

Аутэкология

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

Уровни организации живых систем



Биосфера



Ландшафты



*Сообщества
(экосистемы)*



*Популяционные
группировки*



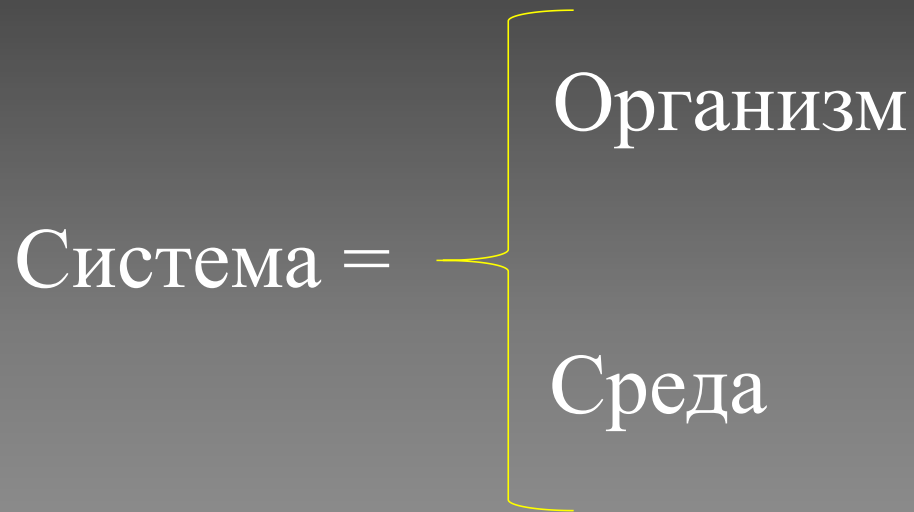
Организмы

*Надорганизменные
живые системы -
область интереса
экологии*



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

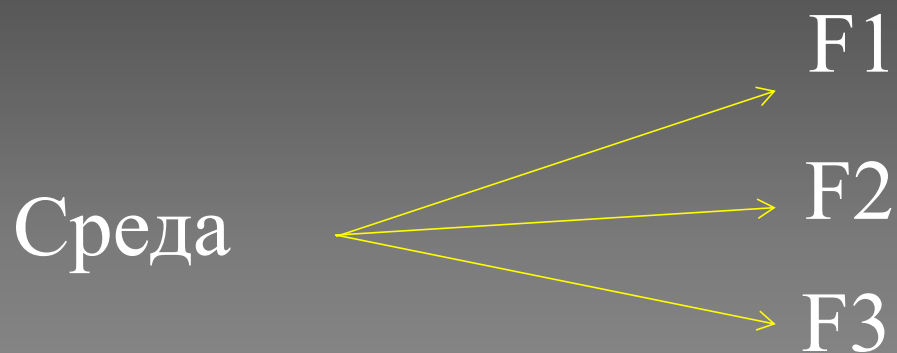
Предмет аутоэкологии



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 ($^{\circ}\text{C}$)
- Соленость (‰)
- Освещенность ($\text{Ф}/\text{м}^2$)
- Концентрация O_2
- Концентрация CO_2
- Уровень радиации
($\text{Кл}/\text{кг}$)

