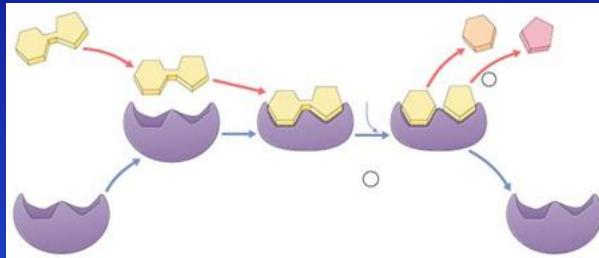


(c) Substrate concentration

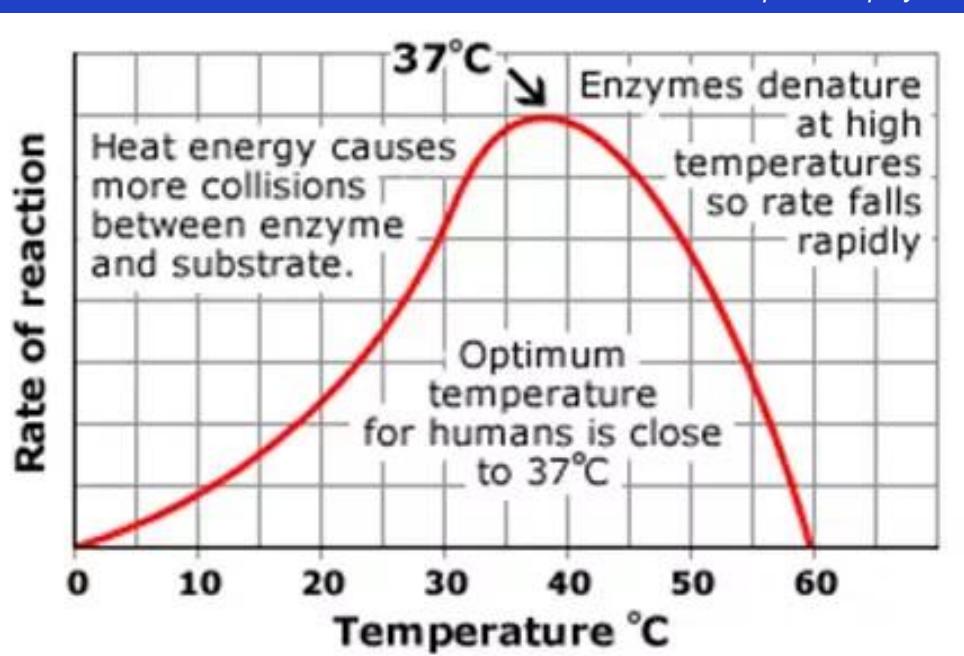
<http://slideplayer.com/9563262/30/images/6/Effect+of+Temperatu re%2C+pH%2C+and+Substrate +Concentration+on+Enzyme+Act ivity.jpg>

Влияние температуры

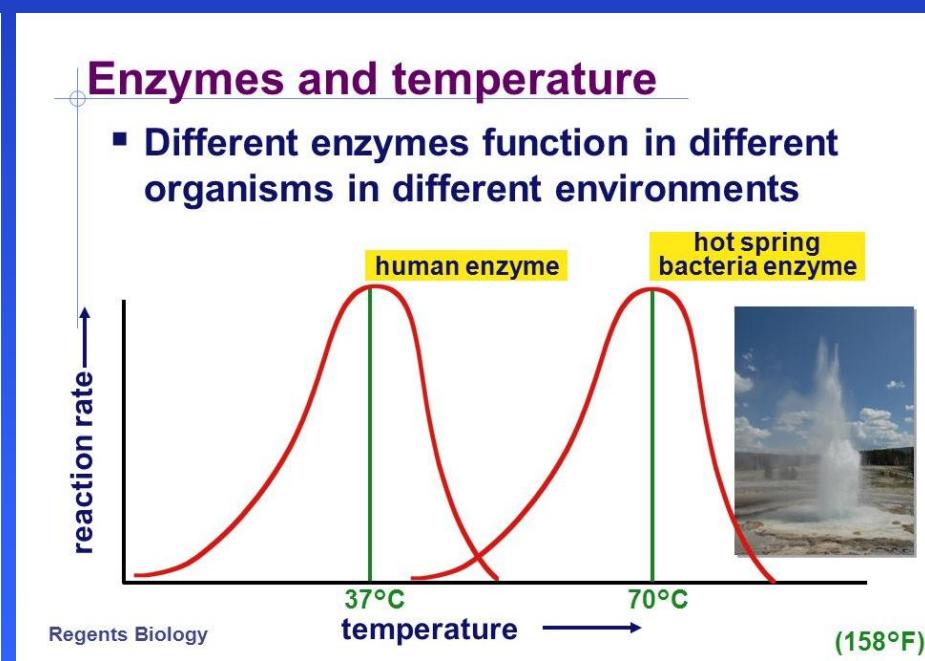
Активность ферментов и температура



<https://slideplayer.com>



<https://sachabiochem0001.wordpress.com/2013/04/09/factors-affecting-enzyme-activity/>



Не все так просто...

- Высокая температура - потеря влаги
Почему есть организмы, способные жить при экстремально высоких температурах?
- Низкая температура - замерзание воды, разрушение клеток.
Почему есть организмы, способные жить при экстремально низких температурах?
 - Закаливание
 - Криопротекторы

Не все так просто...

- Почему одна и та же температура осенью и весной вызывает принципиально разные реакции у организмов?

Свет, как сигнальный фактор

152

SAULICH et al.

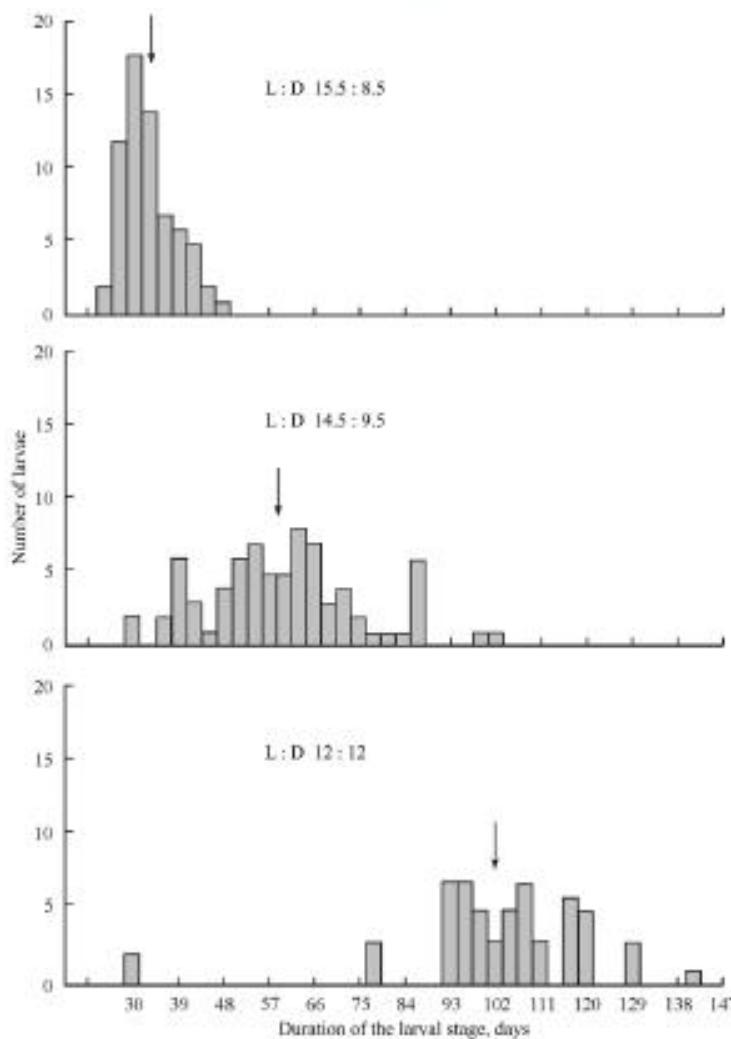


Fig. 6. Influence of the day length (L : D) on the duration of larval development of *Symploce ottolengui* (Dyar) at 20°C (population from Japan, 38° N, 140° E). Arrows mark the mean duration of larval development in each regime (after Yamamori et al., 2008b).

ISSN 0013-8738, Entomological Review, 2017, Vol. 97, No. 2, pp. 145–157. © Pleiades Publishing, Inc., 2017.
Original Russian Text © A.Kh. Saulich, I.V. Sokolova, D.L. Musolin, 2017, published in Entomologicheskoe Obozrenie, 2017, Vol. 96, No. 1, pp. 3–24.

Seasonal Cycles of Noctuid Moths of the Subfamily Plusiinae (Lepidoptera, Noctuidae) of the Palaearctic: Diversity and Environmental Control

A. Kh. Saulich^a, I. V. Sokolova^b, and D. L. Musolin^c

^aSt. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia
e-mail: 325mitk40@gmail.com

^bAstrakhan State Biosphere Reserve, Astrakhan, 414021 Russia
e-mail: ilgas@mail.ru

^cSt. Petersburg State Forest Technical University, St. Petersburg, 194021 Russia
e-mail: musolin@gmail.com

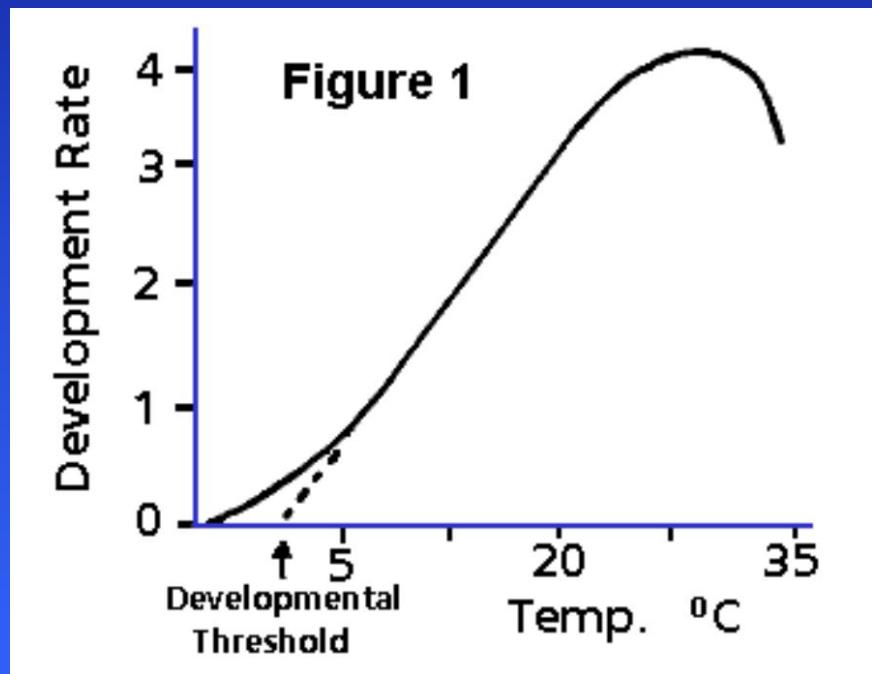
Received June 4, 2016

Пр разном режиме
освещенности
продолжительность развития
личинок изменяется.



