

# Аутэкология

*Вадим Михайлович Хайтов  
к.б.н.  
кафедра Зоологии  
беспозвоночных  
[polydora@rambler.ru](mailto:polydora@rambler.ru)*

# Уровни организации живых систем



*Биосфера*



*Ландшафты*



*Сообщества  
(экосистемы)*



*Популяционные  
группировки*



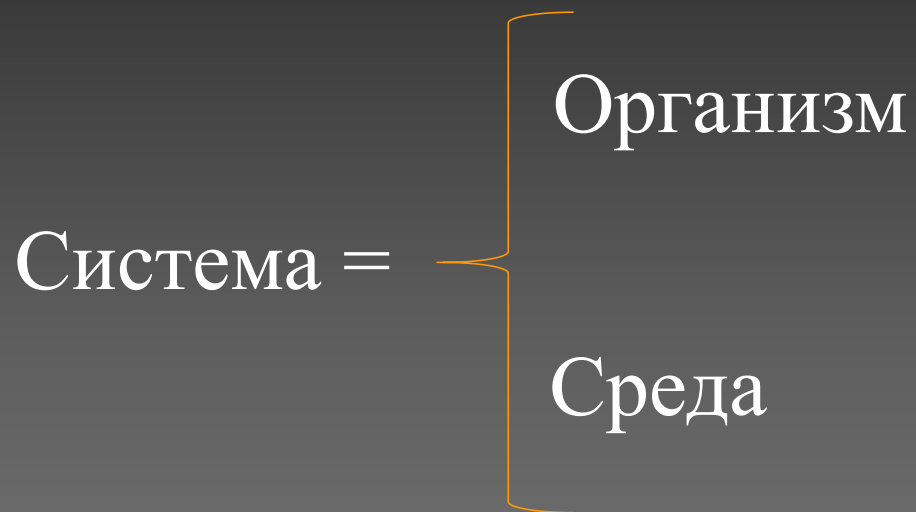
*Организмы*

*Надорганизменные  
живые системы -  
область интереса  
экологии*

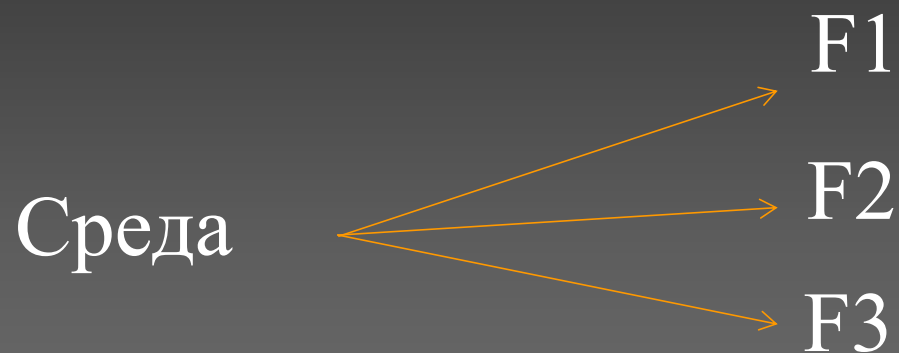


Как устроена надорганизменная  
система, если мы изучаем влияние  
условий среды на организм?

# Предмет аутэкологии



# 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 ( $^{\circ}\text{C}$ )
- Соленость ( $\text{‰}$ )
- Освещенность ( $\text{Ф/м}^2$ )
- Концентрация  $\text{O}_2$
- Концентрация  $\text{CO}_2$
- Уровень радиации  
( $\text{Кл/кг}$ )

## 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 истощаемости

- Условия

- Температура
- Освещенность
- Влажность

- Ресурсы

- Пространство
- Пищевые объекты
- Ископаемые  
источники энергии
- Возобновляемые  
источники энергии



# 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 или формулы

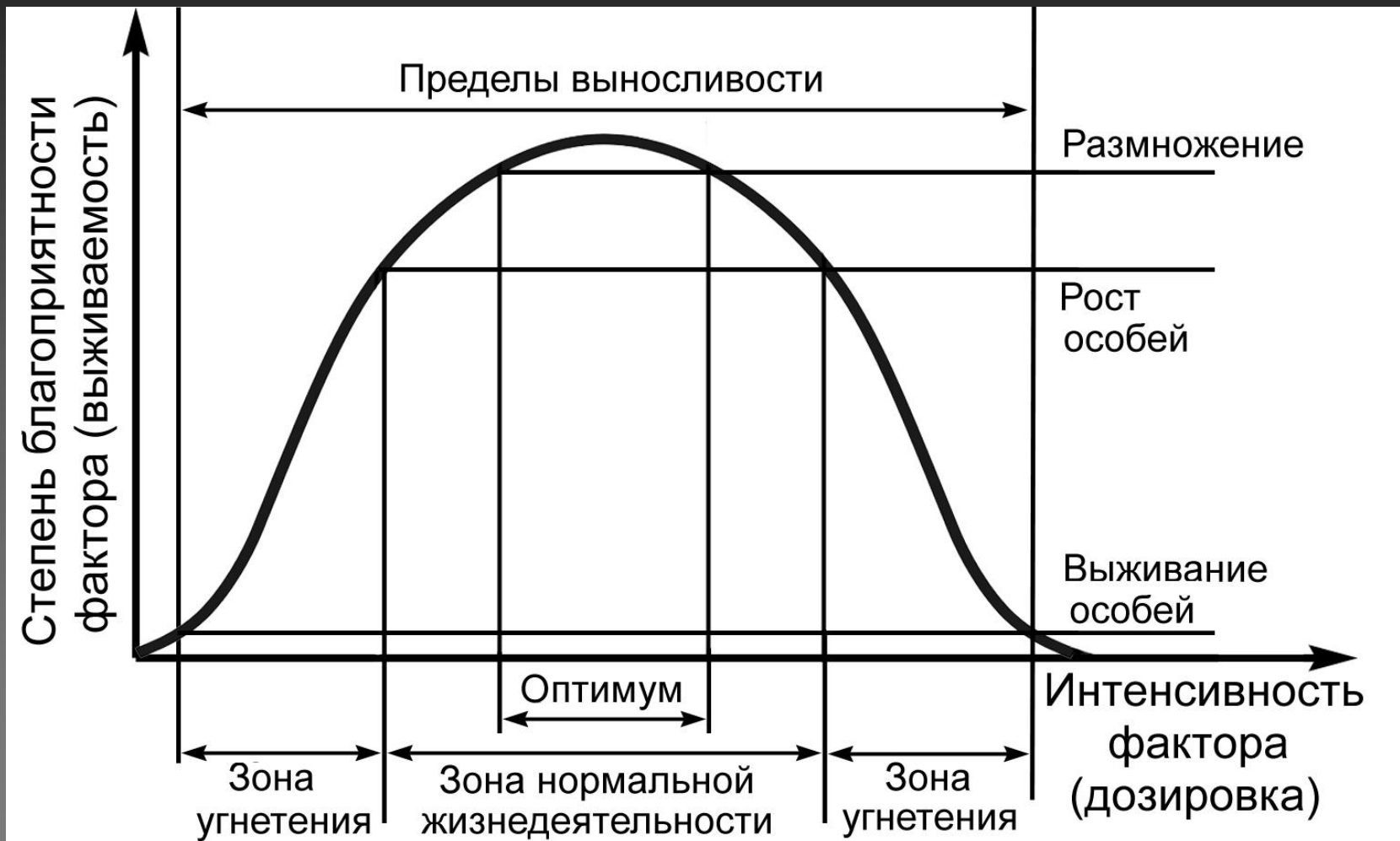
Что по осям?



# Уровень благосостояния организма

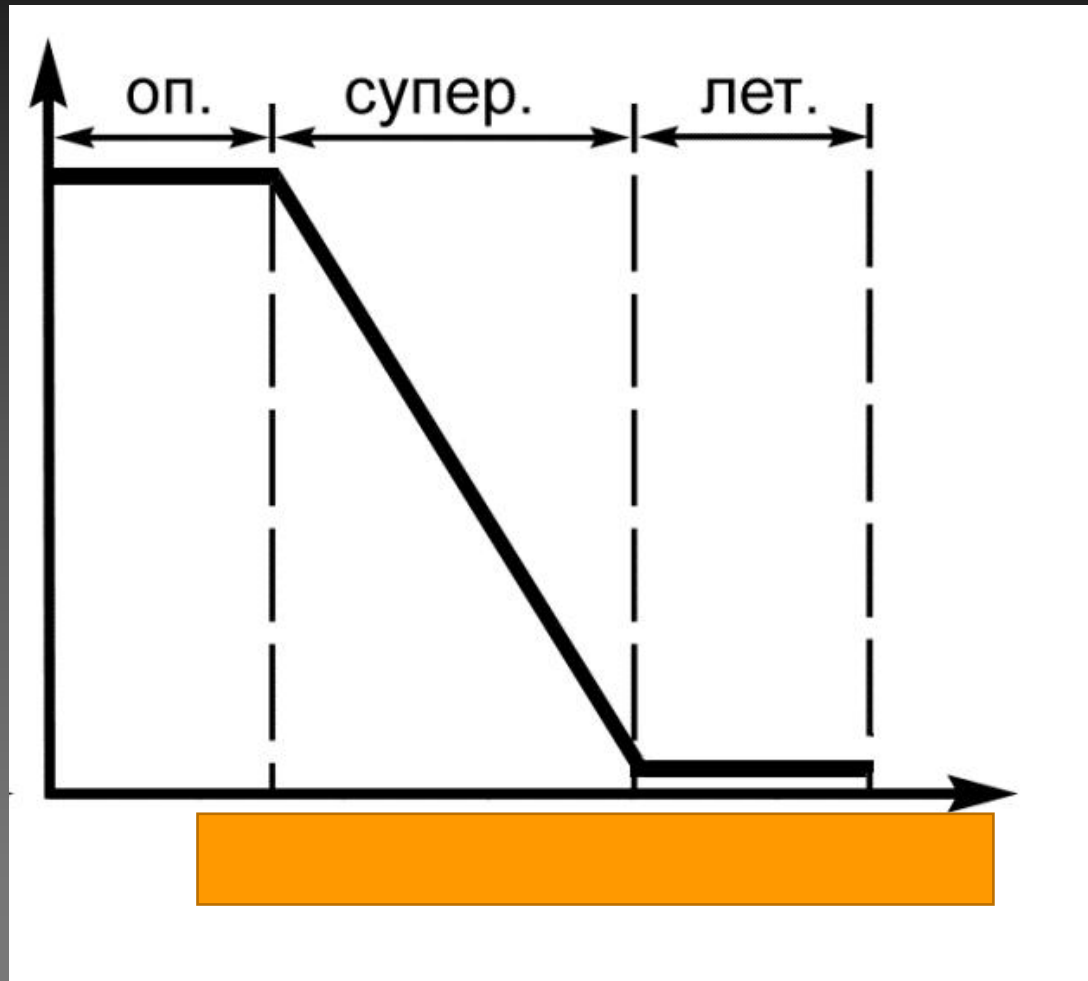
- Универсальный показатель - удельное количество потомков, доживших до размножения (очень трудно оценивать)
- Для каждого вида существуют свои корреляты:
  - Продолжительность развития
  - Продолжительность жизни
  - Интенсивность дыхания
  - Интенсивность питания
  - Доля выживших
  - Интенсивность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

# Зависимость уровня благосостояния от интенсивности влияния фактора



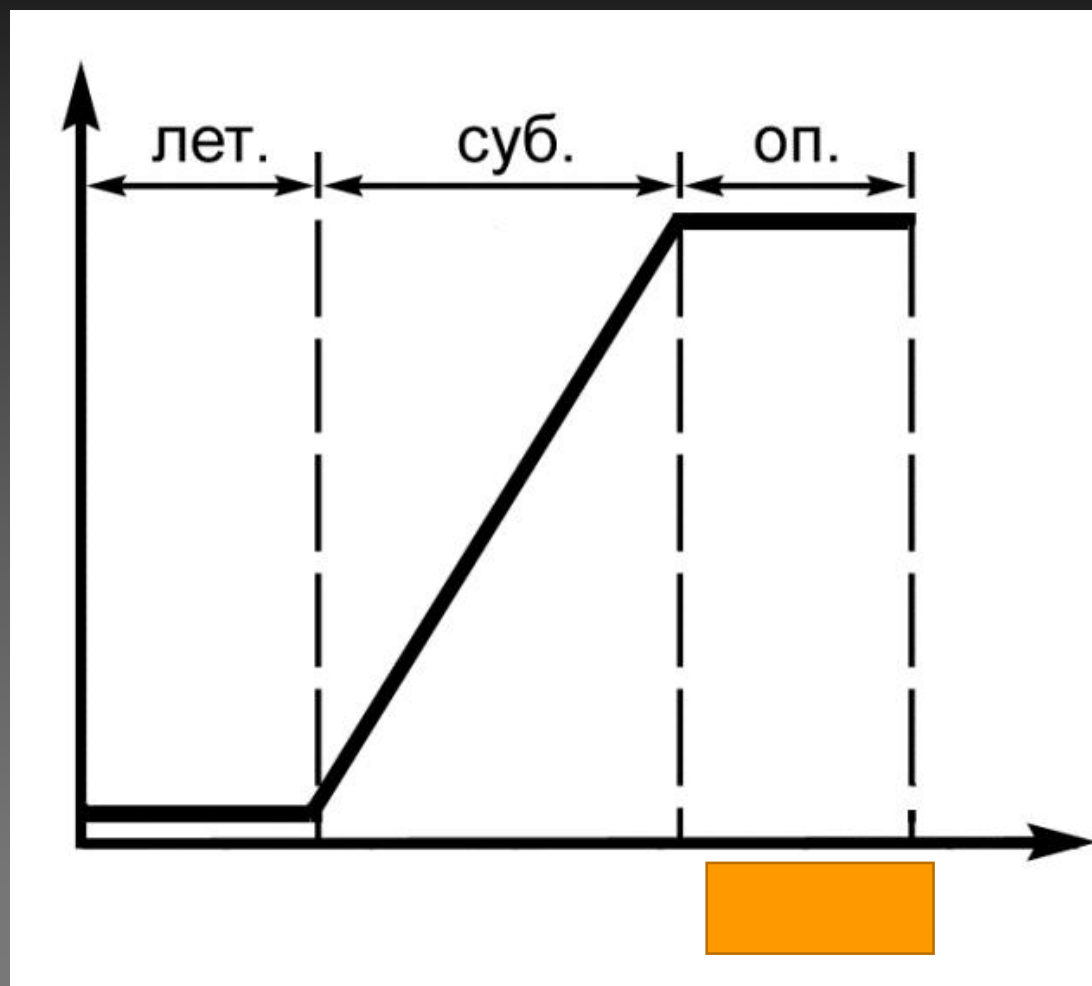
Бродский, 2006

# Бывает не только «купол»



Бродский, 2006

# Бывает не только «купол»



*Но...*

*Бродский, 2006*

# Много еды не всегда хорошо...

Marine Biology 50, 195–207 (1979)