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



*Александр Самойлович
Мончадский*



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

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

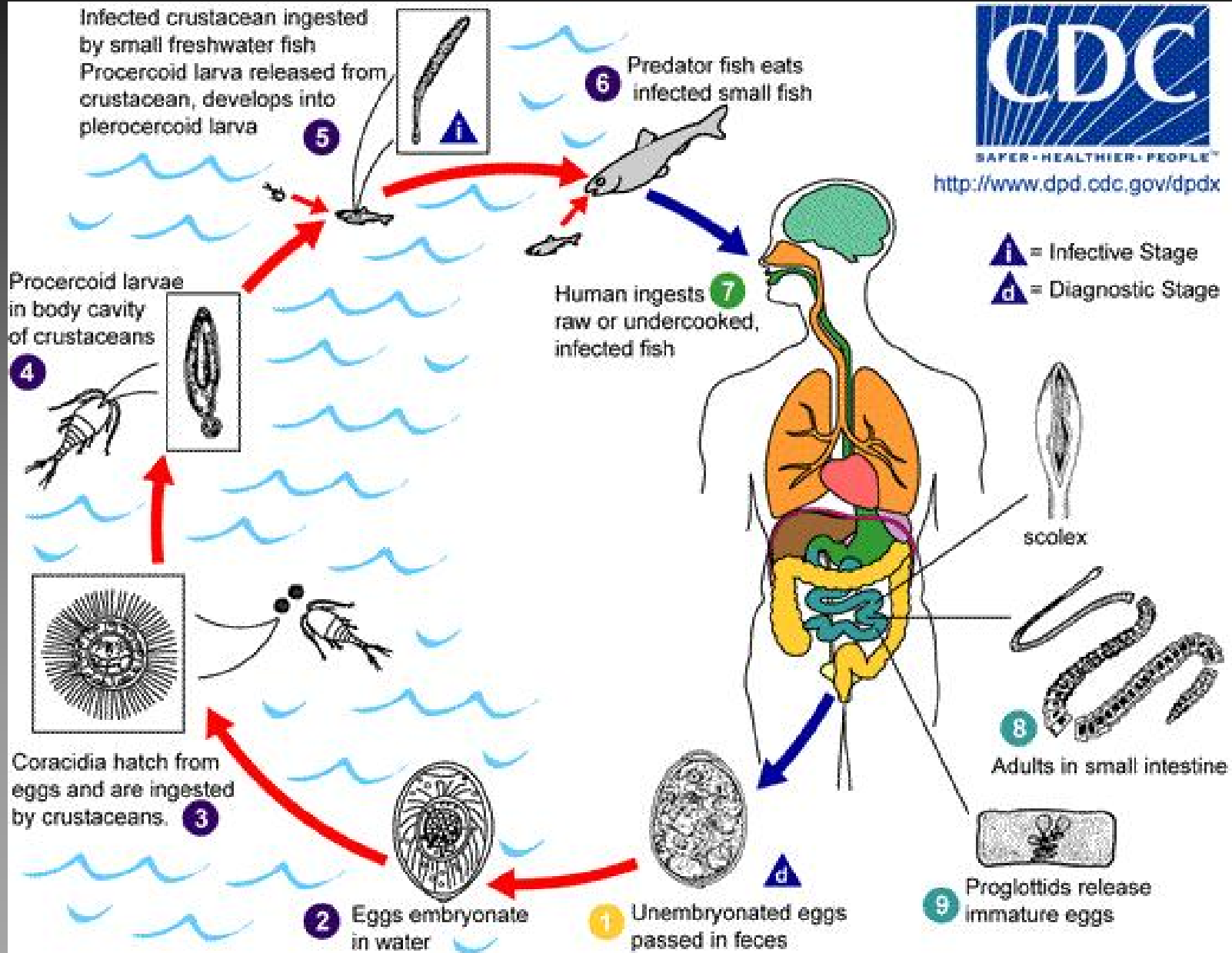


Возможна комбинация разных классификаций

	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

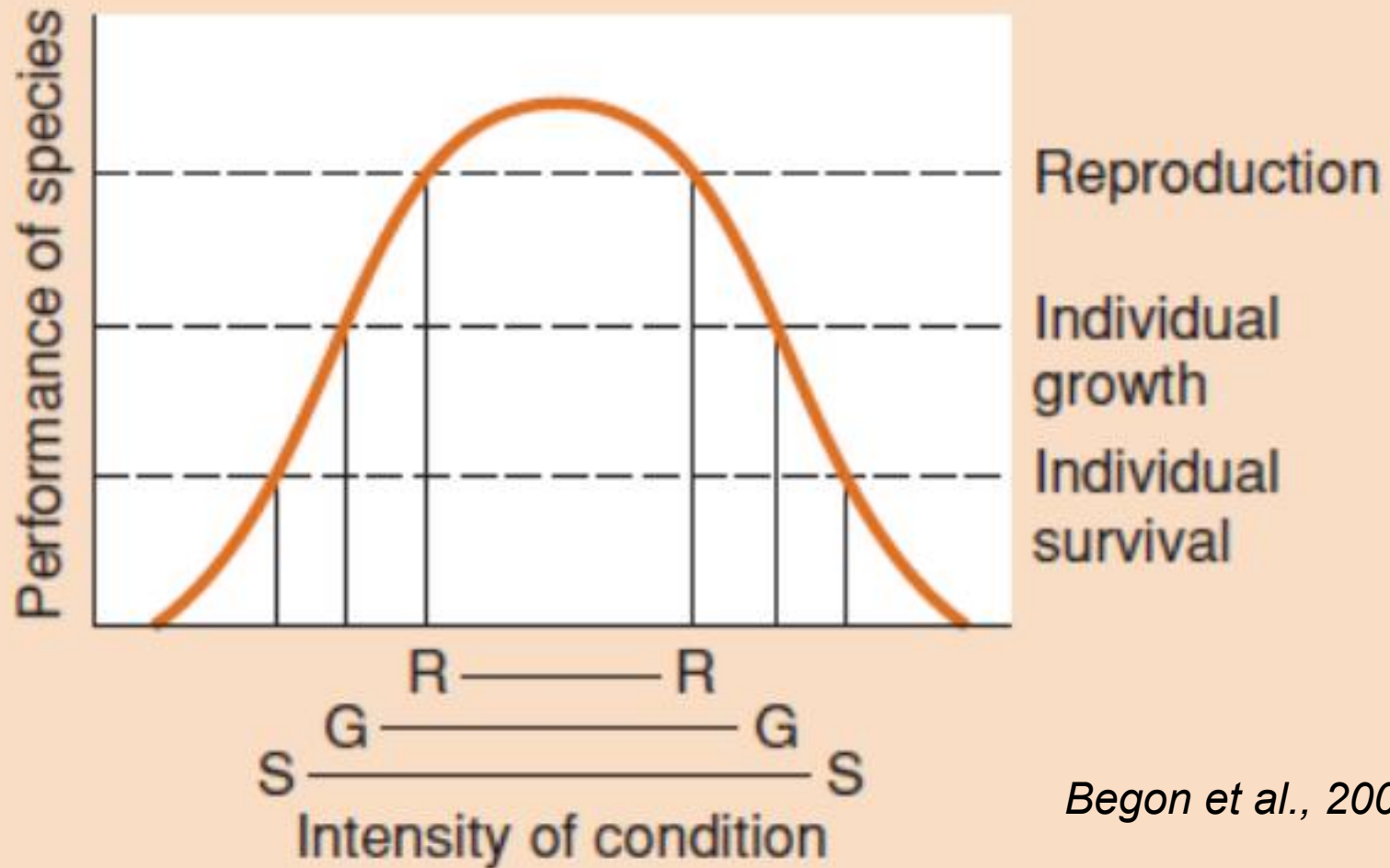
Что по осям?