Не все так просто...

Продолжительность развития некоторых организмов зависит от накопленной температуры.



Пусть
а - порог развития
у - время развития
t - температура при которой идет развитие.

Сумма эффективных (активных) температур

Сумма активных температур ($\Sigma t_{\text{ЭФ}}$) — показатель, характеризующий количество тепла, полученного организмом во время развития.

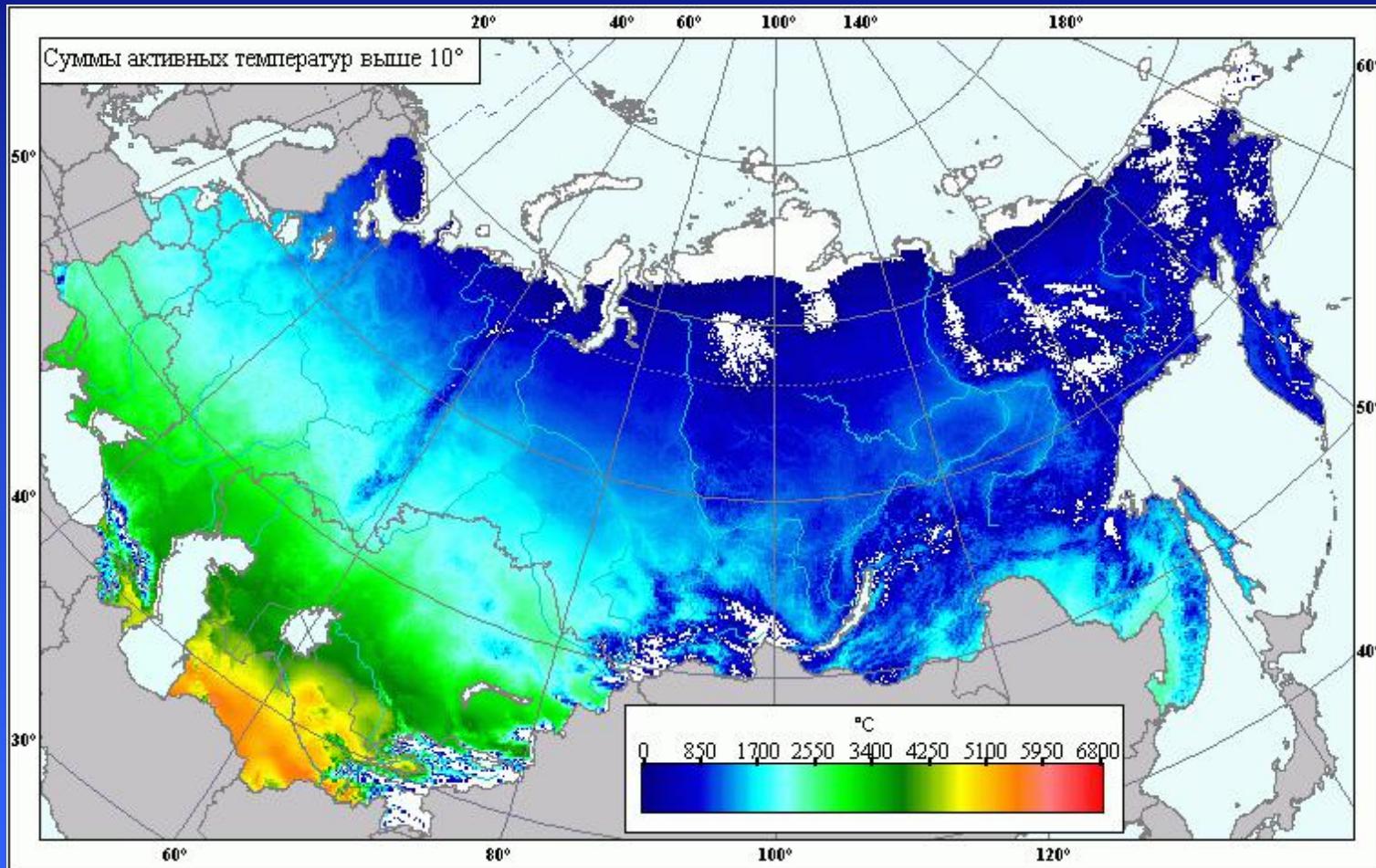
Выражается суммой среднесуточных температур, превышающих порог развития (градусо-дни).

Правило суммы эффективных температур:

$y(t-a) = \Sigma t_{\text{ЭФ}}$ есть величина постоянная для каждого вида.

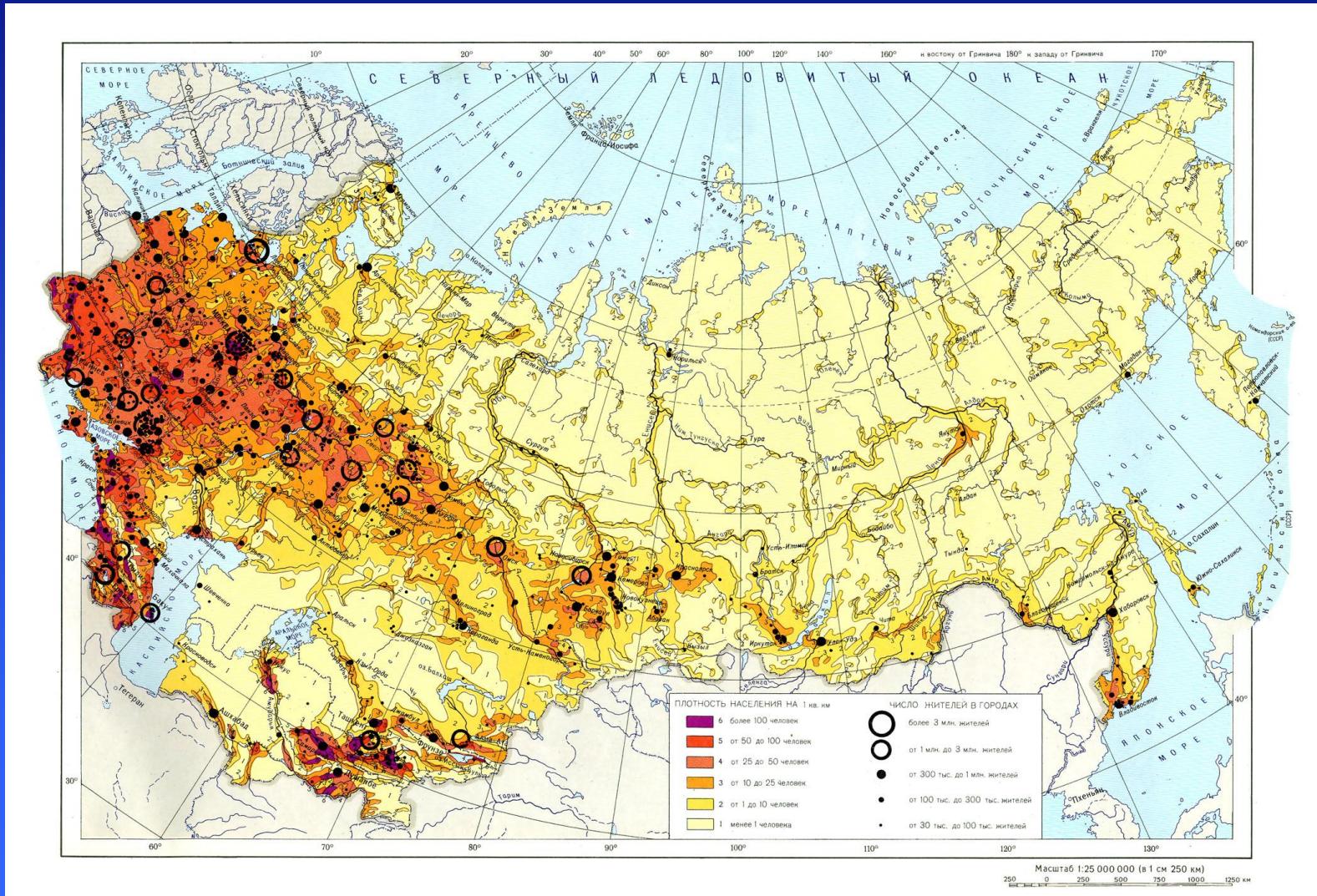
Это уравнение позволяет вычислить сколько потребуется тепла для развития организма.