MARINE BIOLOGY

© by Springer-Verlag 1979

## Relationships between Seston, Available Food and Feeding Activity in the Common Mussel *Mytilus edulis*

J. Widdows, P. Fieth and C.M. Worrall

Institute for Marine Environmental Research; The Hoe, Plymouth, Devon, England

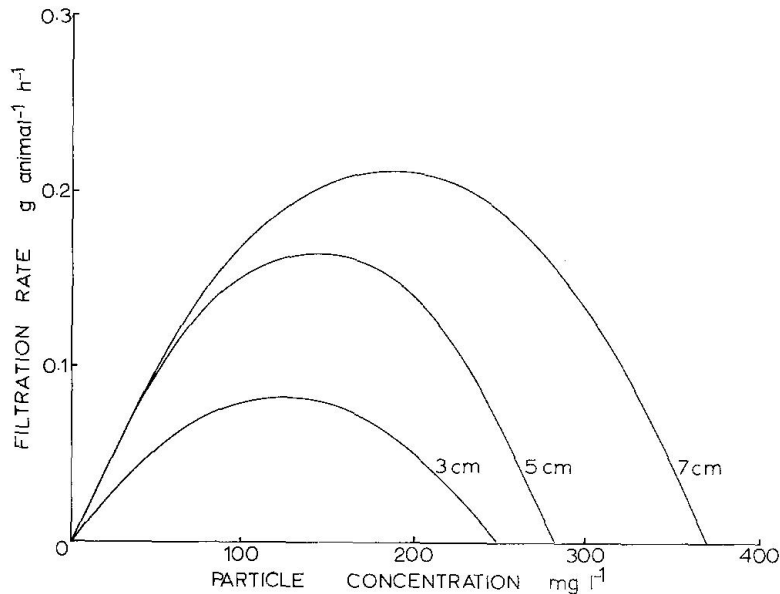


Fig. 3. *Mytilus edulis*. Effect of particle concentration on filtration rate of three size classes (3, 5 and 7 cm shell length)

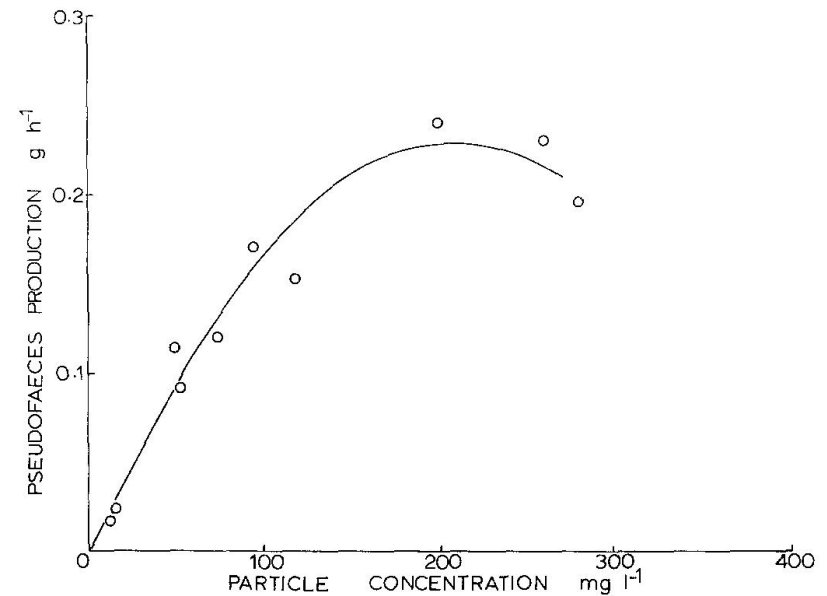


Fig. 4. *Mytilus edulis*. Effect of seston concentration on rate of pseudofaeces production for 7 cm mussel. Curve fitted by eye

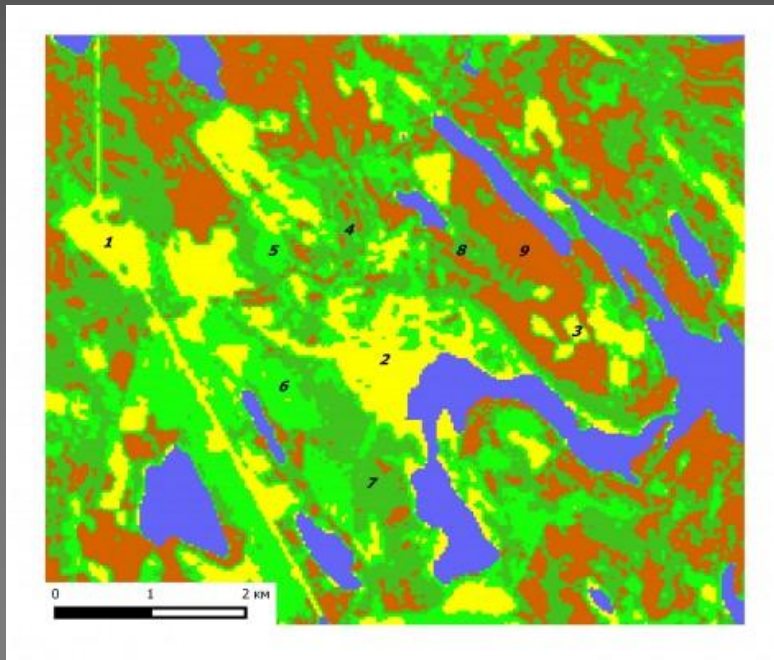
При высокой концентрации фитопланктона мидии начинают формировать псевдофекалии, то есть затрачивать энергию на удаление избытков пищи.

# Структура среды обитания

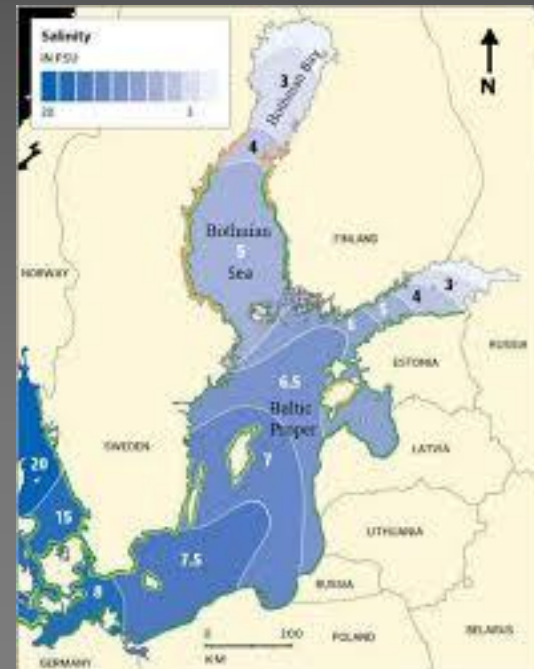
Практически все, что входит в  
область компетенции экологии,  
имеет пространственную  
выраженность

# Два типа пространственной организации среды обитания

- Градиенты
- Мозаика (patchiness)

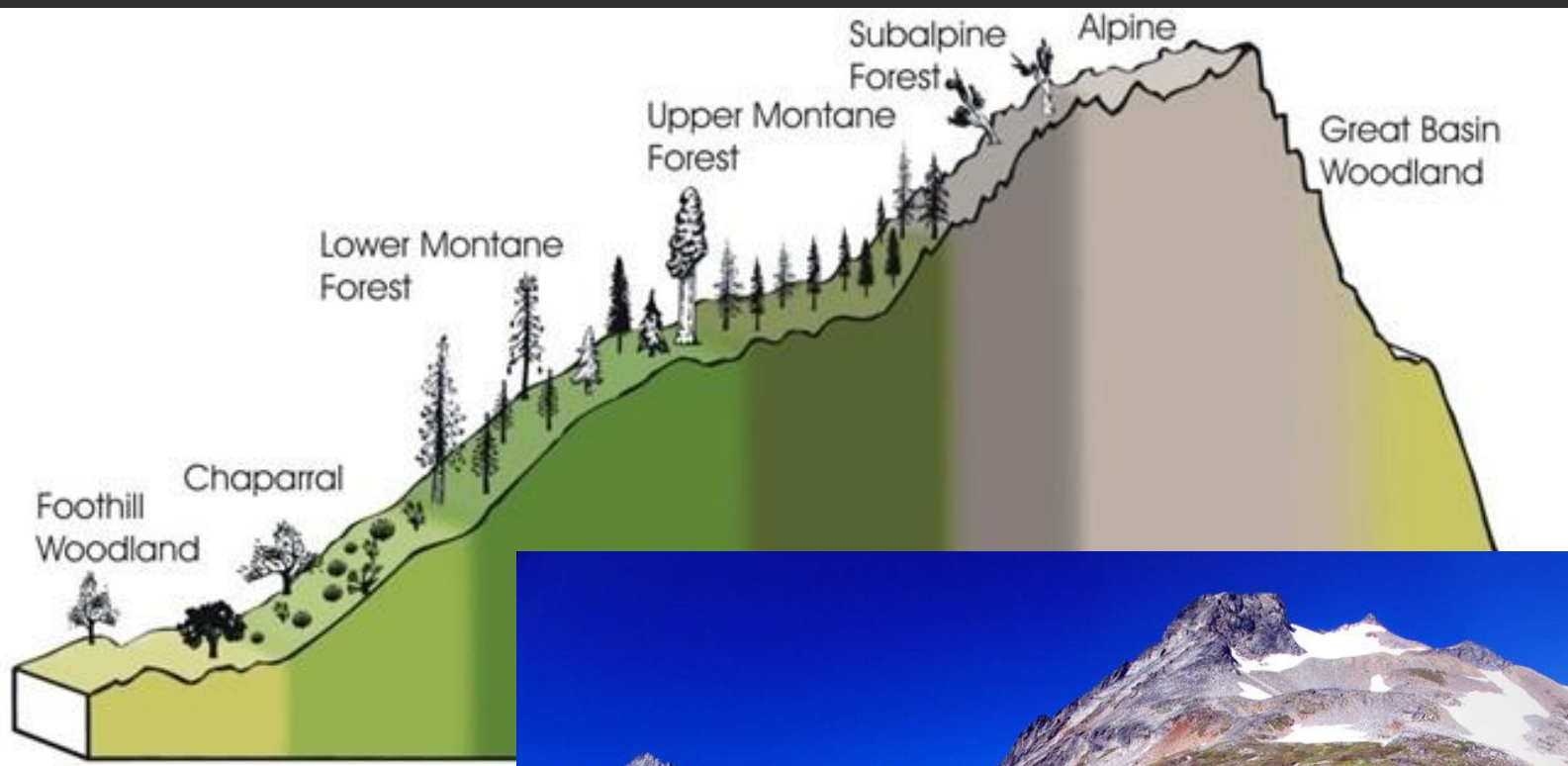


Коросов и др., 2015



Schagerström, 2015

# Градиенты факторов приводят к формированию зональности в распределении горной растительности



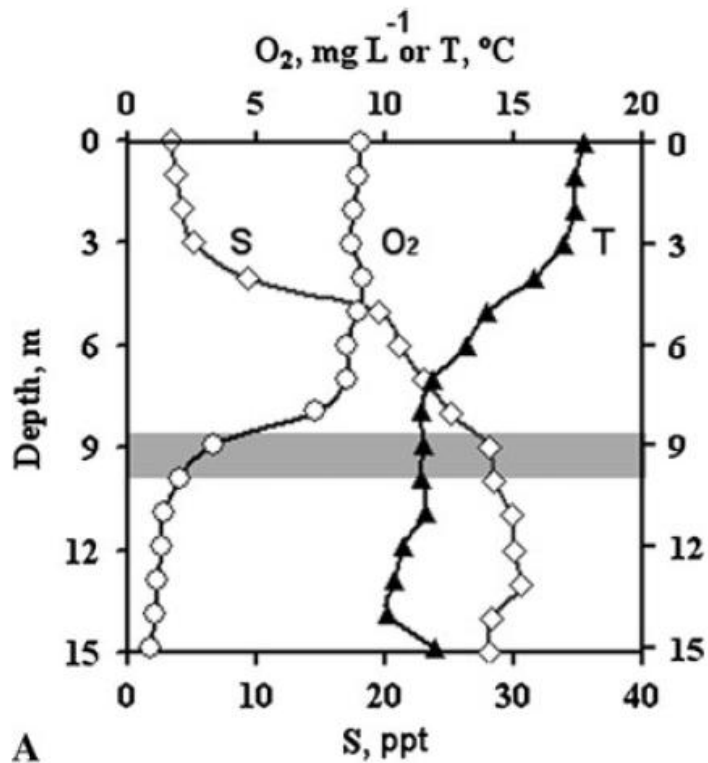
# Градиенты могут быть очень крутыми

Polar Biol (2014) 37:297–310  
DOI 10.1007/s00300-013-1431-4

ORIGINAL PAPER

## Marine Lake Mogilnoe (Kildin Island, the Barents Sea): one hundred years of solitude

Petr Strelkov · Natalia Shunatova · Mikhail Fokin ·  
Nikolay Usov · Mikhail Fedyuk · Sergey Malavenda ·  
Olga Lubina · Alexey Poloskin · Sergei Korsun