Уровень благосостояния организма

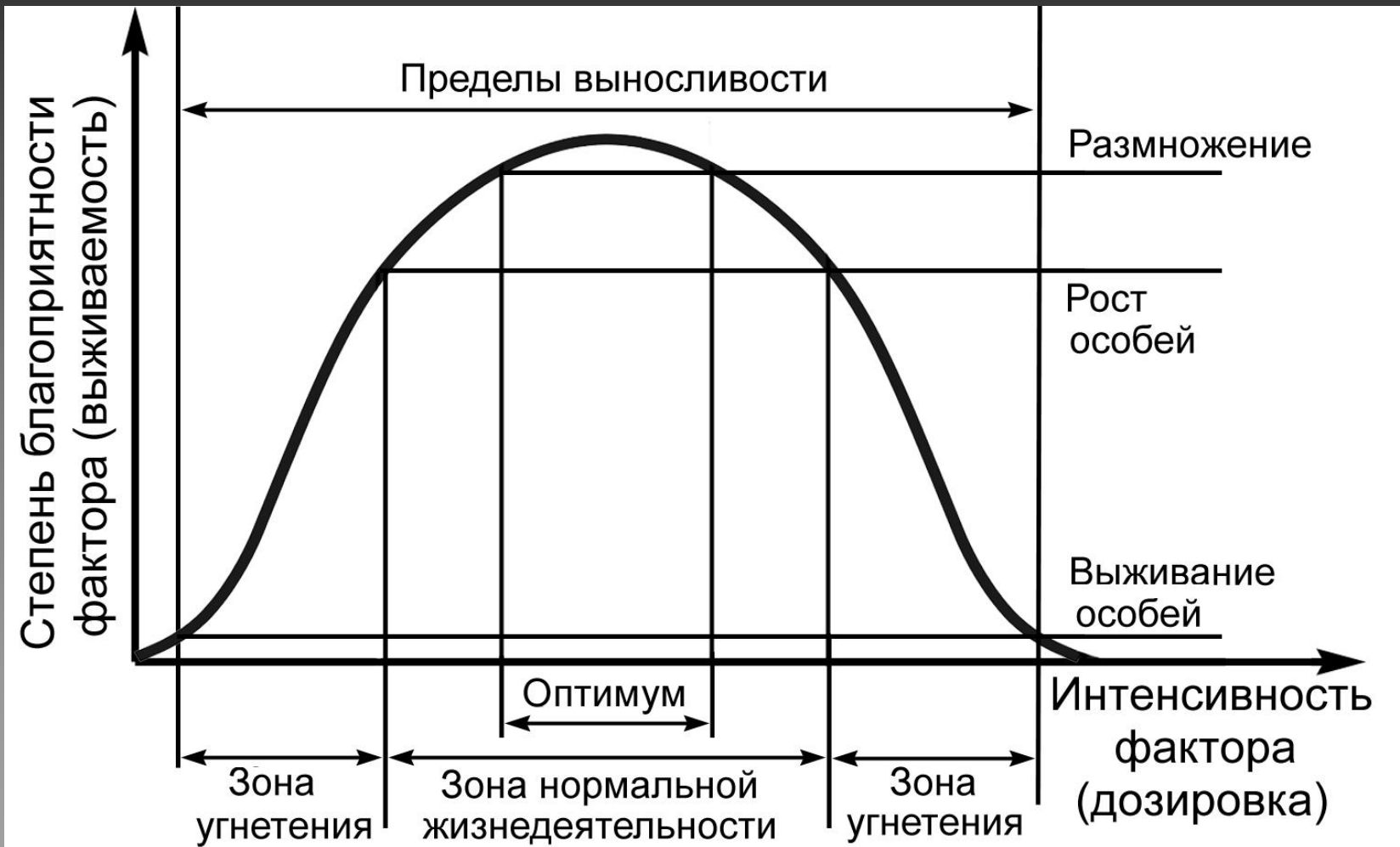
- Универсальный показатель - удельное количество потомков, доживших до размножения (очень трудно оценивать)
- Для каждого вида существуют свои корреляты:
 - Продолжительность развития
 - Продолжительность жизни
 - Интенсивность дыхания
 - Интенсивность питания
 - Доля выживших
 - Интенсивность движения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