Правило суммы эффективных температур позволяет прогнозировать распределение организмов



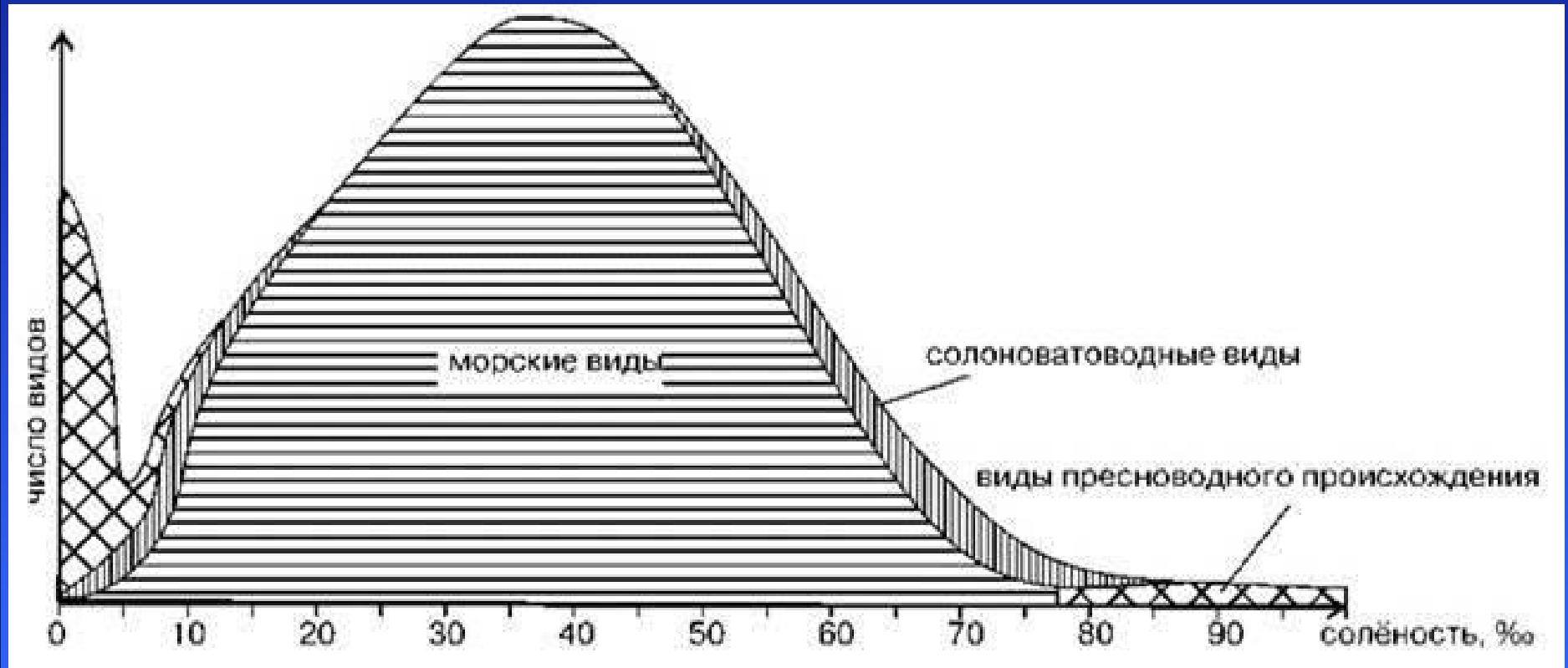
*Где будет более долгое развитие
культурных растений?*

Плотность человеческой популяции



Влияние солености

Зависимость числа видов от солености



По В.В. Хлебовичу (1962)

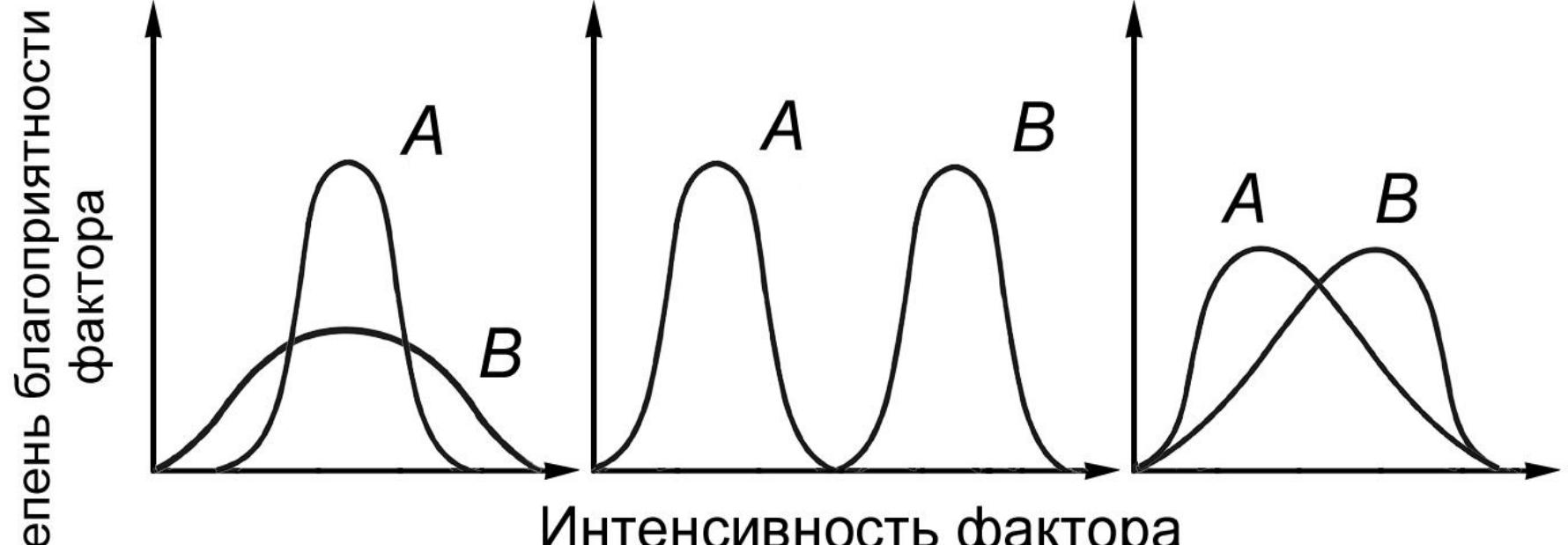
Оsmоконформеры и Оsmорегуляторы



https://batrachos.com/sites/default/files/pictures/Autecology/5_16_osmoregulyaciya%20u%20ryb.jpg

Многообразие связей организмов с экологическими факторами

Возможные варианты зависимостей



Бродский, 2006

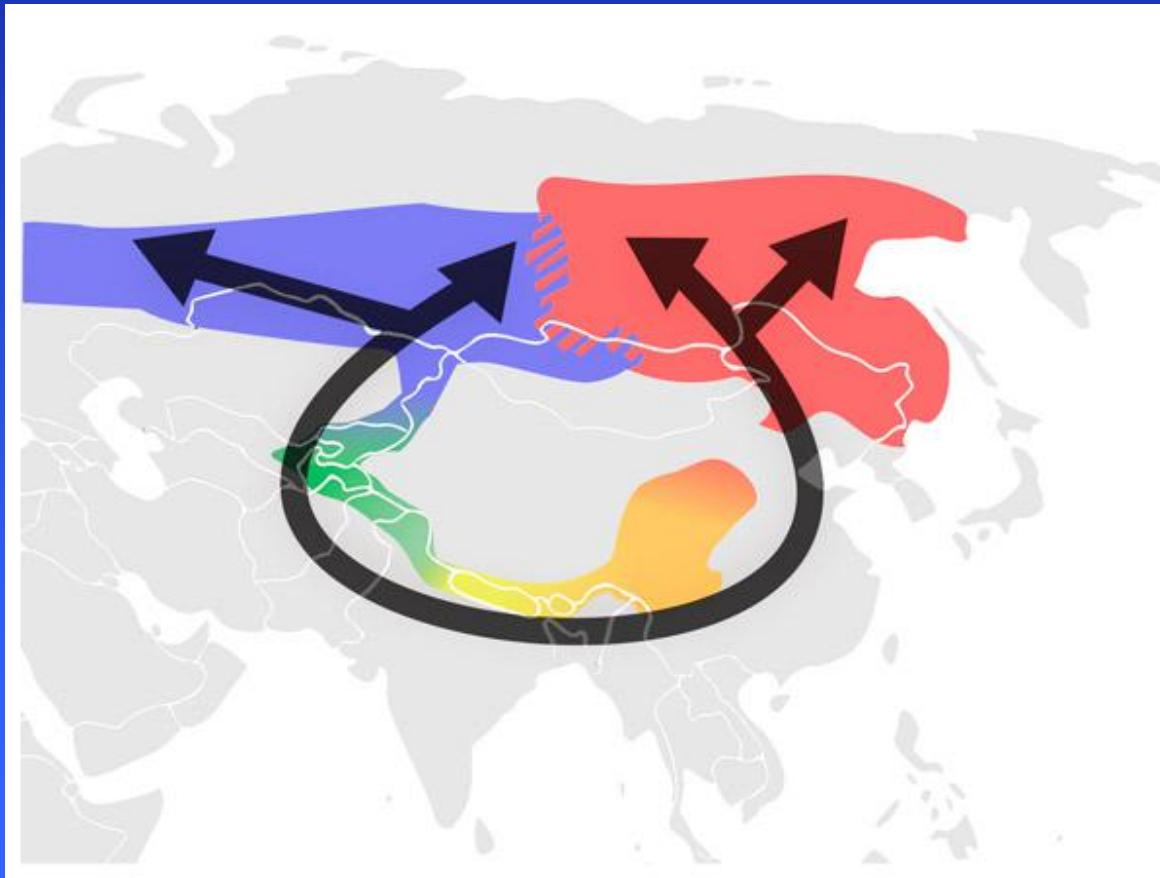
Почему зависимости могут
выглядеть по-разному?