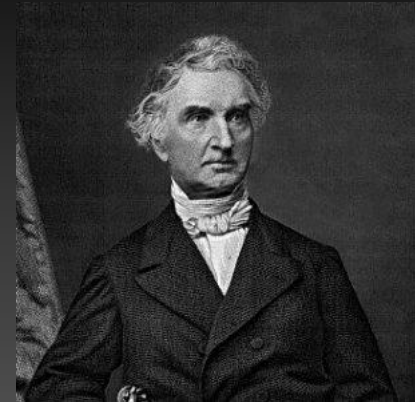


- В меромиктических водоемах возникает двуслойная вода: снизу соленая сверху пресная.
- Граница между слоями очень резкая.

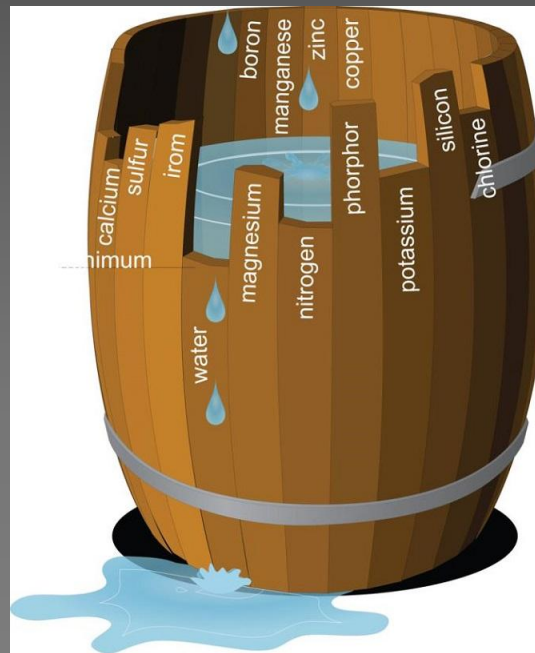
# Лимитирующие факторы

# 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](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b2/Justus_von_Liebig.jpg)



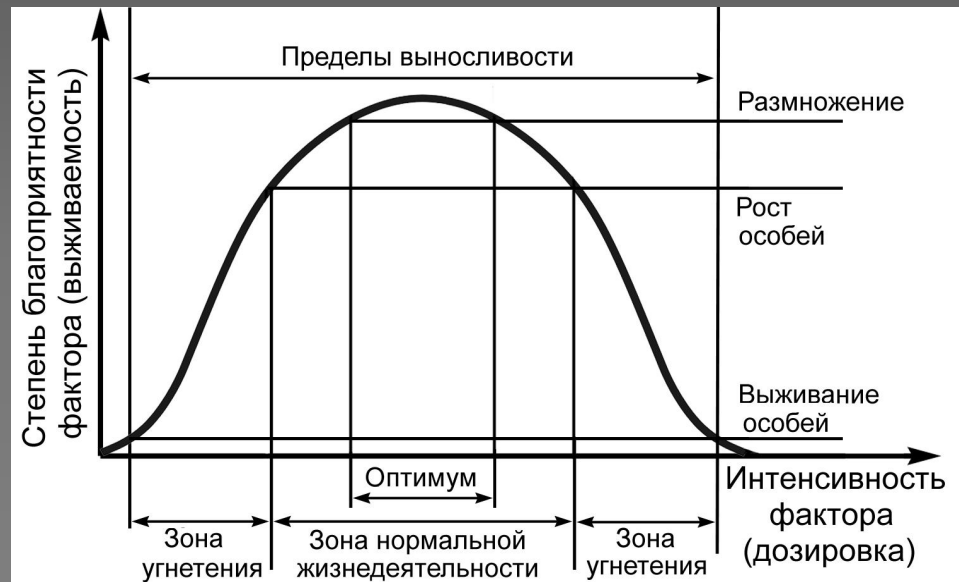
<http://fertsmart.dairyingfortomorrow.com.au/wp-content/uploads/2013/05/Figure-3.1.jpg>

# 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>

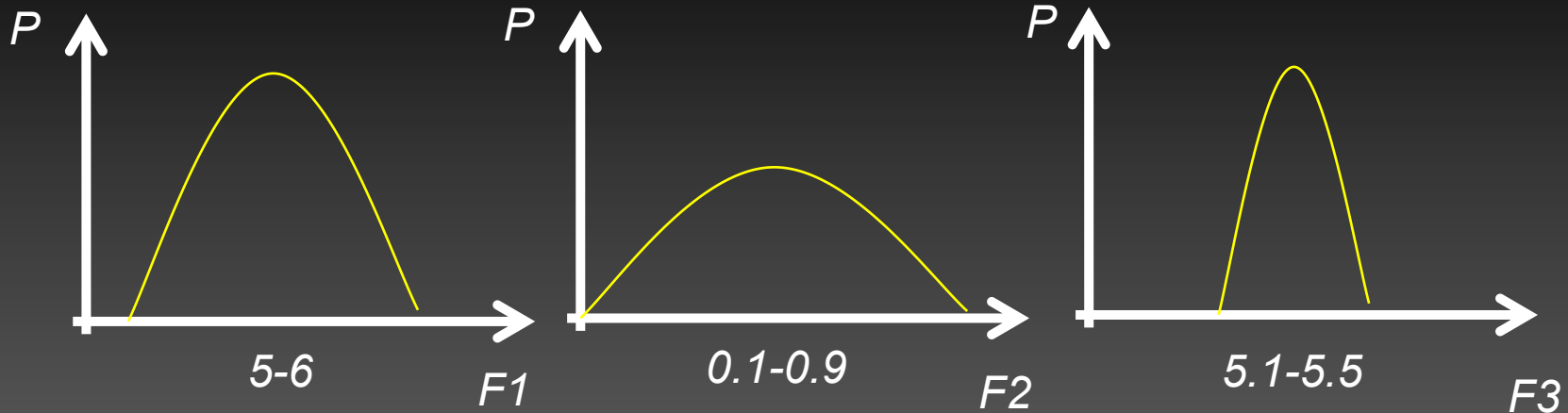


- Лимитирующий фактор - компонент среды обитания, наиболее сильно отклоняющийся от оптимального значения для *данного* вида в *данном* местообитании.
- Лимитирующий фактор - компонент среды, который ограничивает рост, обилие или распространение организмов.

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



# Наблюдения в лаборатории



$F_1 = 2.0$   
 $F_2 = 0.5$   
 $F_3 = 5.2$

$F_1 = 5.5$   
 $F_2 = 0.6$   
 $F_3 = 5.0$

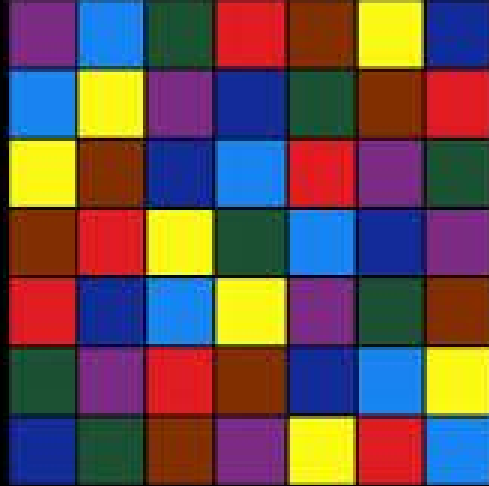
$F_1 = 5.5$   
 $F_2 = 0.05$   
 $F_3 = 5.2$

$F_1 = 5.5$   
 $F_2 = 0.05$   
 $F_3 = 5.9$

Что можно  
сказать про  
факторы среды  
на каждой из  
площадок?

Как изучают влияние  
экологического фактора?

# Экспериментальные “делянки” с разными сочетаниями значений факторов



*Fisher, 1935*

## The Design of Experiments

By

Sir Ronald A. Fisher, Sc.D., F.R.S.

Arthur Balfour Professor of Genetics, University of Cambridge; Honorary Member, American Statistical Association and American Academy of Arts and Sciences; Foreign Member American Philosophical Society; Foreign Associate of the National Academy of Sciences of the United States of America; formerly Galton Professor, University of London; Foreign Member of the Royal Swedish Academy of Sciences and the Royal Danish Academy of Sciences and Letters

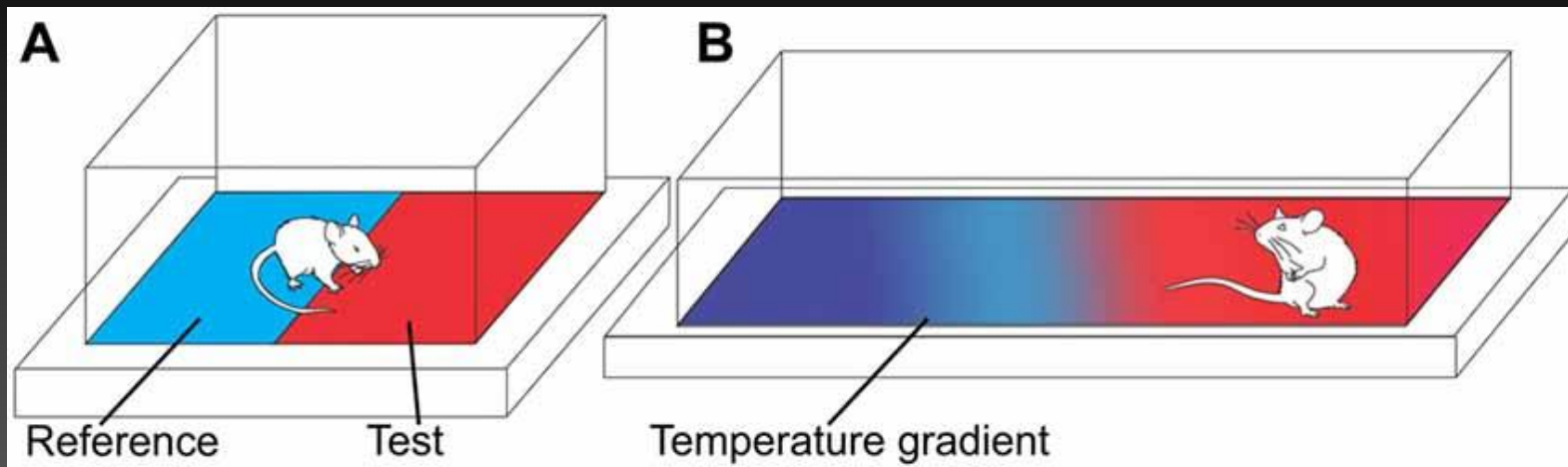
Oliver and Boyd

Edinburgh: Tweeddale Court

London: 98 Great Russell Street, W.C.