Зависимость уровня благосостояния от интенсивности влияния фактора

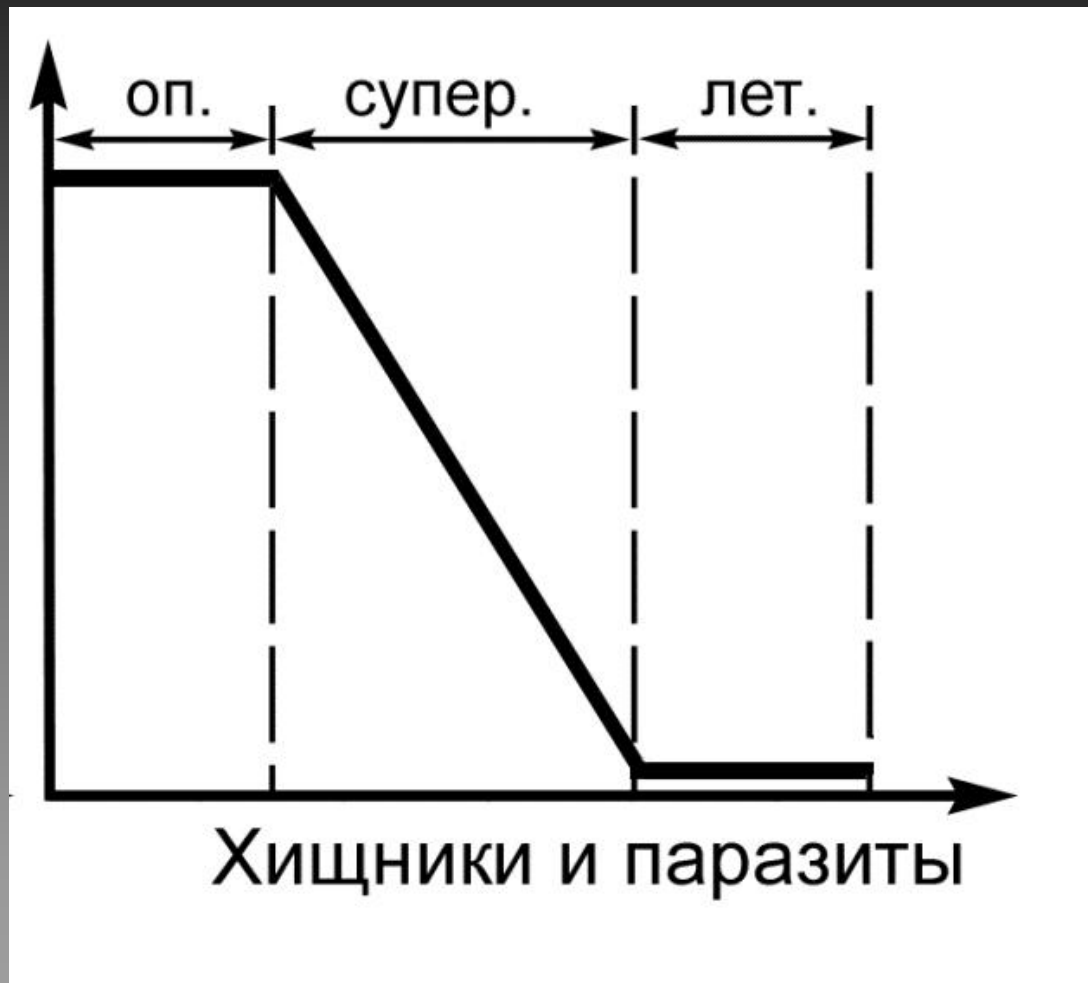


Begon et al., 2006

Зависимость уровня благосостояния от интенсивности влияния фактора

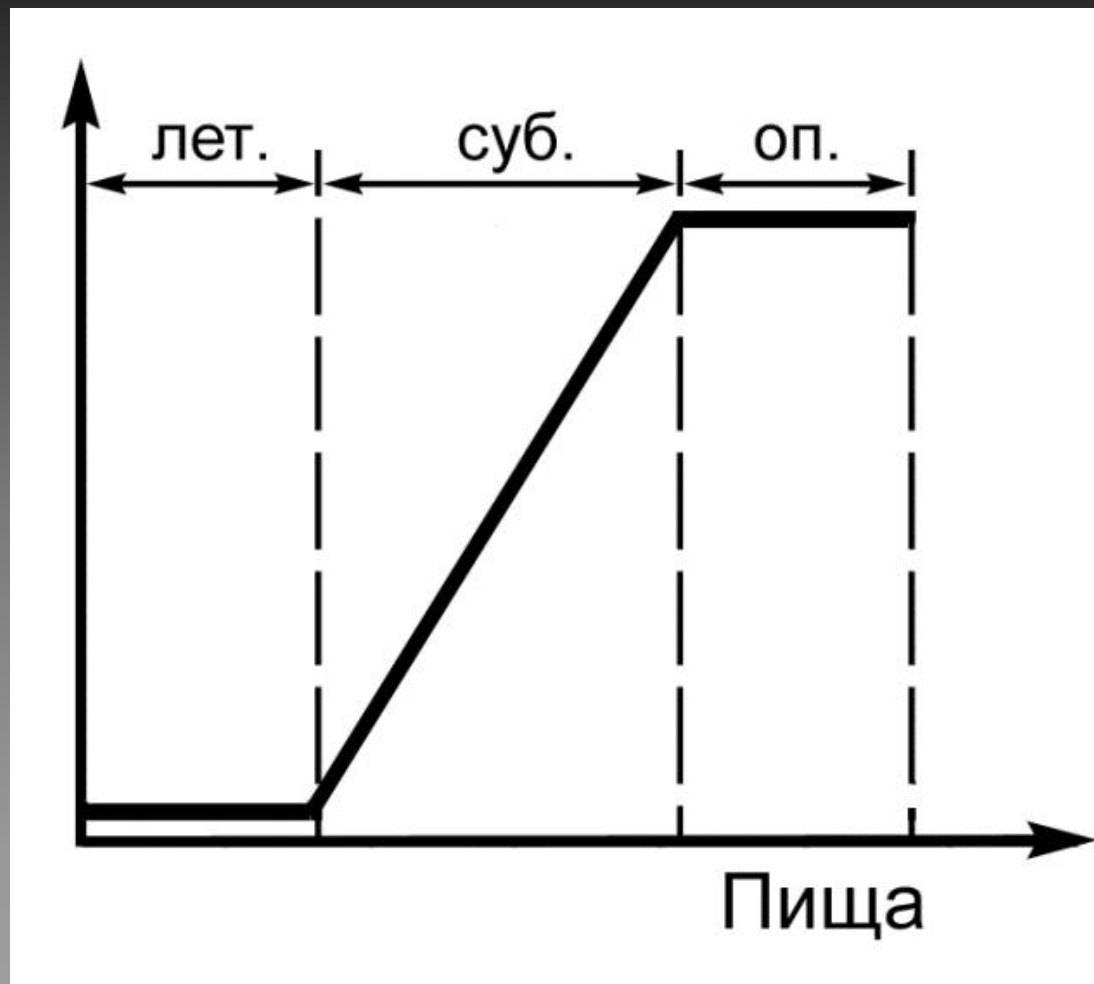


Бывает не только «купол»