Вариации в характере связи организмов и факторов

- Таксономические вариации
- Пространственные вариации
- Временные вариации
- Онтогенетические вариации
- Взаимодействия факторов

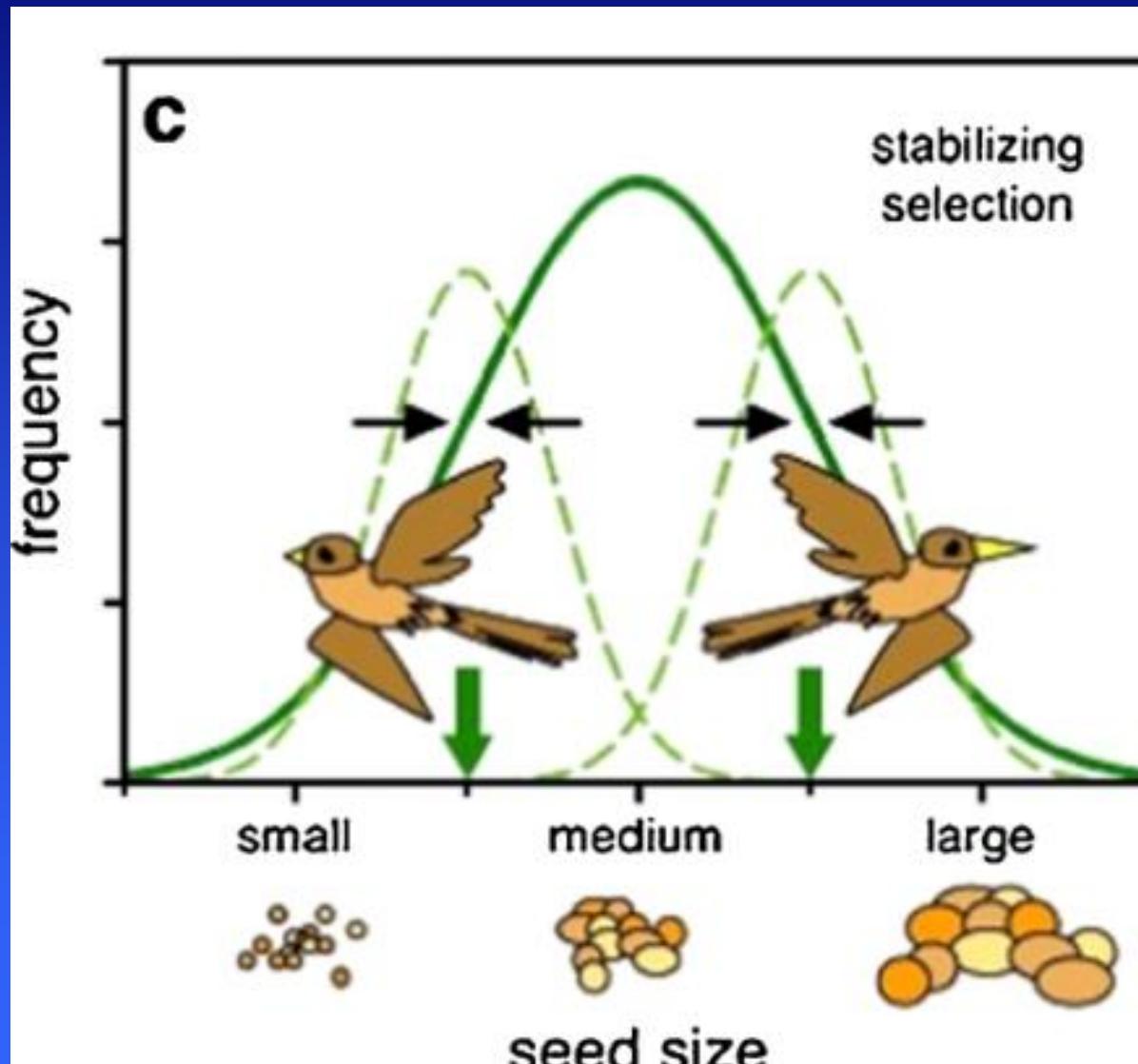
Таксономические различия

Географическое видообразование

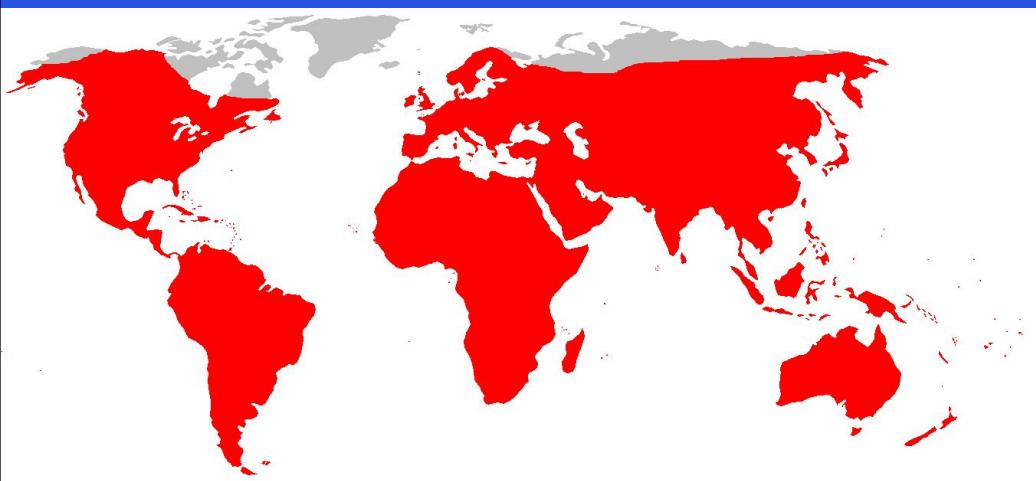


http://elementy.ru/novosti_nauki/432285/Zelenaya_penochka_nesovershennyy_koltsevoy_vid_so_slozhnoy_istoriey

Экологическое видообразование



Почему столь разные ареалы?



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/20/Brown_rat_distribution.png

<http://i.imgur.com/skN9jgk.png>

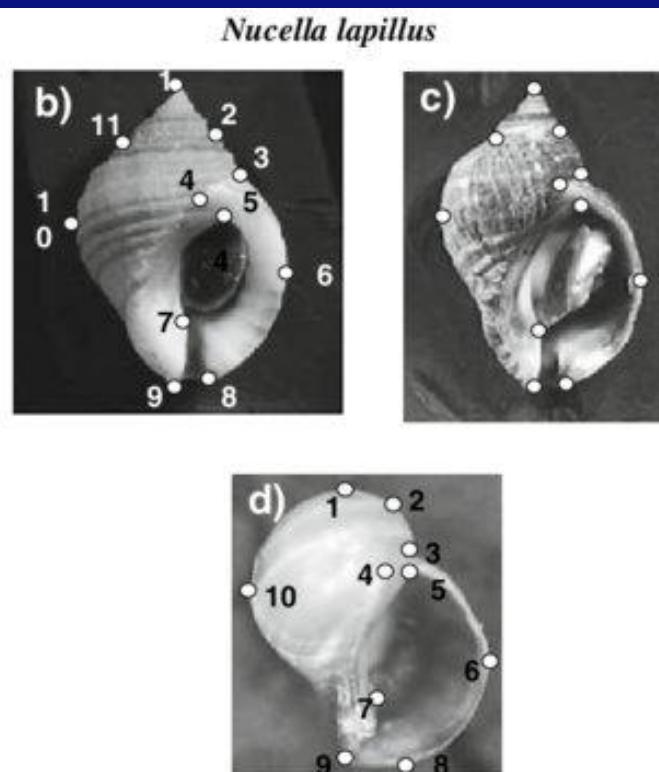
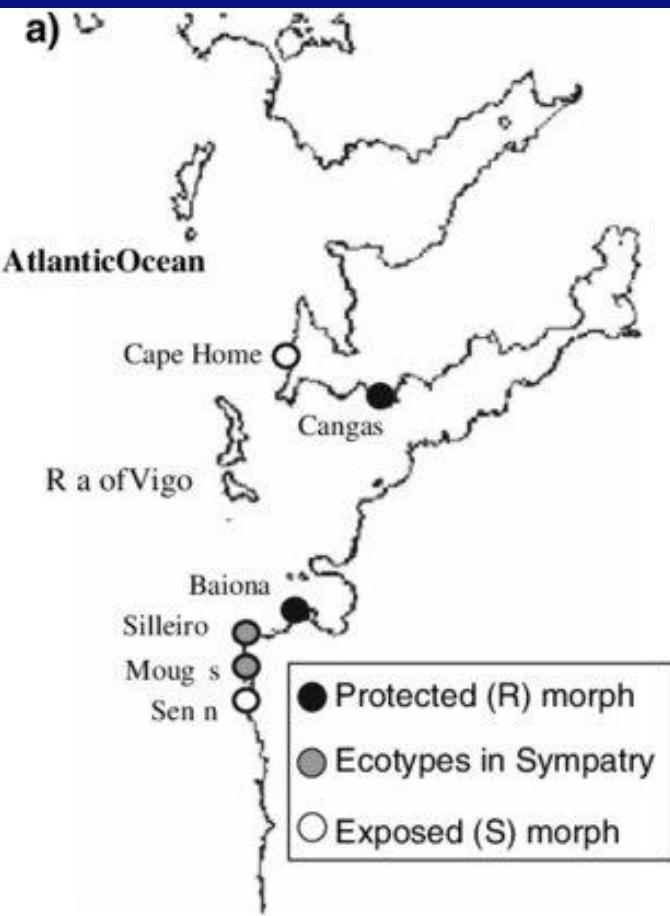
Стенобионты и эврибионты

- Эврибионты - организмы, способные существовать в широком диапазоне природных условий окружающей среды и выдерживать их значительные изменения.
- Стенобионты - организмы, способные существовать лишь при относительно постоянных условиях окружающей среды

Пространственные вариации

- Экотипы - совокупность экологически близких популяций вида, связанных с определённым типом мест обитания и обладающих генетически закреплёнными морфологическими и физиологическими особенностями.
- Если экологические факторы в пространстве меняются постепенно, экотипы плавно переходят друг в друга, формируя экоклин.