*Благодаря исследованиям влияния экологических факторов (удобрений) на сельскохозяйственные растения была создана почва для научной революции в анализе биологических данных*

## *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*)

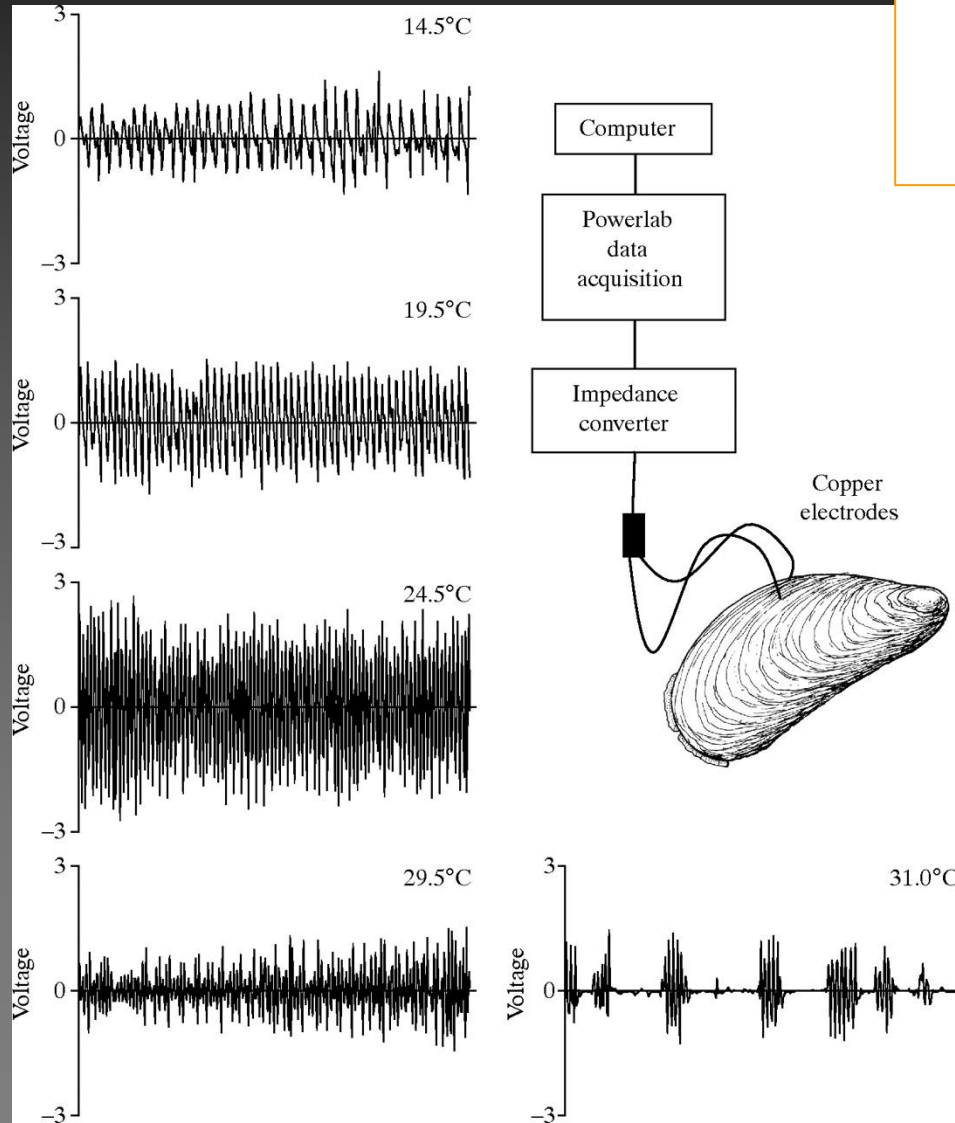
Caren E. Braby\* and George N. Somero†

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

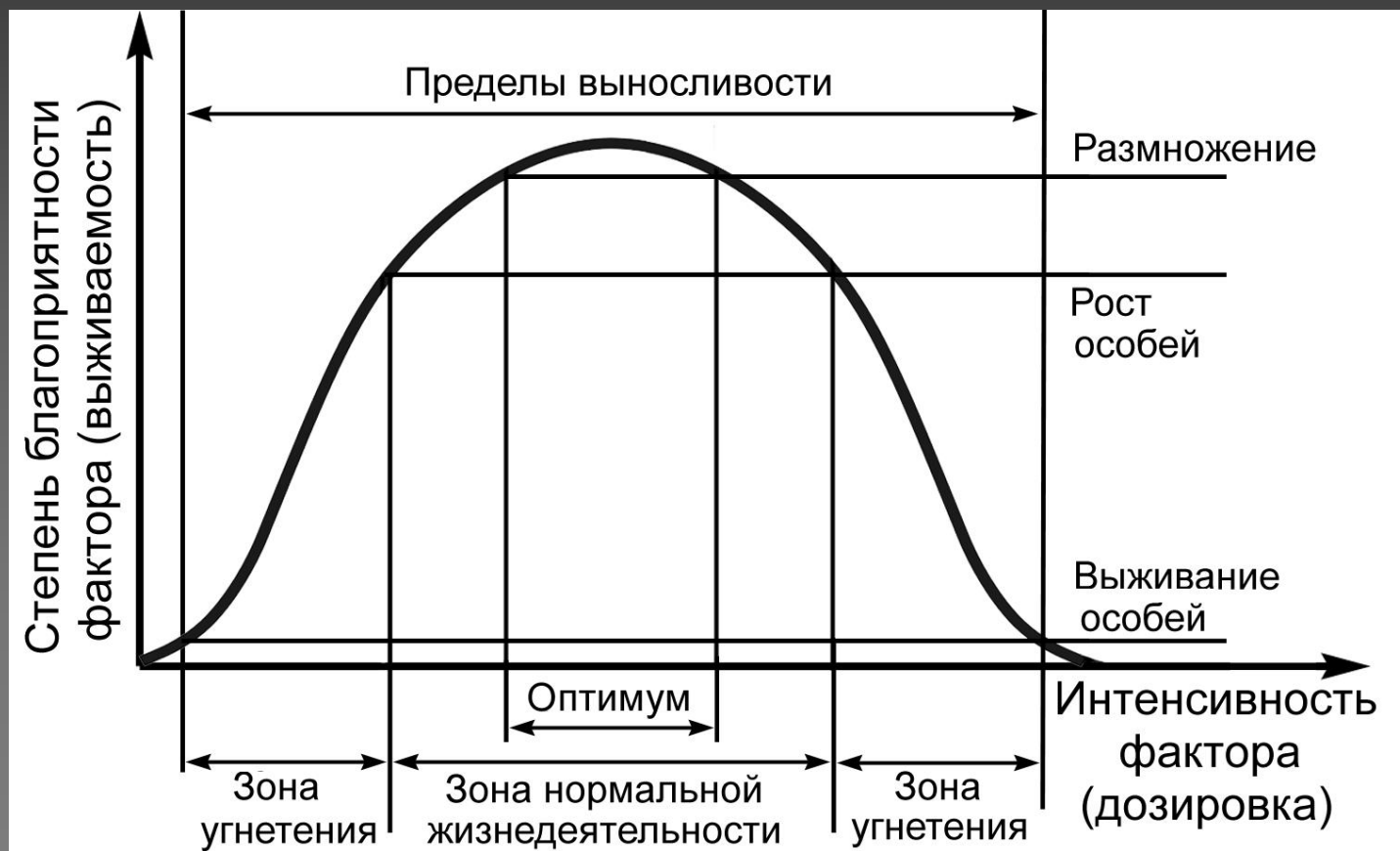


Частота сердцебиения у мидий чутко реагирует на влияние разных экологических факторов

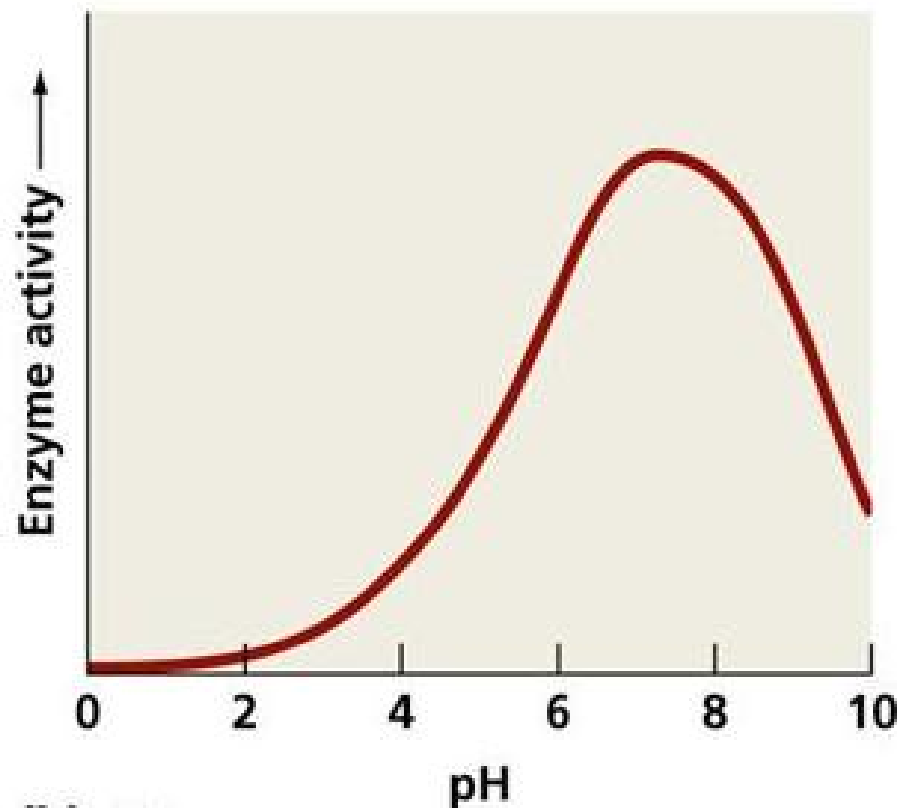
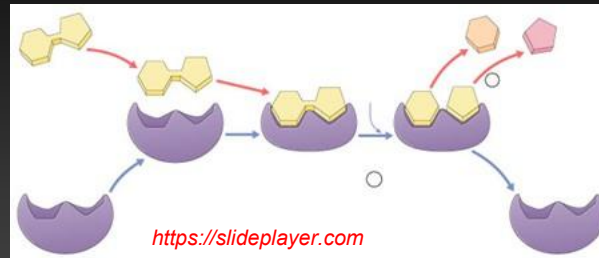
# Как действуют экологические факторы?

*Или почему жизнедеятельность  
организма зависит от внешних  
влияний?*

# Почему зависимость имеет вид колокола?



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

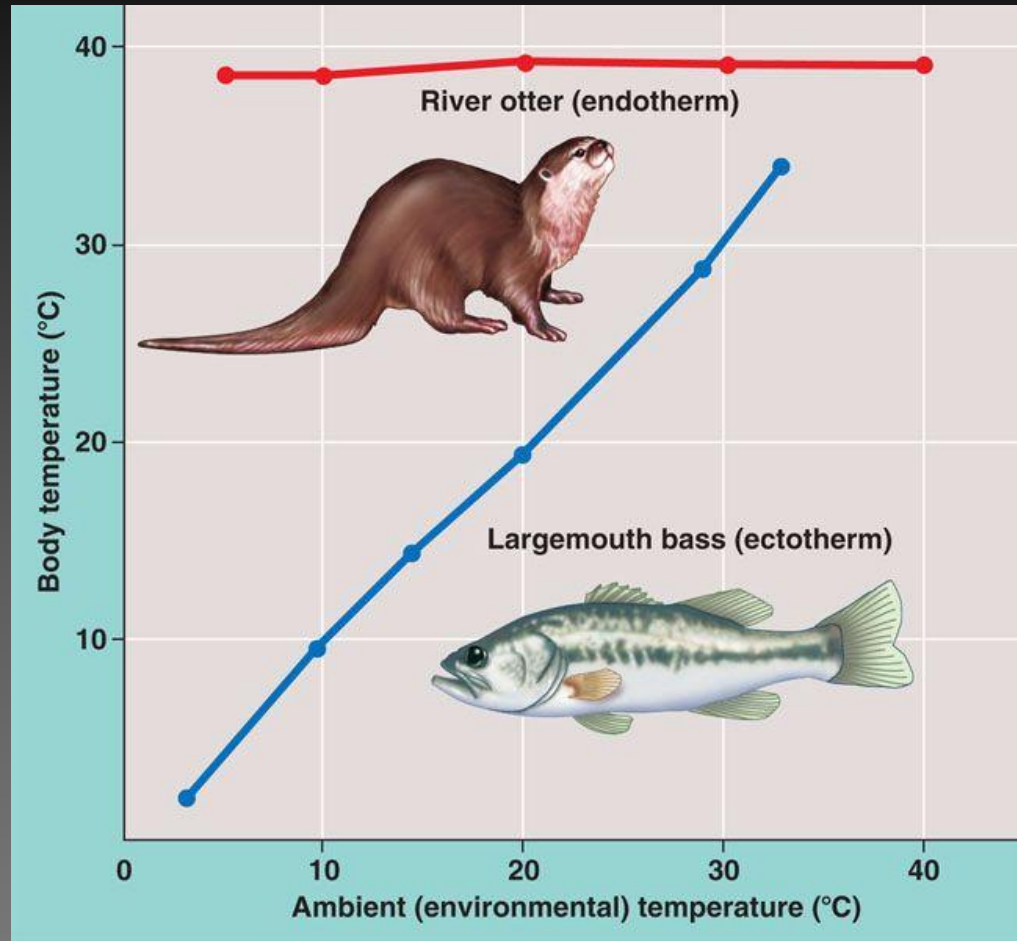


# Какие два экологических фактора есть в среде обитания *любого* организма?

- Температура (температура есть в любой среде для любого организма)
- «Соленость» (клетки всегда живут в растворах, важен осмос)