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

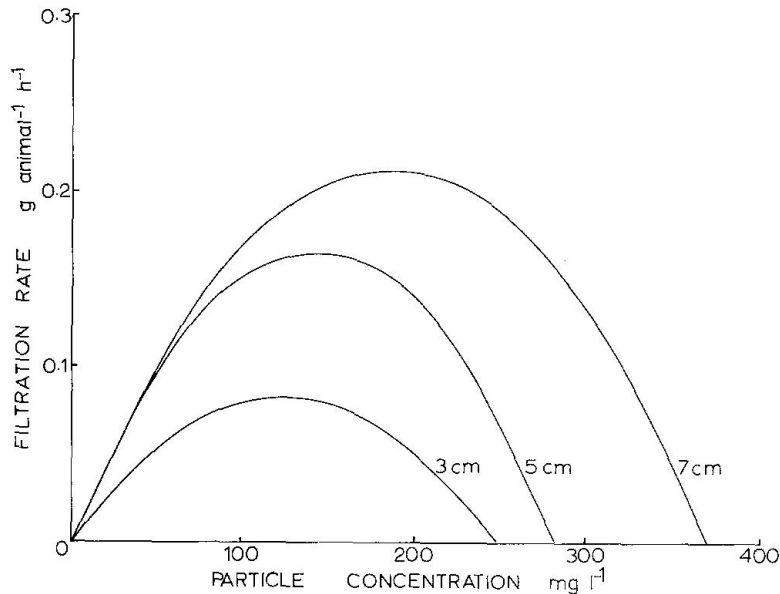


Fig. 3. *Mytilus edulis*. Effect of particle concentration on filtration rate of three size classes (3, 5 and 7 cm shell length)

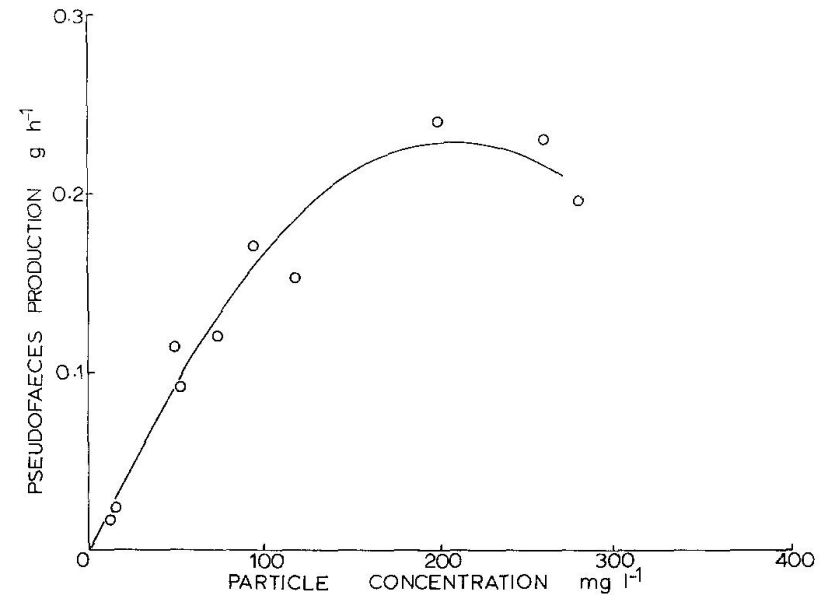


Fig. 4. *Mytilus edulis*. Effect of seston concentration on rate of pseudo-faeces production for 7 cm mussel. Curve fitted by eye

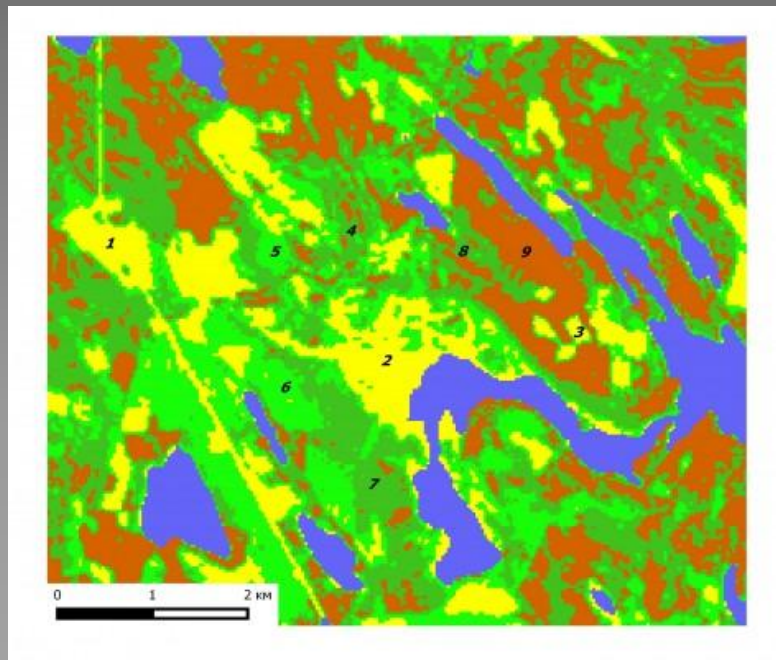
При высокой концентрации фитопланктона мидии начинают формировать псевдофекалии, то есть затрачивать энергию на удаление избытков пищи.