Экотипы у *Nucella lapillus*



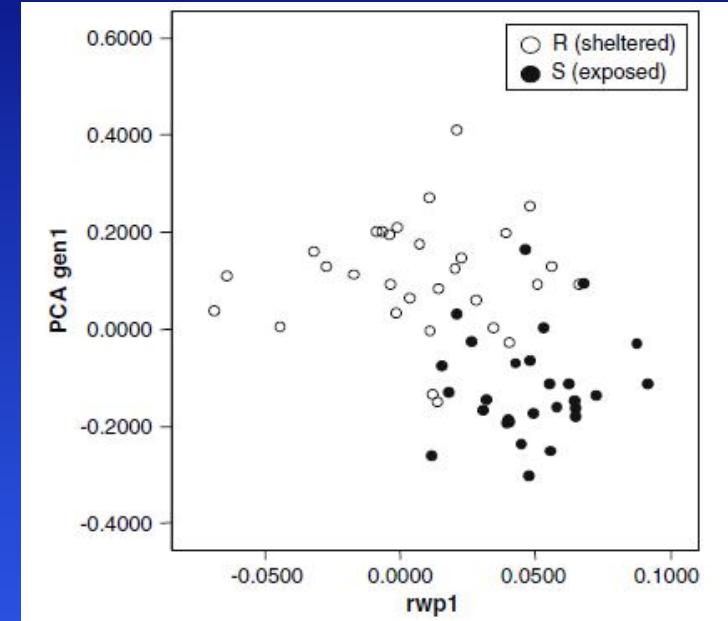
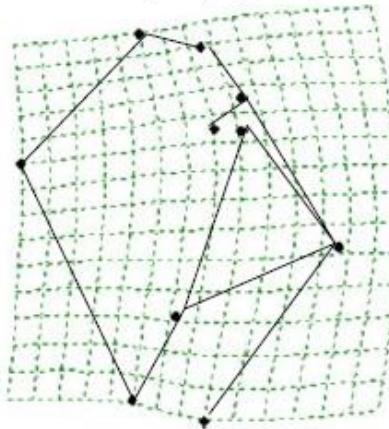
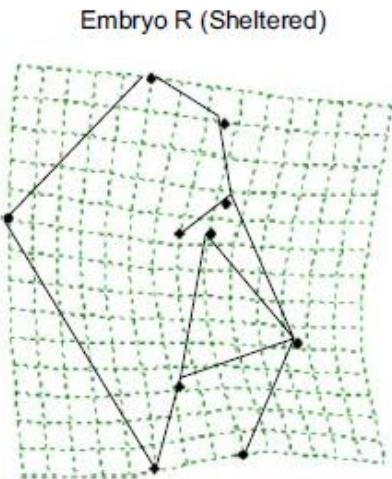
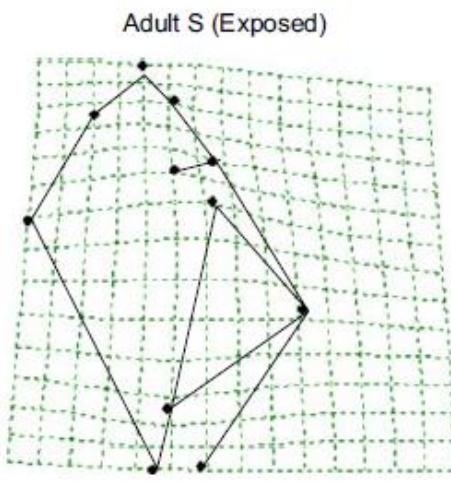
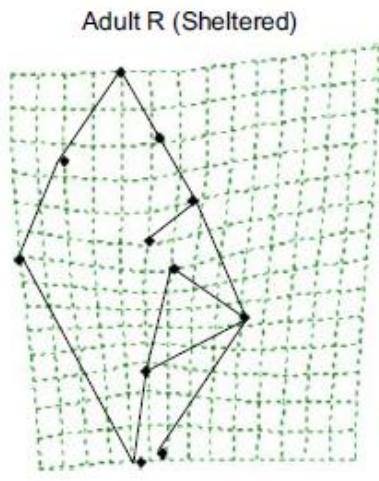
Evol Ecol (2009) 23:261–280
DOI 10.1007/s10682-007-9221-5

ORIGINAL PAPER

The evolutionary mechanism maintaining shell shape and molecular differentiation between two ecotypes of the dogwhelk *Nucella lapillus*

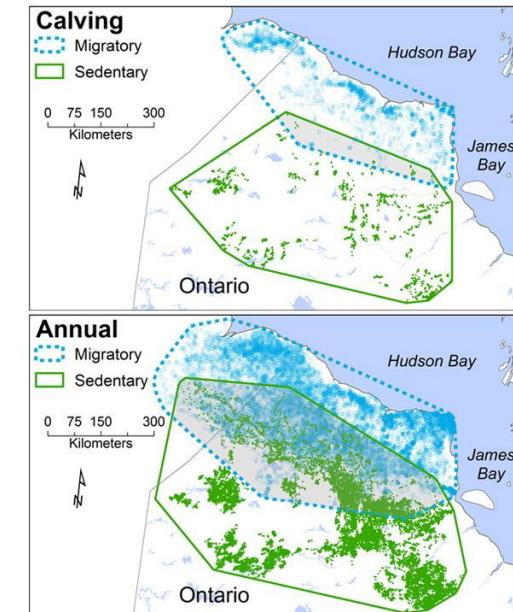
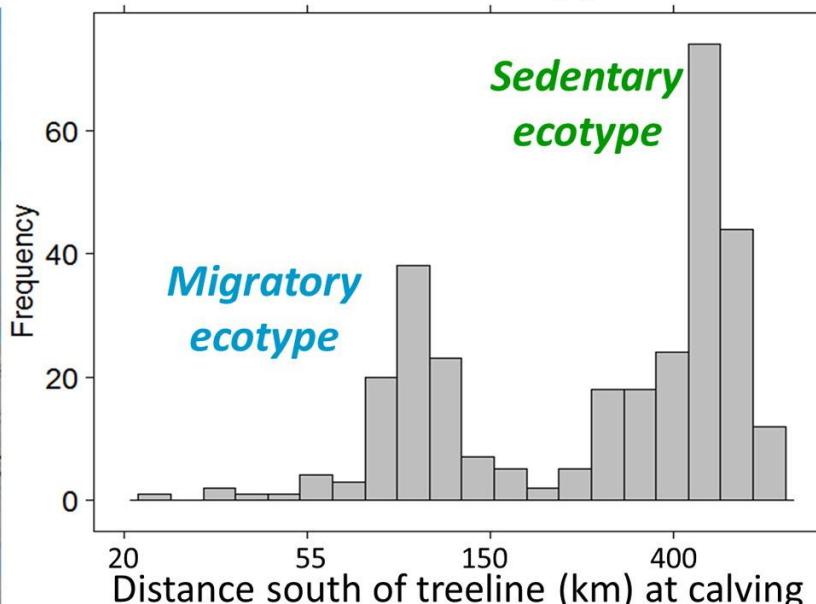
Jorge Guerra-Varela · Isabelle Colson · Thierry Backeljau ·
K. Breugelmans · Roger N. Hughes · Emilio Rolán-Alvarez

Геометрическая морфометрия, генетические различия и степень прибойности



Экотипы у карибу

Drawing lines: Spatial behaviours reveal two ecotypes of woodland caribou



Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/bioc



Drawing lines: Spatial behaviours reveal two ecotypes of woodland caribou



Bruce A. Pond ^{a,*}, Glen S. Brown ^{b,1}, Kaitlin S. Wilson ^{c,2}, James A. Schaefer ^d

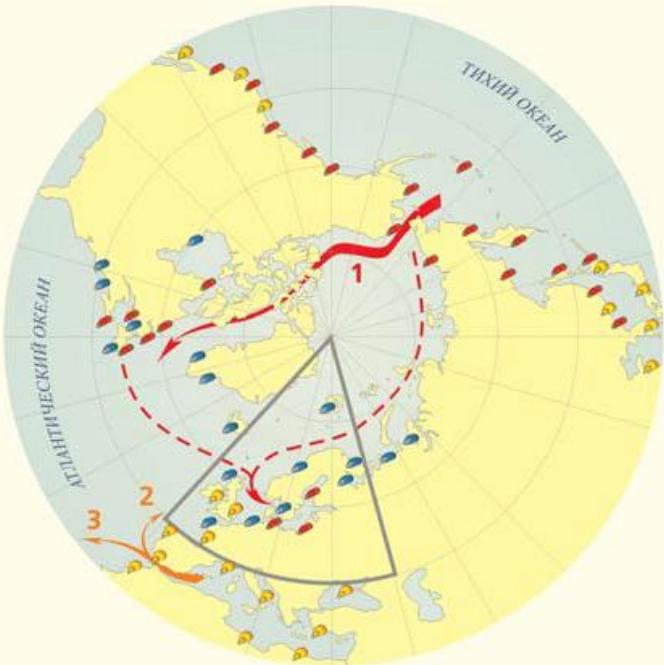
^a Wildlife Research and Monitoring Section, Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, 2140 East Bank Drive, Peterborough, ON K9J 7B8, Canada

^b Forest Research and Monitoring Section, Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, 1235 Queen St. East, Sault Ste Marie, ON P6A 2E5, Canada

^c Environmental and Life Sciences Graduate Program, Trent University, Peterborough, ON K9J 7B8, Canada

^d Department of Biology, Trent University, Peterborough, ON K9J 7B8, Canada

Криптические виды



МИДИИ:

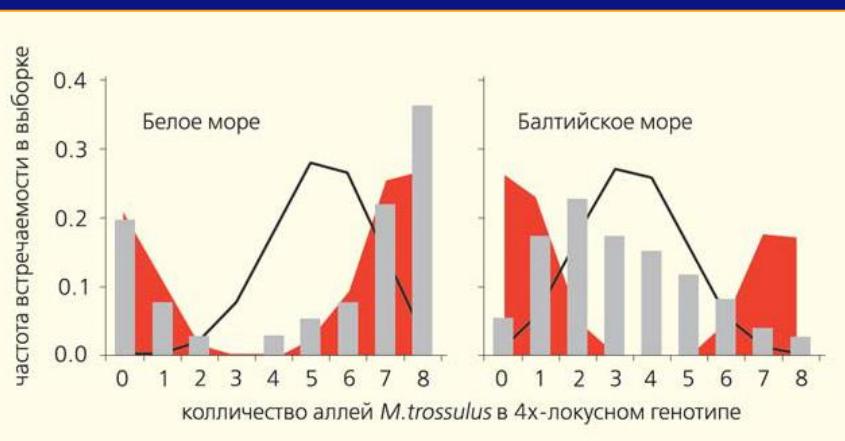
тихоокеанская



атлантическая



средиземноморская



Голубые ракушки



PLOS ONE

RESEARCH ARTICLE

Genetic, Ecological and Morphological Distinctness of the Blue Mussels *Mytilus trossulus* Gould and *M. edulis* L. in the White Sea