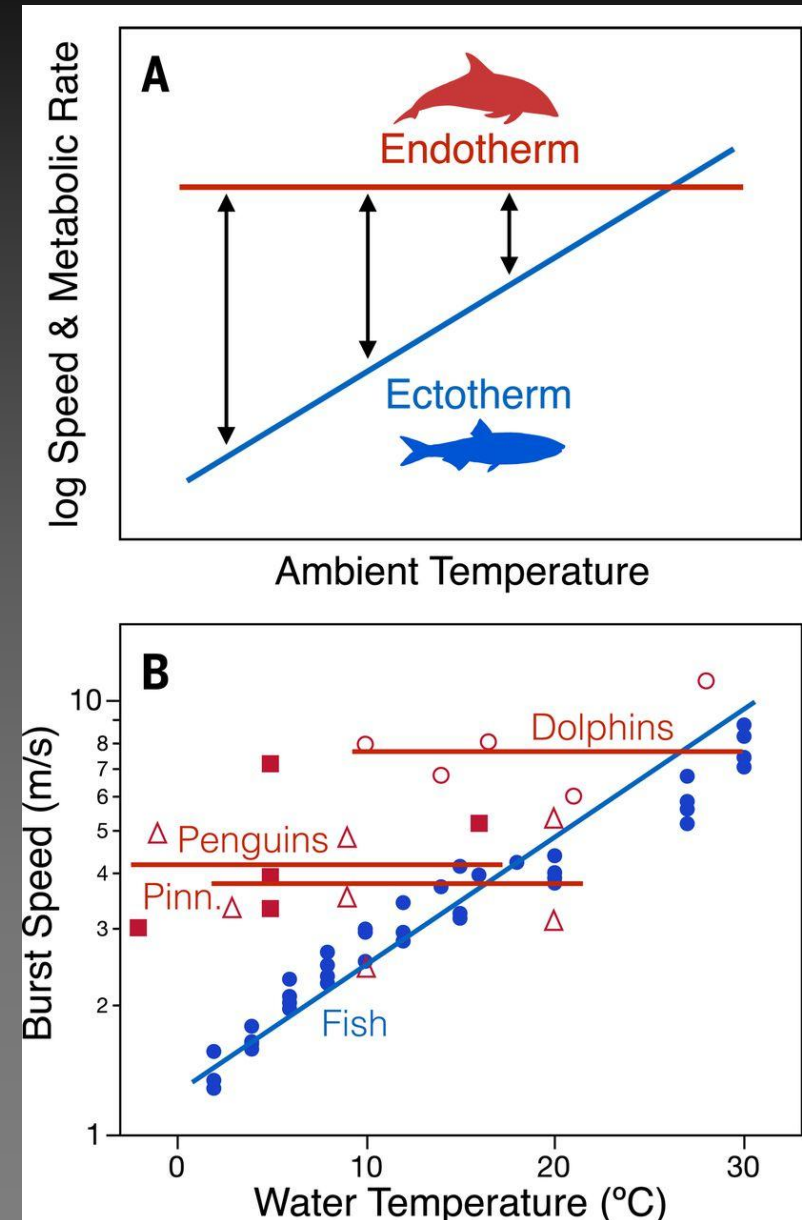
# Влияние температуры

# Эктотермы и Эндотермы

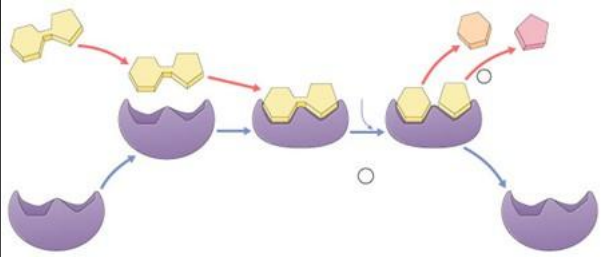


<https://bio1152.nicerweb.com/Locked/media/ch40/thermoregulation.html>

<https://science.sciencemag.org/content/363/6425/eaat4220/tab-figures-data>

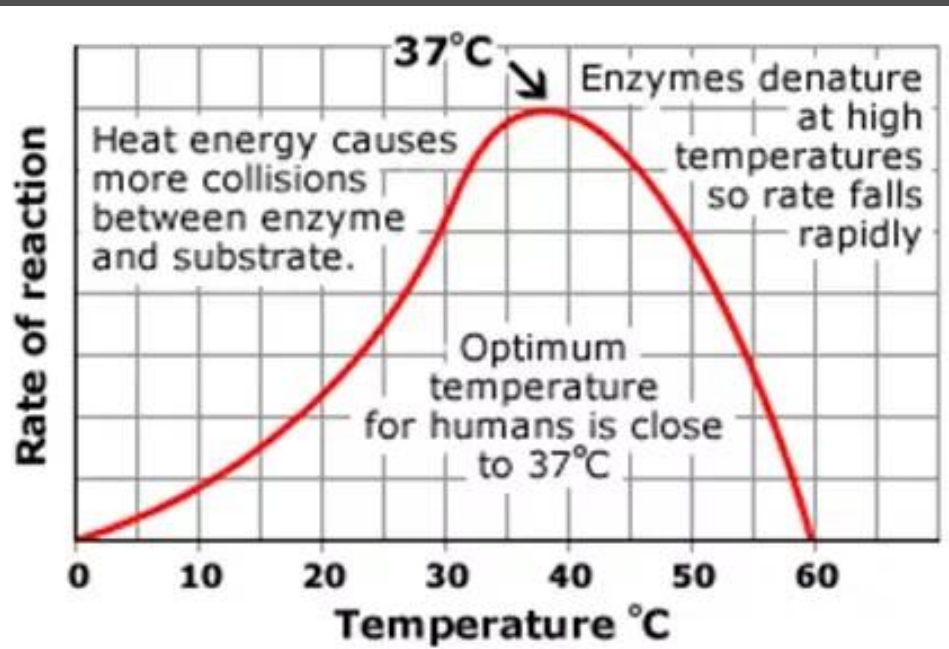


# Активность ферментов и температура



<https://slideplayer.com>

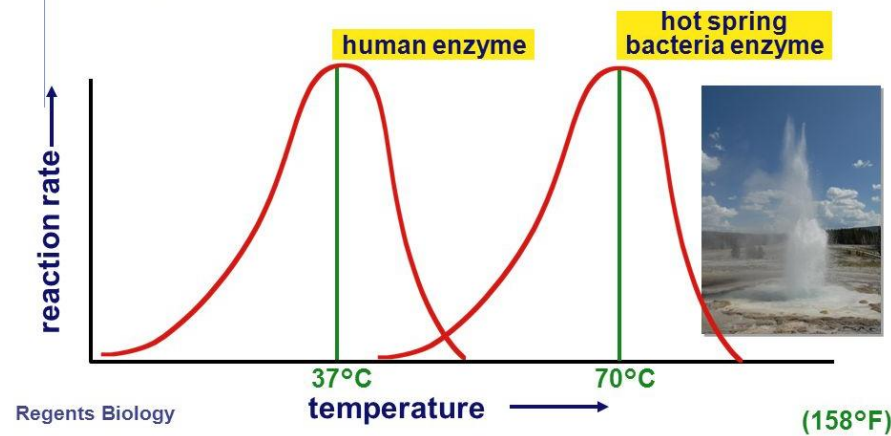
- Физико-химические свойства белков зависят от температуры
- Существуют организмы адаптированные как к низким температурам, так и к высоким



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

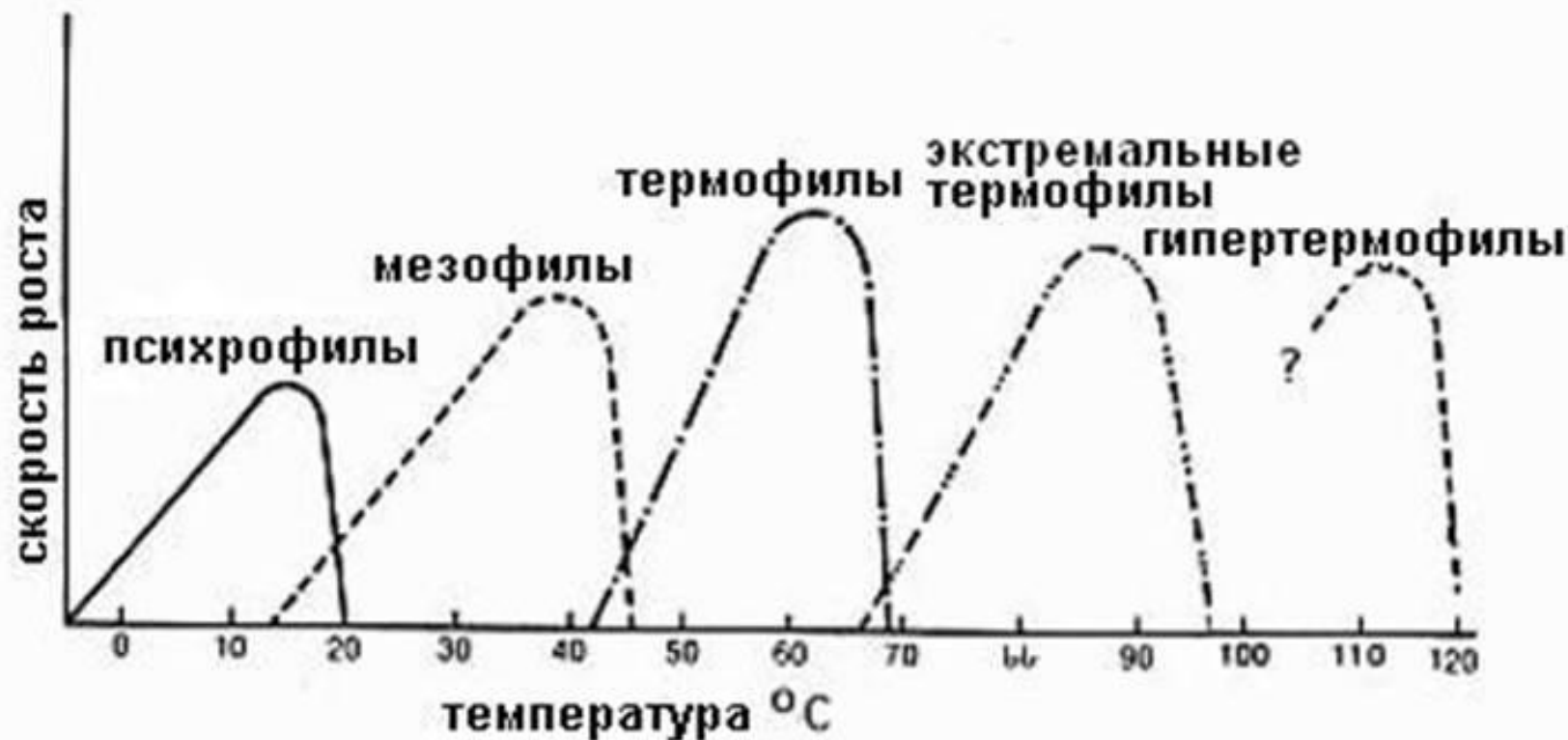
## Enzymes and temperature

- Different enzymes function in different organisms in different environments



<https://slideplayer.com>

# Многообразие микроорганизмов по отношению к температуре



# 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.

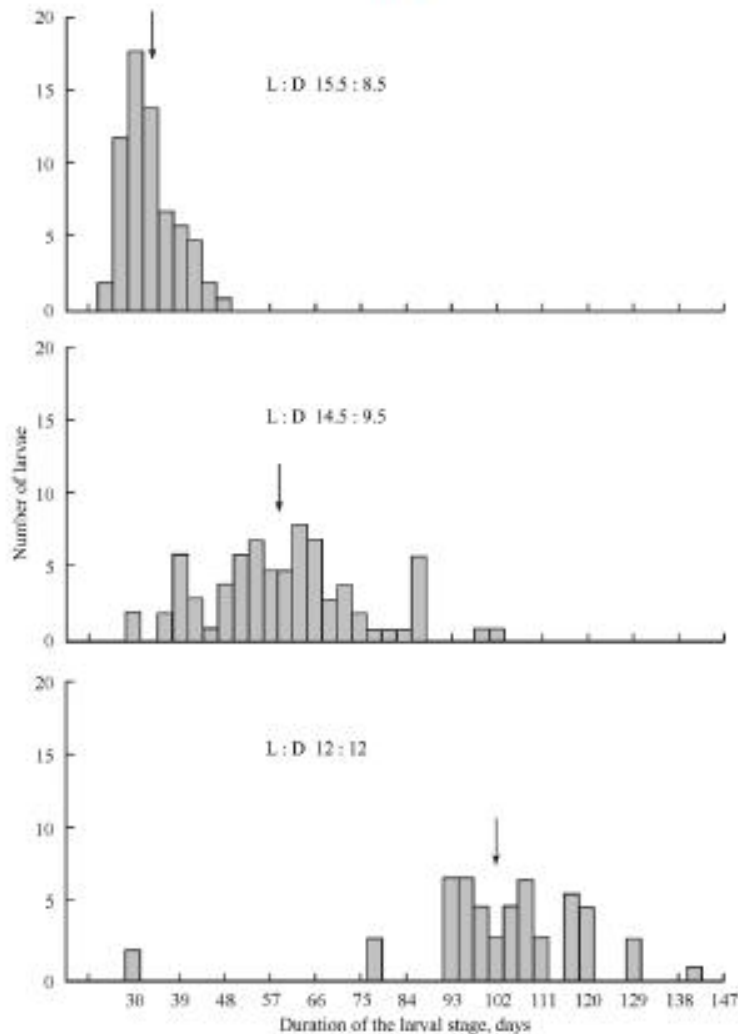


Fig. 6. Influence of the day length (L : D) on the duration of larval development of *Syngrapha otioleugata* (Dyar) at 20°C (population from Japan, 38° N, 140° E). Arrows mark the mean duration of larval development in each regime (after Yamamura et al., 2008b).