Структура среды обитания

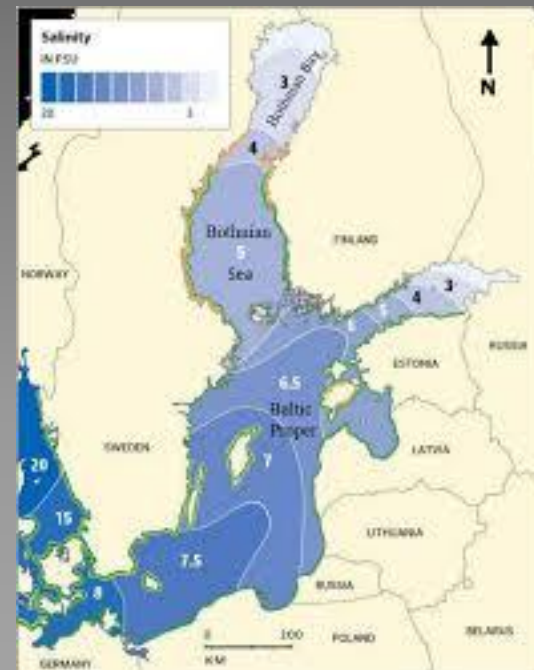
Практически все, что входит в
область компетенции экологии,
имеет пространственную
выраженность

Два типа пространственной организации среды обитания

- Градиенты
- Мозаика (patchiness)