Marina Katolikova^{1*}, Vadim Khaivor^{2,3}, Risto Väinölä⁴, Michael Gantsevich⁵, Petr Strelkov¹

¹ Department of Ichthyology and Hydrobiology, Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia,

² Department of Invertebrate Zoology, Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia,

³ Kandalaksha State Nature Reserve, Kandalaksha, Murmansk Region, Russia, ⁴ Finnish Museum of Natural History, University of Helsinki, Helsinki, Finland, ⁵ Department of Invertebrate Zoology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

* m.katolikova@spbu.ru

дии (голубые мидии) представлены тремя видами: средиземноморской (*Mytilus galloprovincialis*), тихоокеанской (*M. trossulus*) и атлантической, или съедобной (*M. edulis*). Внешне они очень похожи, различить их под силу только специалистам. Средиземноморская мидия, хотя

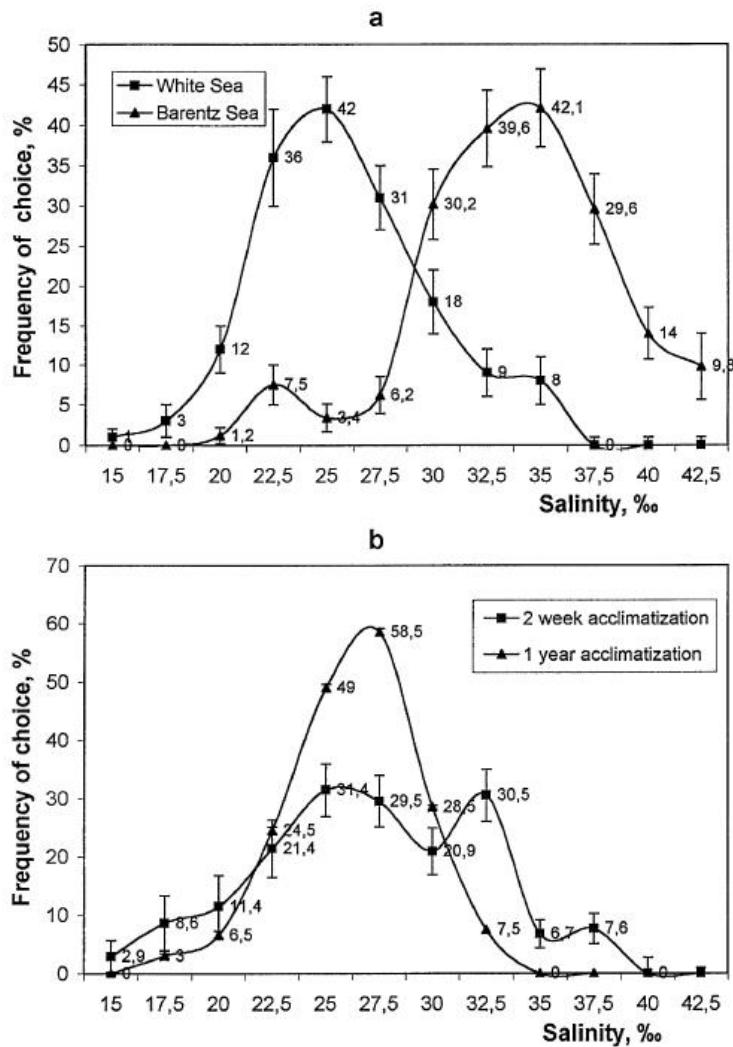


Временные вариации

- Сигнальное действие света: фотопериодические реакции.
- Связь с факторами меняется во времени в зависимости от действия сигнальных факторов.

Временные вариации

• Акклиматизация



Journal of
EXPERIMENTAL
MARINE BIOLOGY
AND ECOLOGY

264 (2001) 15–28

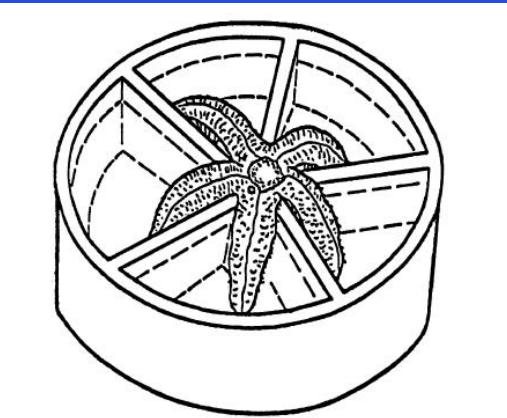
www.elsevier.com/locate/jembe

Research into tolerance for the environment salinity
in sea starfish *Asterias rubens* L. from populations
of the White Sea and Barentz Sea

Olga L. Sarantchova *

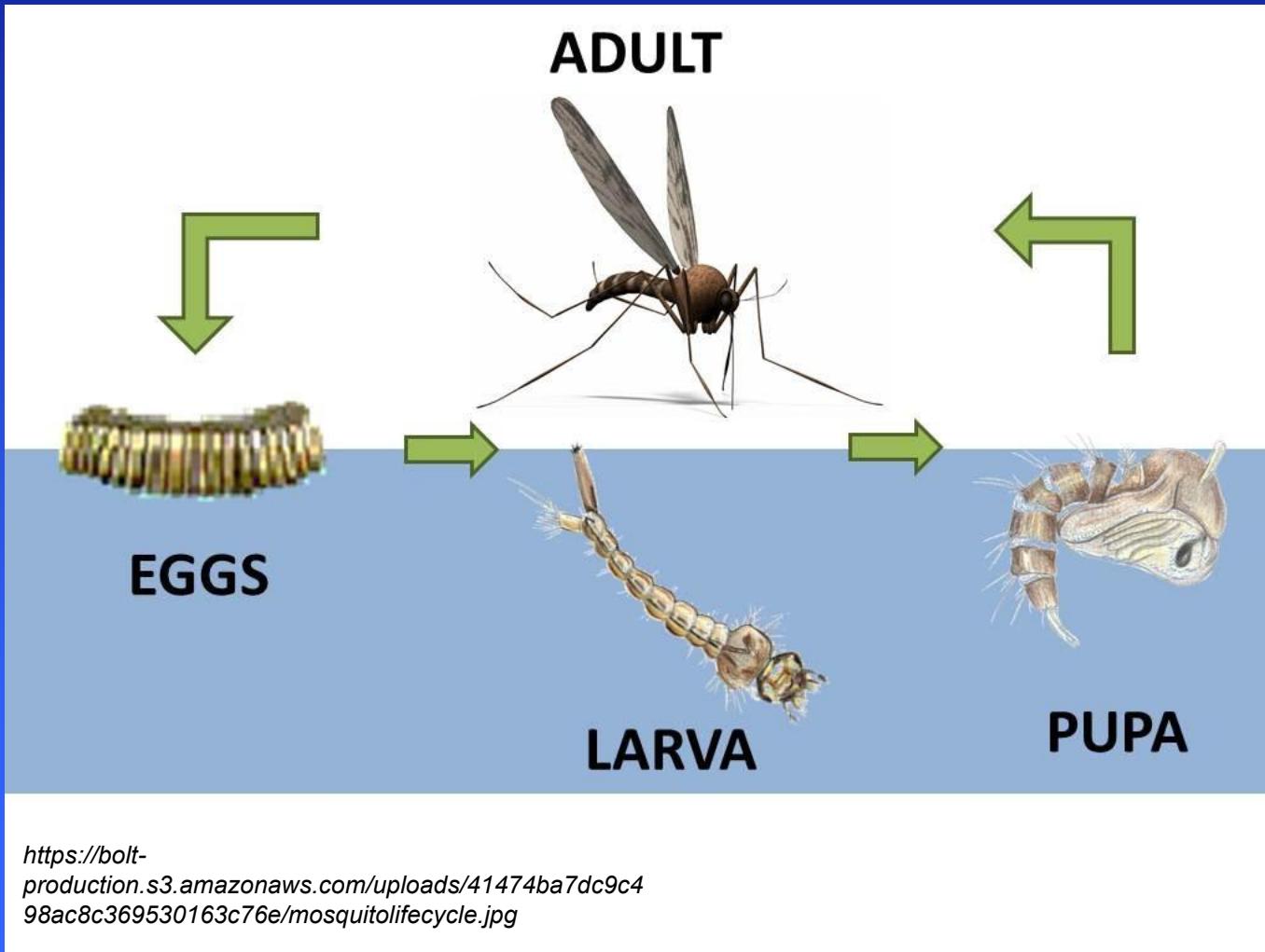
O.A. Scarlato's White-Sea Biological Station, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences,
Universitetskaya nab. 1, St. Petersburg 199034, Russia

Received 1 June 2000; received in revised form 3 November 2000; accepted 12 May 2001