ISSN 0013-8738, Entomological Review, 2017, Vol. 97, No. 2, pp. 143–157. © 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<sup>a</sup>, I. V. Sokolova<sup>b</sup>, and D. L. Musolin<sup>c</sup>

<sup>a</sup>St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia  
e-mail: 325mik40@gmail.com

<sup>b</sup>Astrakhan State Biosphere Reserve, Astrakhan, 414021 Russia  
e-mail: ilgas@mail.ru

<sup>c</sup>St. Petersburg State Forest Technical University, St. Petersburg, 194021 Russia  
e-mail: musolin@gmail.com

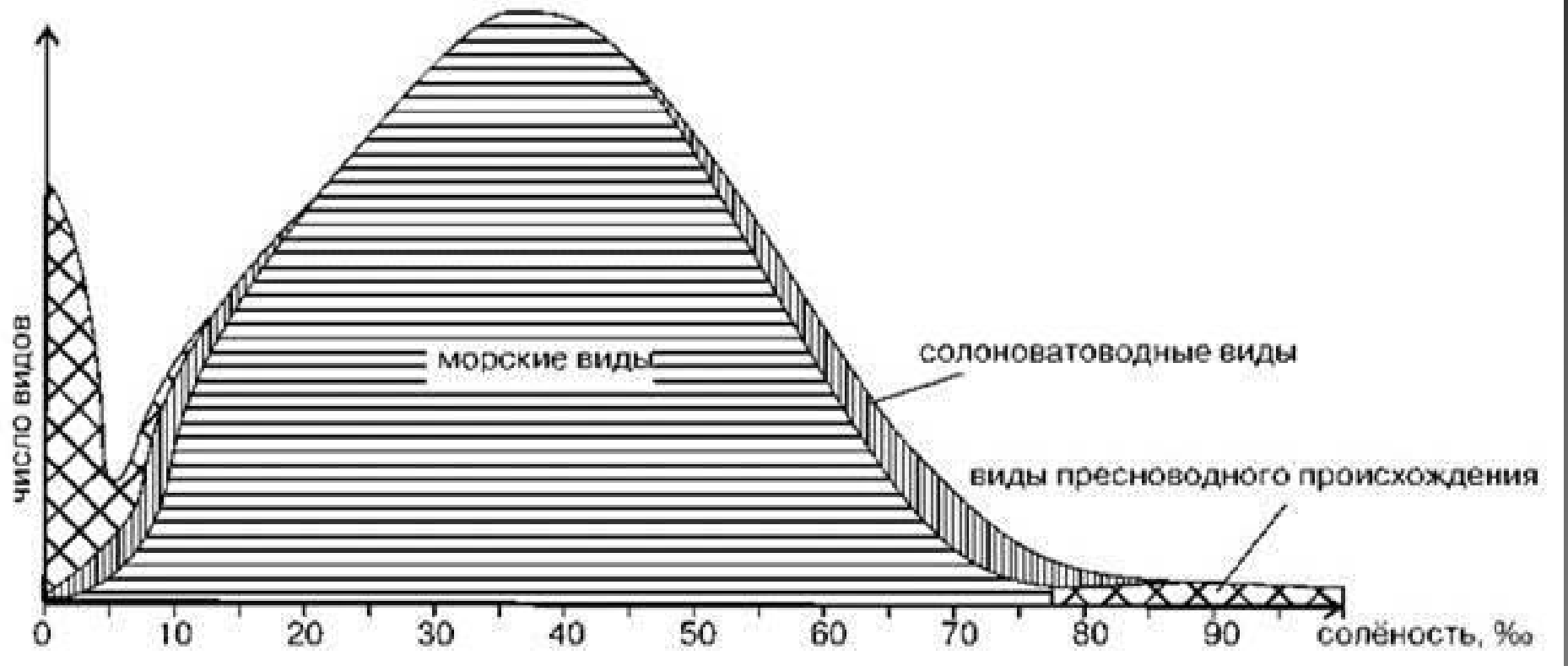
Received June 4, 2016

При разном режиме освещенности продолжительность развития личинок изменяется.



# Влияние солености

# Зависимость числа видов от солености



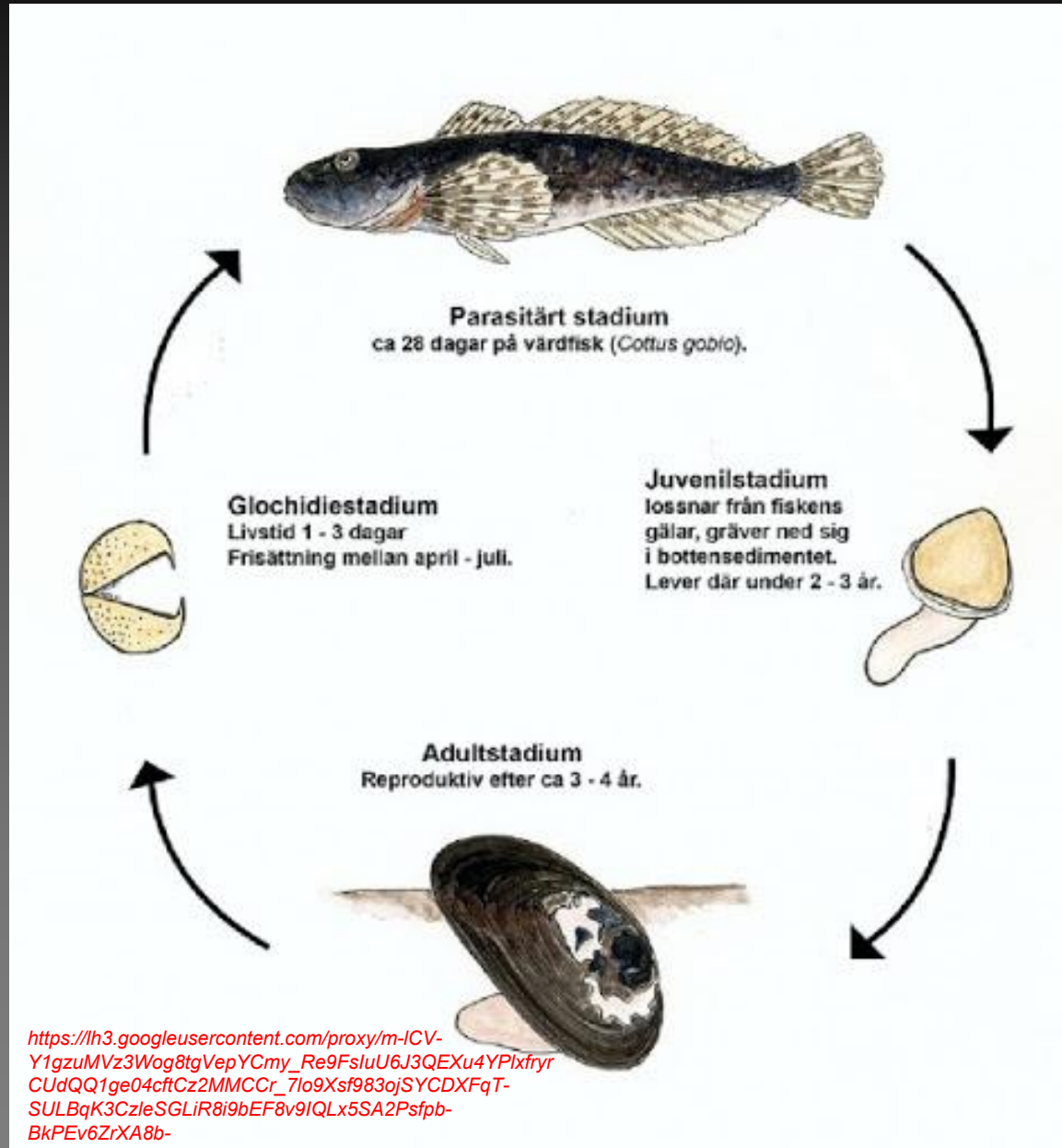
По В.В. Хлебовичу (1962)

# Осмоконформеры и Осморегуляторы



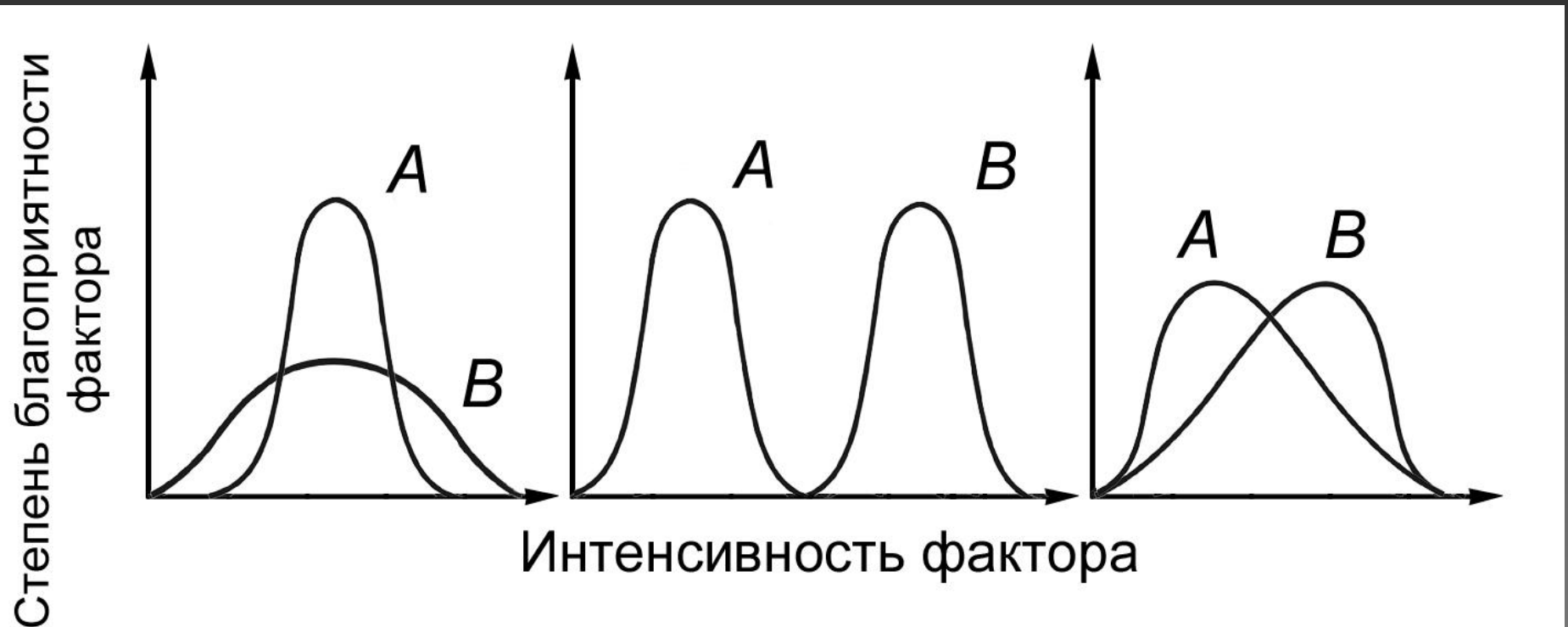
[https://batrachos.com/sites/default/files/pictures/Autecology/5\\_16\\_osmoregulyaciya%20u%20ryb.jpg](https://batrachos.com/sites/default/files/pictures/Autecology/5_16_osmoregulyaciya%20u%20ryb.jpg)

# Жизненный цикл пресноводных двустворок, как результат адаптации к пресной воде



# Многообразие связей организмов с экологическими факторами

# Возможные варианты зависимостей



Бродский, 2006

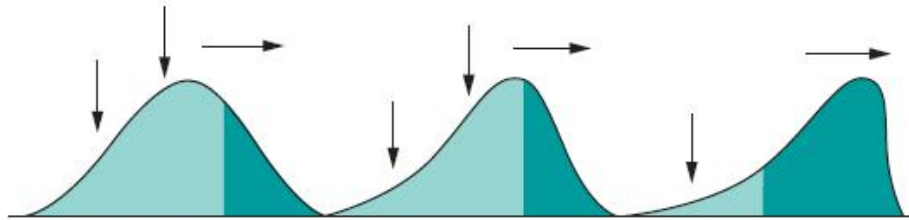
Почему зависимости могут  
выглядеть по-разному?

# Вариации в характере связи организмов и факторов среды

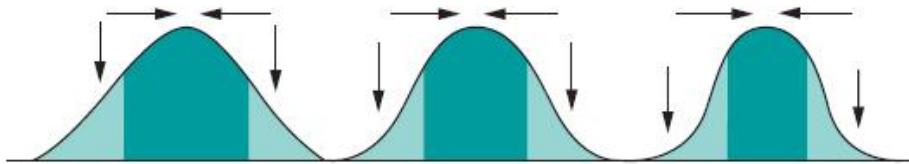
- Таксономические вариации
- Пространственные вариации
- Временные вариации
- Онтогенетические вариации
- Взаимодействия факторов

# Таксономические различия в реакциях на влияние факторов среды

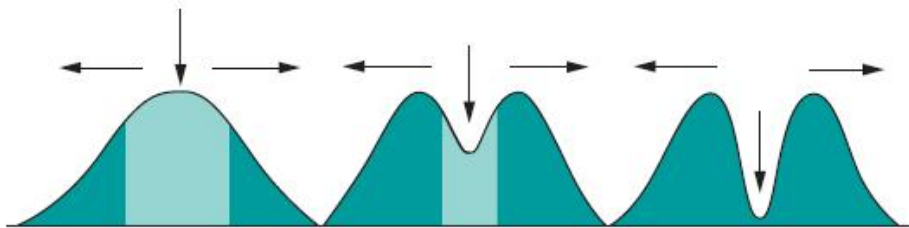
# Три формы естественного отбора



(a) Directional selection



(b) Stabilizing selection



(c) Disruptive selection

*В результате действия естественного отбора может изменяться и форма «купола толерантности».*

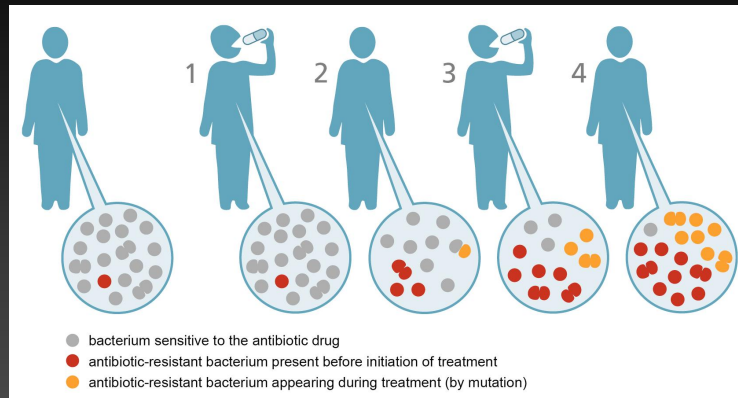
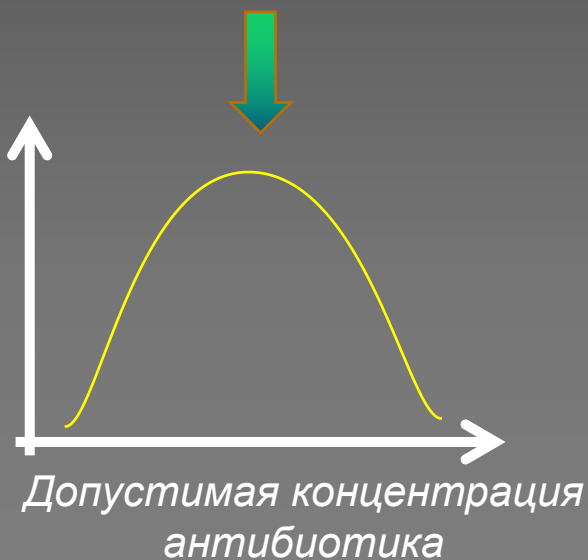
# Антибиотики и бактерии

Изменение  
структуры  
популяции

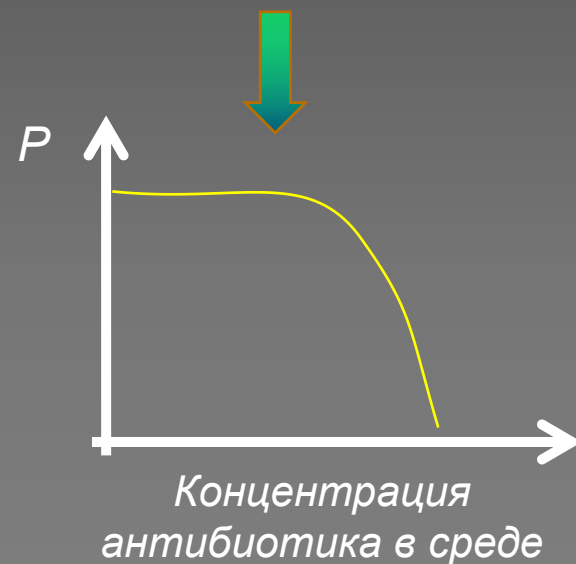
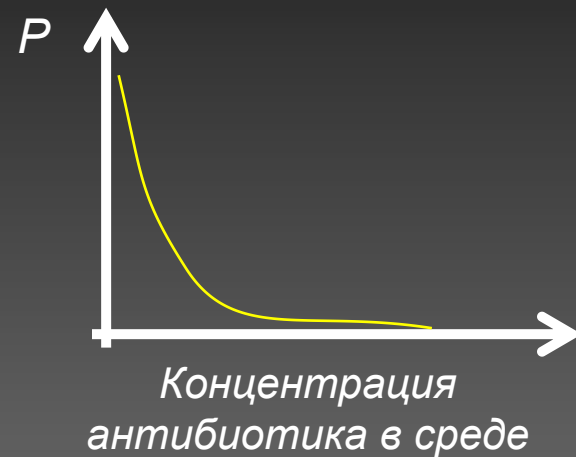
Частота



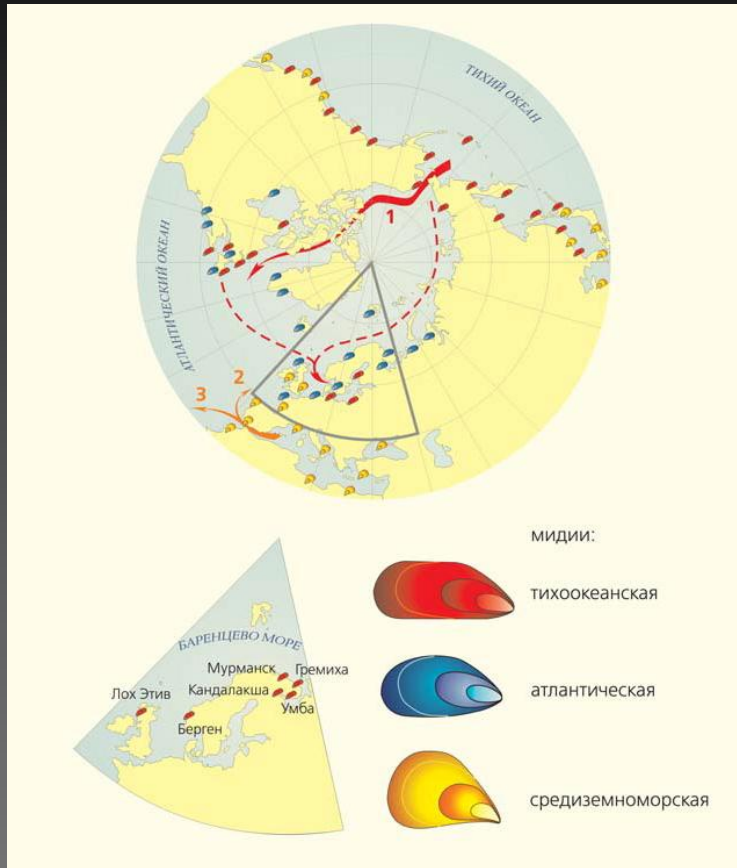
Частота



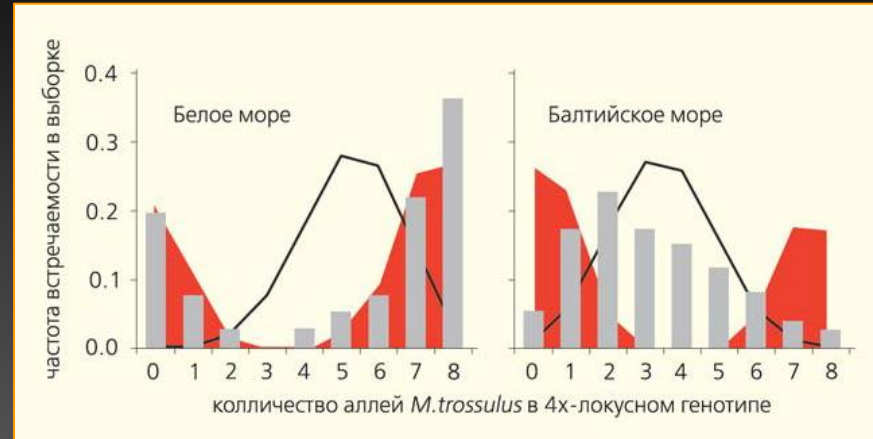
Изменение  
купола  
толерантности



# Генетические вариации: Криптические виды



Только углубленный генетический анализ позволил установить, что экологические различия мидий в пределах одного местообитания связаны с их генетической дифференциацией (криптические виды)



## Голубые ракушки

зоология



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<sup>1\*</sup>, Vadim Khaitov<sup>2,3</sup>, Risto Väinölä<sup>4</sup>, Michael Gantsevich<sup>5</sup>, Petr Strelkov<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Department of Ichthyology and Hydrobiology, Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia, <sup>2</sup> Department of Invertebrate Zoology, Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia, <sup>3</sup> Kandalaksha State Nature Reserve, Kandalaksha, Murmansk Region, Russia, <sup>4</sup> Finnish Museum of Natural History, University of Helsinki, Helsinki, Finland, <sup>5</sup> Department of Invertebrate Zoology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

\* [m.katolikova@spbu.ru](mailto:m.katolikova@spbu.ru)



мидии (род *Mytilus*) представлены тремя видами: мидиями средиземноморской (*M. galloprovincialis*), тихоокеанской (*M. trossulus*) и атлантической, или съедобной (*M. edulis*). Внешне они очень похожи, различить их под силу только специалистам. Средиземноморская мидия, хотя столь же ярусна и полезна, что



# Феномен криптических видов

Systematics and Biodiversity 7 (1): 1–3  
doi:10.1017/S147720008002909 Printed in the United Kingdom

Issued 22 February 2009  
© The Natural History Museum

Peter Trontelj\* & Cene Fišer  
Oddelek za Biologijo,  
Biotehniška Fakulteta, Univerza  
v Ljubljani, PO Box 2995, 1001  
Ljubljana, Slovenia

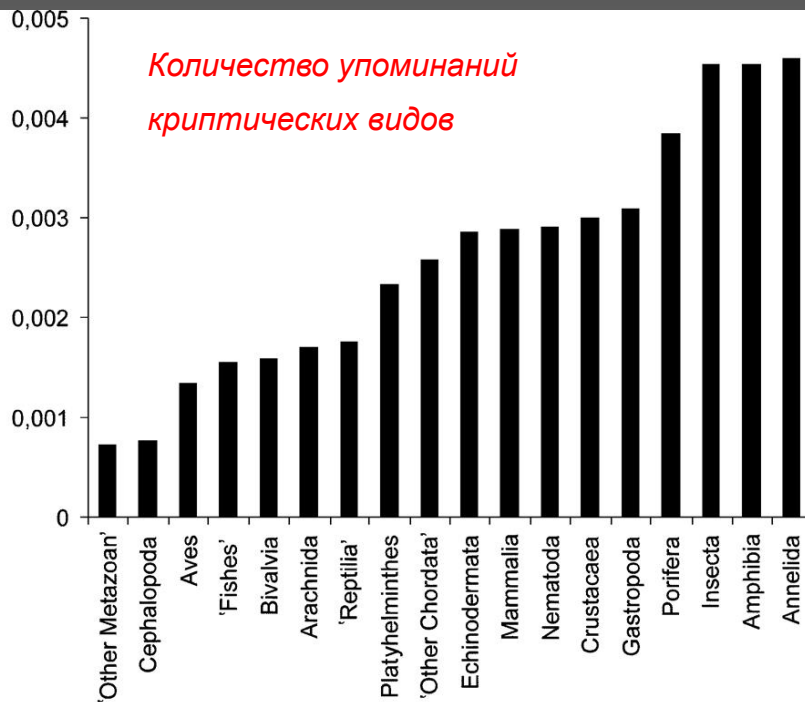
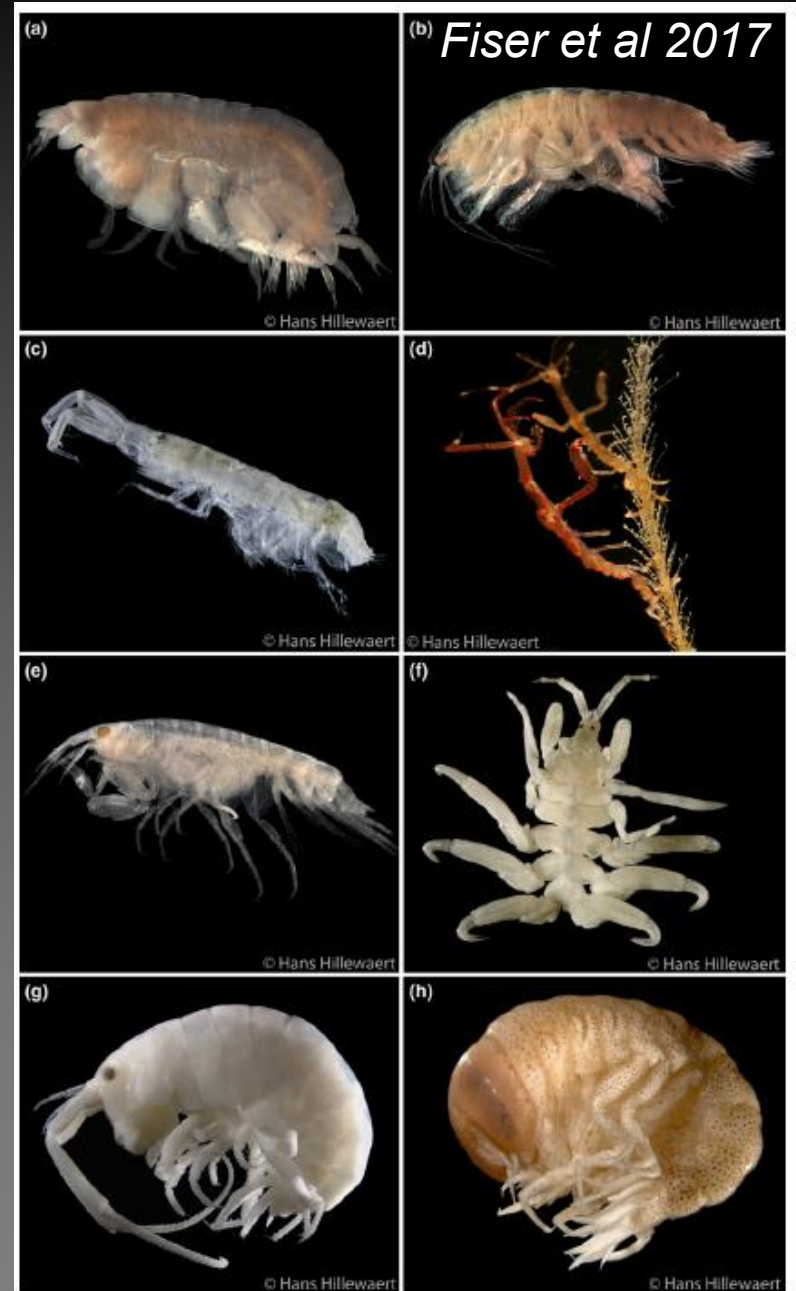
submitted July 2008  
accepted September 2008