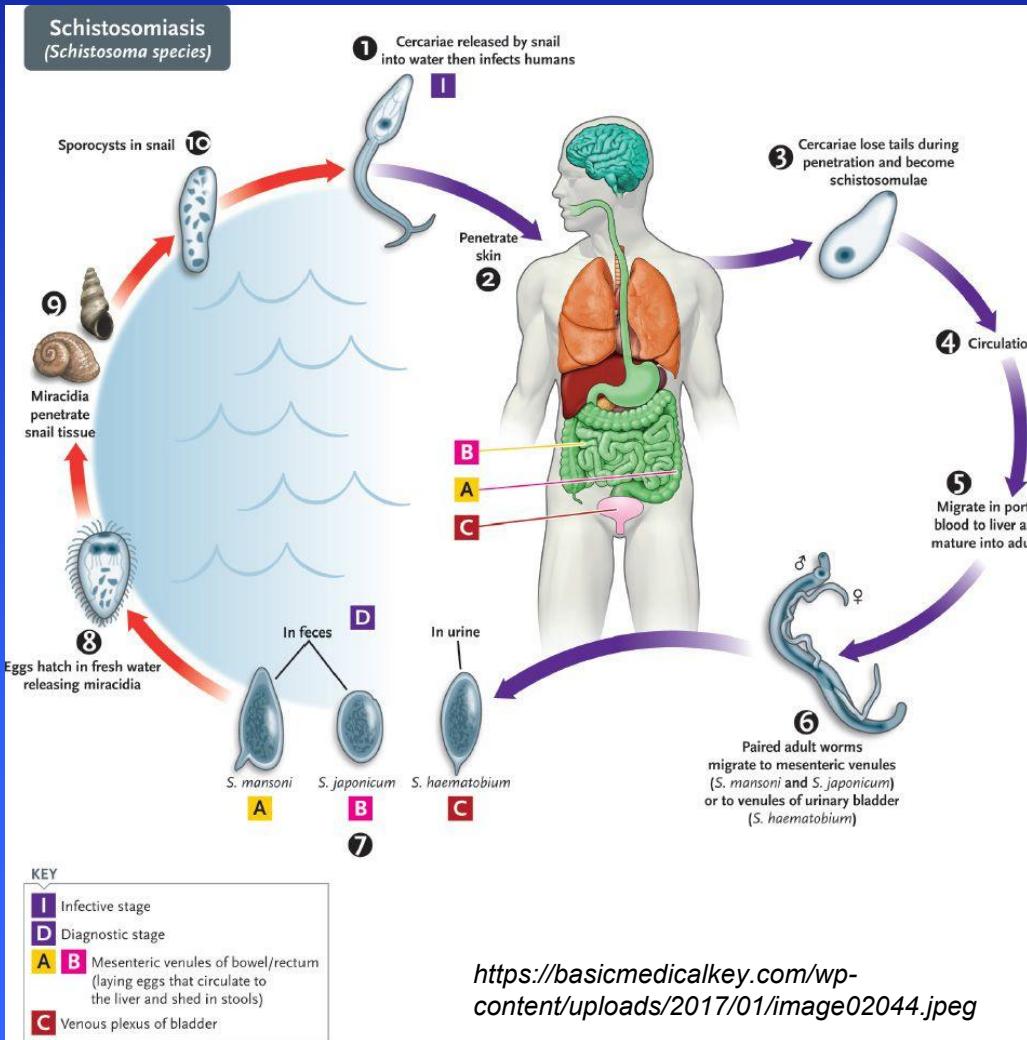
Онтогенетические вариации

- Гетеротопные организмы



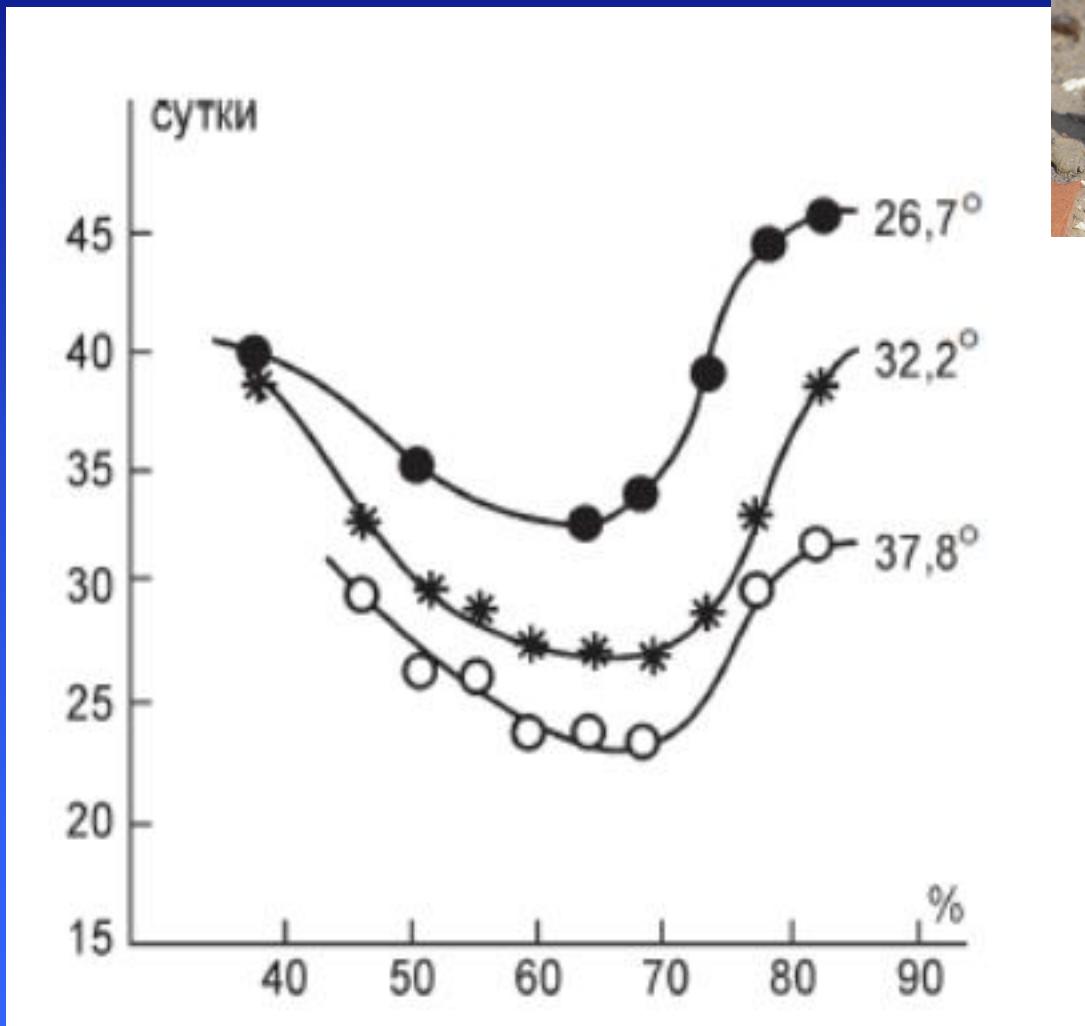
Онтогенетические вариации

- Гетеротопные организмы



Взаимодействие факторов

Продолжительность последней личиночной стадии

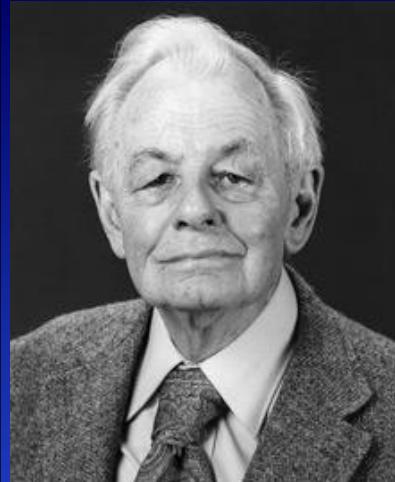


https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/d/dd/Locusta_migratoria_Gruissan.jpg

Влажность

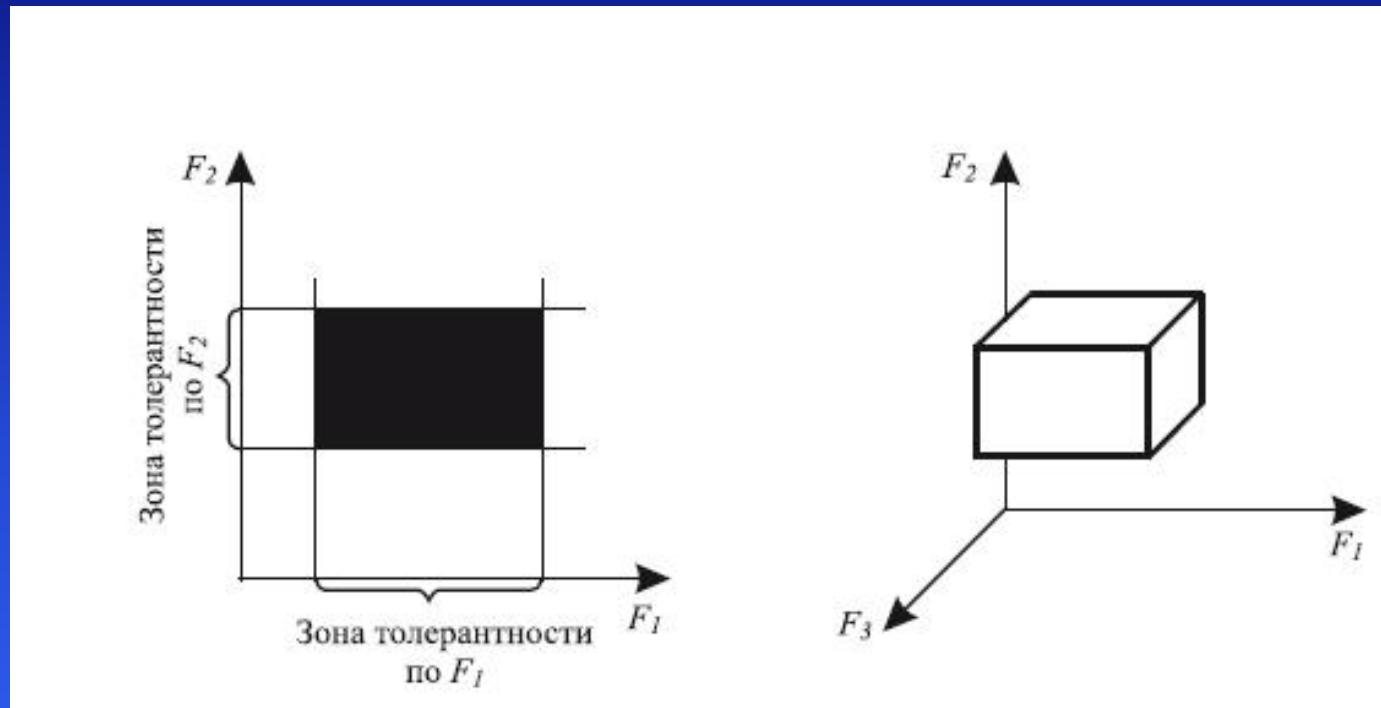
(по Нинбург, 2005)

Экологическая ниша - модель Хатчинсона



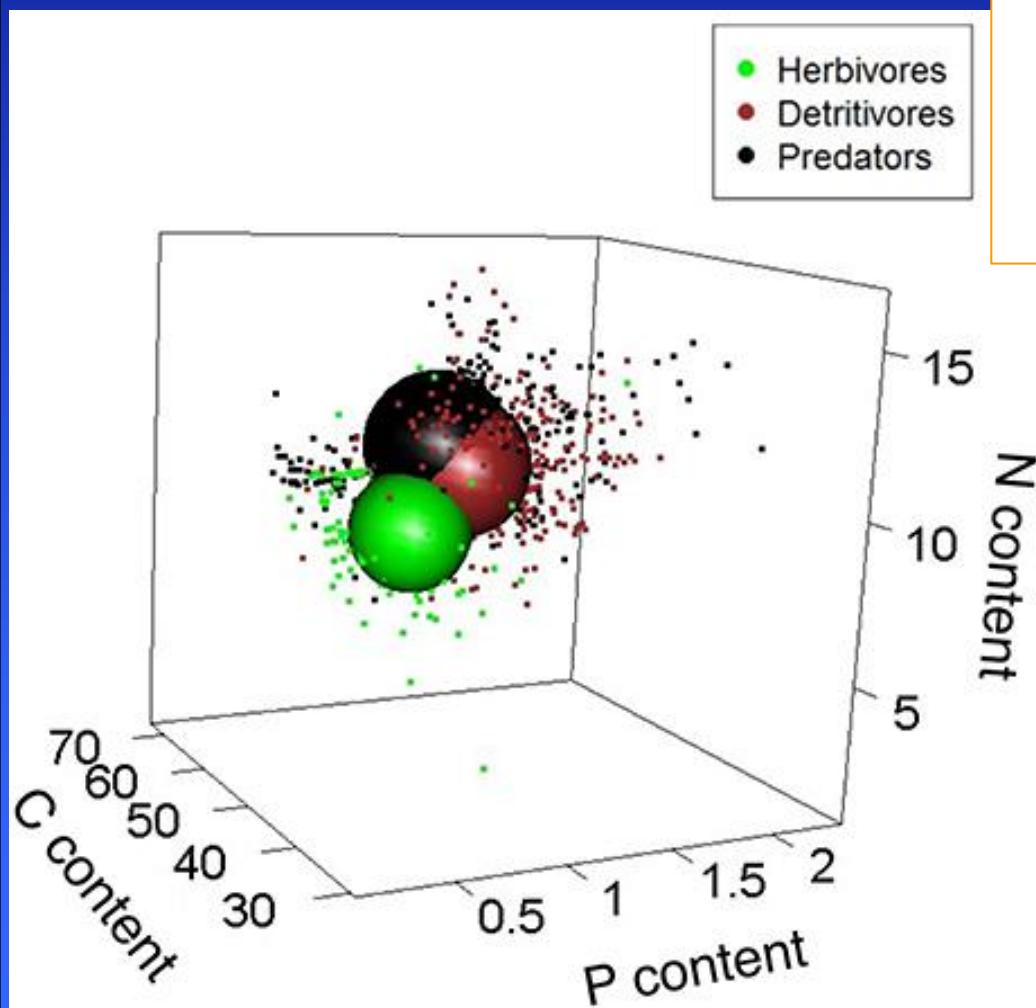
Экологическая ниша - фигура в гиперобъеме значений экологических факторов

Джордж Эвелин
Хатчинсон



http://iknigi.net/books_files/online_html/110157/i_095.png

Подходы к визуализации ниши по Хатчинсону



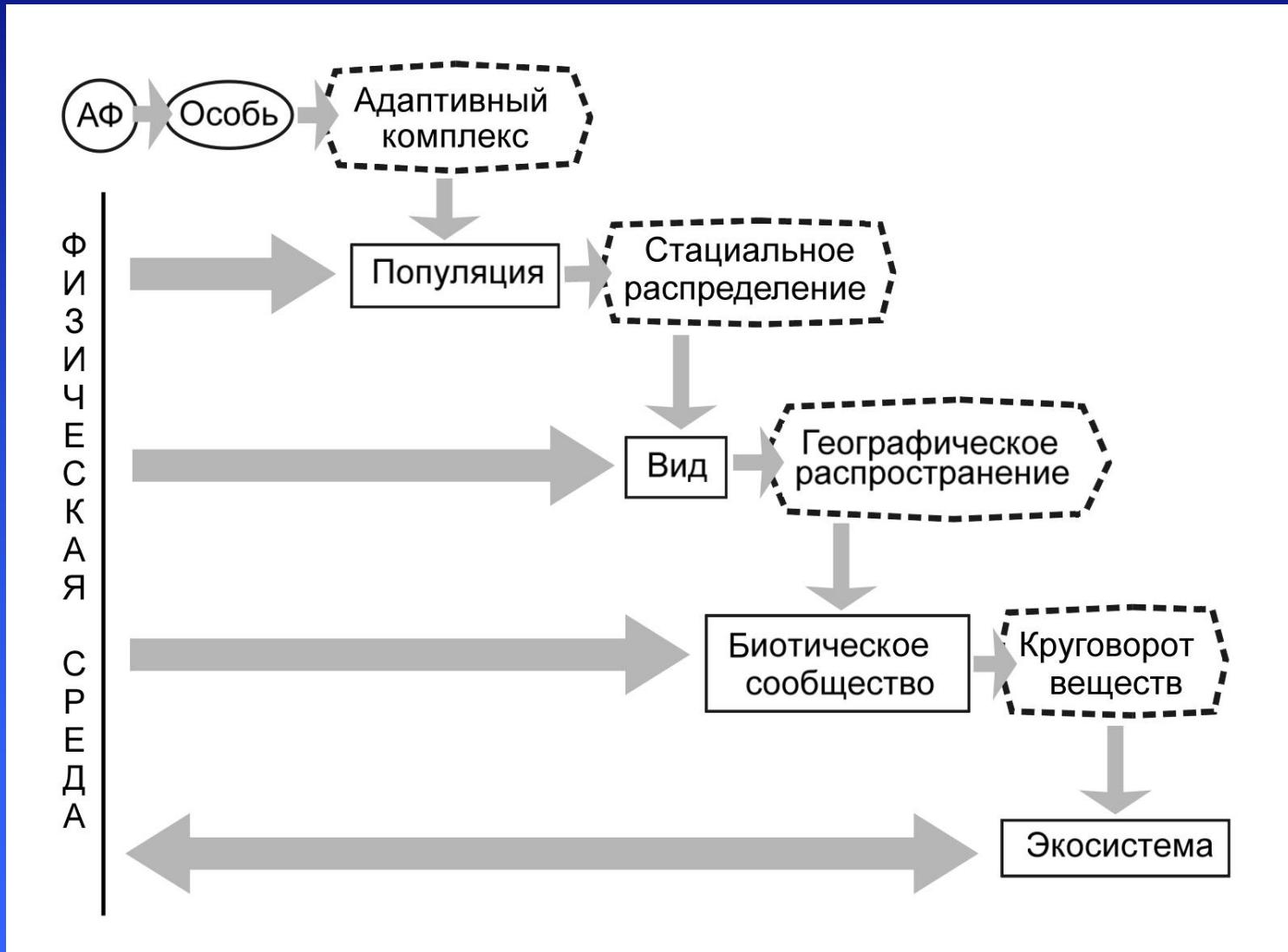
The Multidimensional Stoichiometric Niche

Angélica L. González^{1*}, Olivier Dézerald¹, Pablo A. Marquet^{2,3,4}, Gustavo Q. Romero⁵ and Diane S. Srivastava⁶

¹ Biology Department, Center for Computational and Integrative Biology, Rutgers University, Camden, NJ, United States,
² Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile, ³ Institute of Ecology and Biodiversity, Santiago, Chile, ⁴ The Santa Fe Institute, Santa Fe, NM, United States, ⁵ Departamento de Biología Animal, Instituto de Biología, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil, ⁶ Department of Zoology, Biodiversity Research Centre, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada

Действие экологических факторов на разных уровнях надорганизменных систем

Все надорганизменные системы взаимодействуют со средой



(Бродский, 2006)

Take home message

- Для анализа связи организма со средой обитания необходимо расчленить среду на экологические факторы.
- Факторы должны поддаваться измерению.
- Может быть много разных классификаций факторов в зависимости от основания классификации.
- Существует два крайних варианта пространственной организации среды обитания: градиенты и мозаика.
- Основная форма организации среды обитания - это градиенты факторов.

Take home message

- Факторы среды неравнозначны: есть ведущие и второстепенные факторы.
- Лимитирующие факторы - параметры среды, которые в данном местообитании наиболее сильно отклоняются от оптимума.
- Реакция организмов на воздействие факторов выражается куполовидной кривой.
- Форма этой кривой может сильно варьировать.
- Основные источники вариации: эволюционные процессы, влияние сигнальных факторов, взаимодействия с другими факторами.
- Экологическая ниша - обобщенная характеристика связи организма со всем комплексом факторов среды.

Что почитать

- Бродский А. К. Общая экология: учебник для высших заведений. - 2-е изд. - М. издательский центр «Академия». - 2007. - 256 с. Глава 3
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems. Chapter 2.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т.1. М.: Мир. 1989. Глава 2.
- Про влияние температуры
 - <https://ppt-online.org/218059>

Опорный глоссарий

Абиогенные факторы

Абиотические факторы

Адаптивный комплекс

Акклимация

Апериодические факторы

Биогенные факторы

Биотические факторы

Ведущие факторы

Витальные факторы

Вторичные периодические факторы

Второстепенные факторы

Гетеротопные организмы

Градиент факторов

Диапазон оптимума

Диапазон угнетения

Закон Либиха

Закон Шелфорда

Классификации экологический факторов

Криопротекторы

Криптические виды

Опорный глоссарий

Купол толерантности
Летальный диапазон
Лимитирующие факторы
Осмоконформеры
Осморегуляторы
Первичные периодические факторы
Порог развития
Правило суммы эффективных температур
Ресурсы
Сигнальные факторы
Стенобионты
Уровень благосостояния организма

Условия
Факторы, зависящие от плотности популяции
Факторы, не зависящие от плотности популяции
Фотопериодизм
Эврибионты
Экоклин
Экологическая ниша по Хатчинсону
Экологический фактор
Экотипы
Эктотермы
Эндотермы
Эффективная температура