## Perspectives

### Cryptic species diversity should not be trivialised

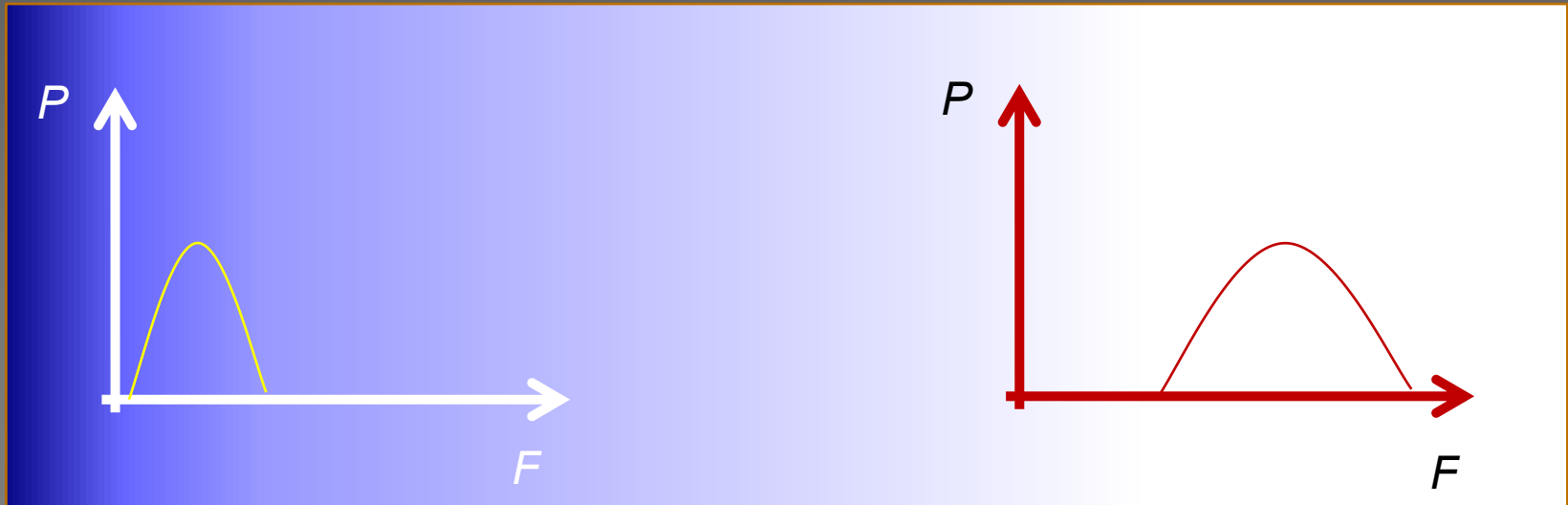
**Abstract** Cryptic diversity, defined as two or more distinct species that were classified as a single one due to morphological similarity, is believed to be a potentially important factor influencing future conservation decisions. A recent meta-analysis allegedly demonstrated that the proportion of cryptic species is almost evenly distributed among major metazoan taxa and biogeographical regions – a conclusion of potentially profound impact on biodiversity assessment and conservation. We argue that this result is the consequence of methodological error, and using the same data, show that the degree of cryptic diversity between metazoan phyla varies up to two orders of magnitude. Cryptic diversity is a non-trivial, genus level phenomenon that, because of its apomorphic nature, should not be generalised across all Metazoa.

**Keywords** cryptic diversity, cryptic species, Metazoa, phylogeny, biodiversity conservation



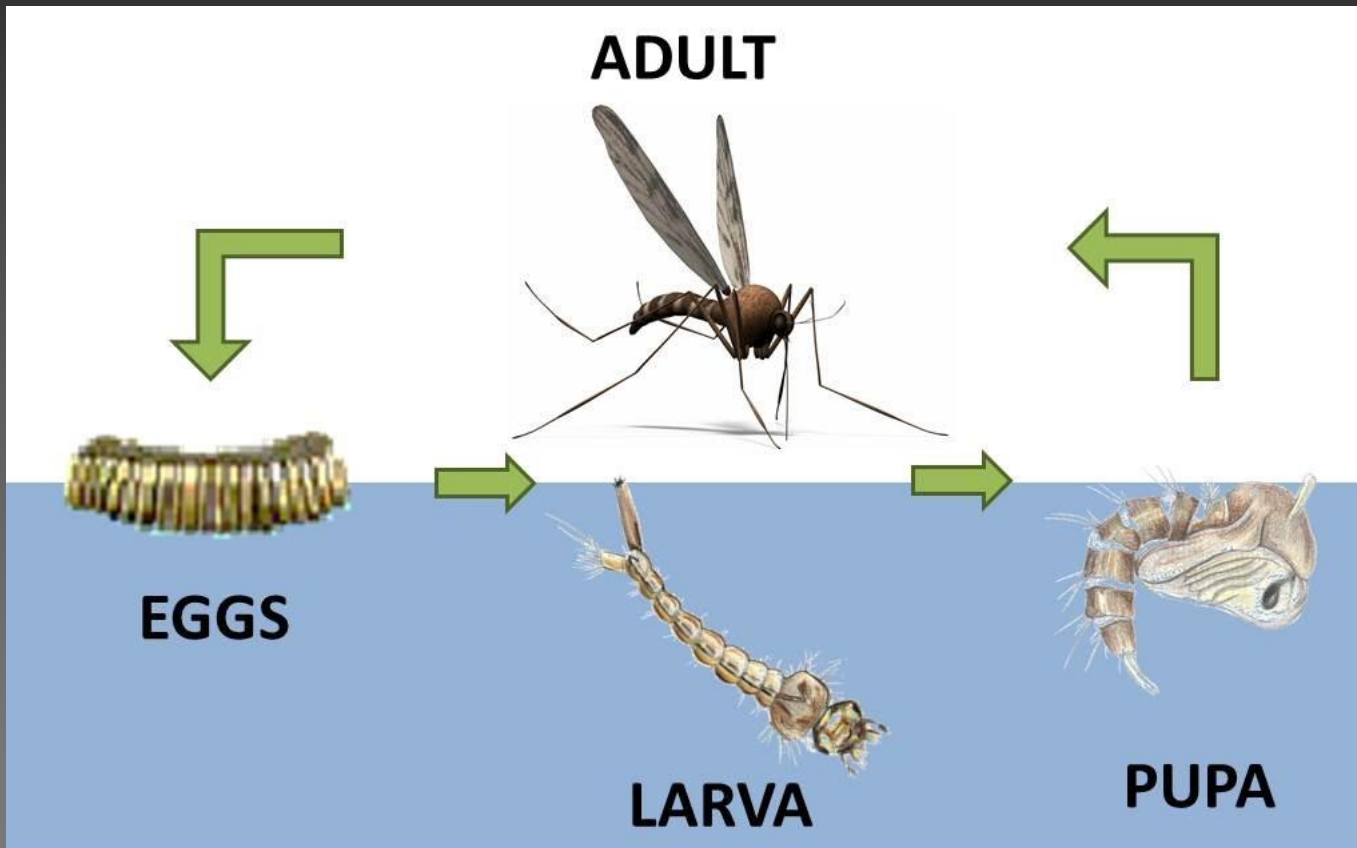
# Временные вариации за счет действия сигнальных факторов

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



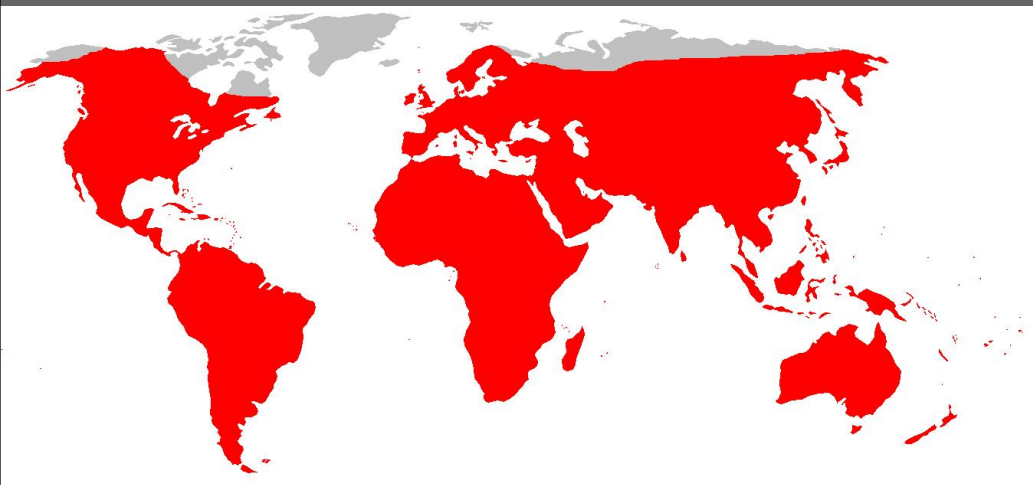
# Онтогенетические вариации

- Гетеротопные организмы



*Разные стадии  
жизненного цикла  
гетеротопных  
организмов имеют  
абсолютно разные  
формы купола  
толерантности по  
отношению к  
некоторым  
факторам*

# Почему столь разные ареалы?



[https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/20/Brown\\_rat\\_distribution.png](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

# Почему в эволюции многих групп организмов часто появляются стенобионтные формы?

- Во многих условиях выгоднее иметь глубокую специализацию: занять определенную, узкую экологическую нишу.

# 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, популяції и сообщества. Т.1. М.: Мир. 1989. Глава 2.
- Про влияние температуры
  - <https://ppt-online.org/218059>

## Опорный глоссарий

|                                 |                                      |
|---------------------------------|--------------------------------------|
| Абиогенные факторы              | Второстепенные факторы               |
| Абиотические факторы            | Гетеротопные организмы               |
| Адаптивный комплекс             | Градиент факторов                    |
| Акклимация                      | Диапазон оптимума                    |
| Апериодические факторы          | Диапазон угнетения                   |
| Биогенные факторы               | Закон Либиха                         |
| Биотические факторы             | Закон Шелфорда                       |
| Ведущие факторы                 | Классификации экологический факторов |
| Витальные факторы               | Криопротекторы                       |
| Вторичные периодические факторы | Криптические виды                    |

## Опорный глоссарий

Купол толерантности  
Летальный диапазон  
Лимитирующие факторы  
Мезофилы  
Осмоконформеры  
Осморегуляторы  
Первичные периодические факторы  
Порог развития  
Правило суммы эффективных температур  
Психрофилы  
Ресурсы  
Сигнальные факторы  
Стенобионты  
Термофилы  
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  
Экотермы  
Эндотермы  
Эффективная температура