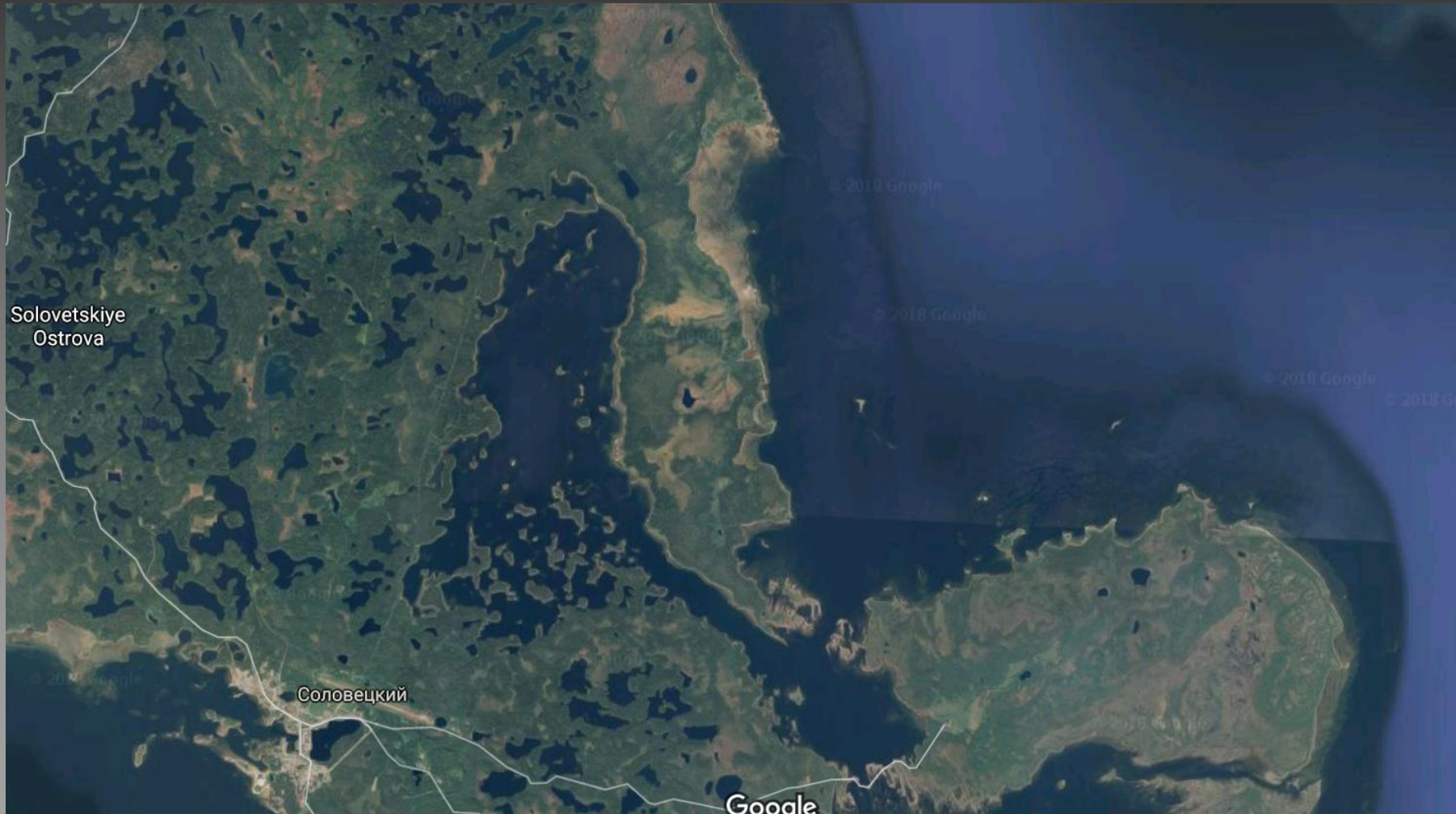


Коросов и др., 2015



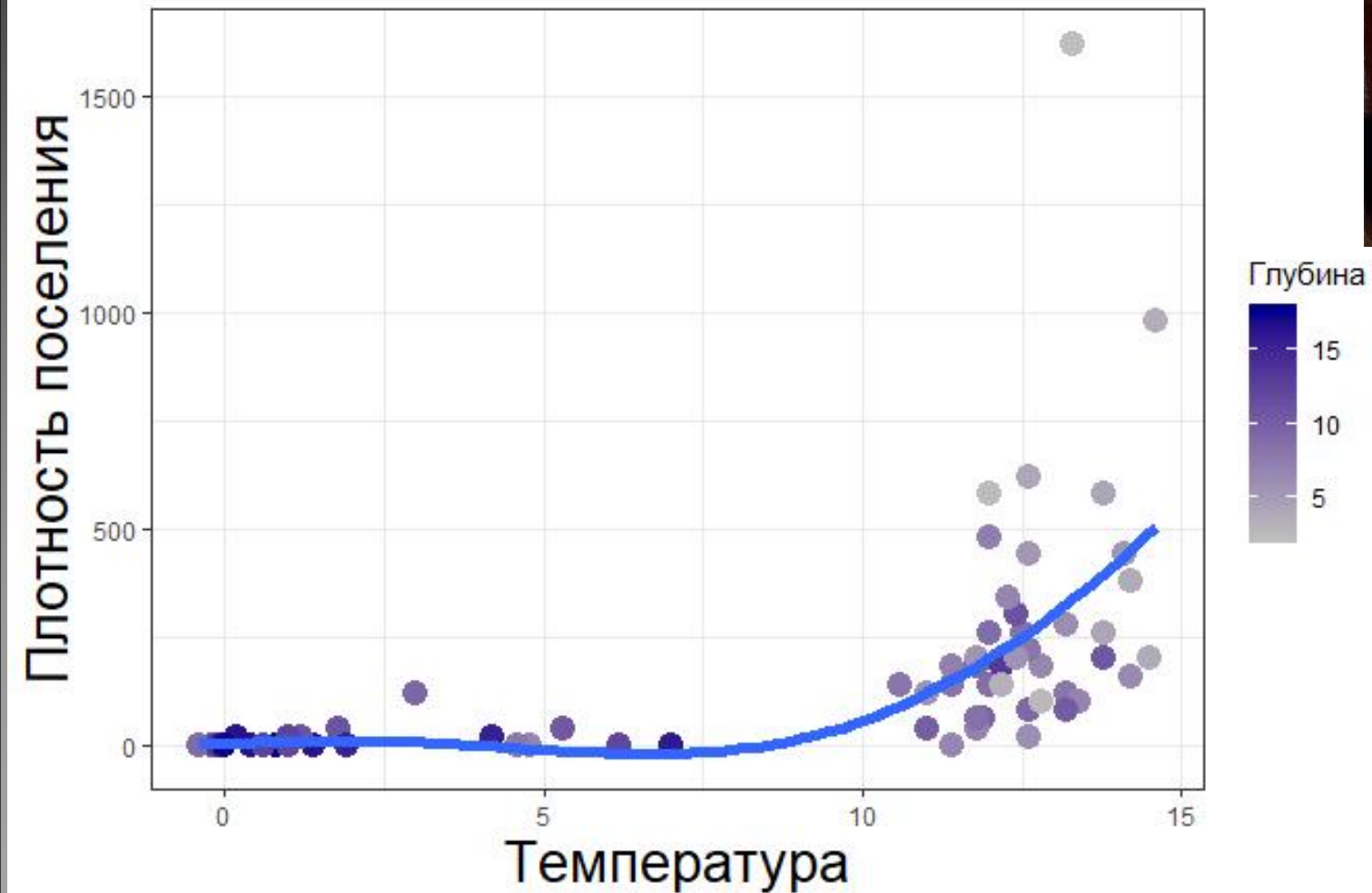
Schagerström, 2015

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



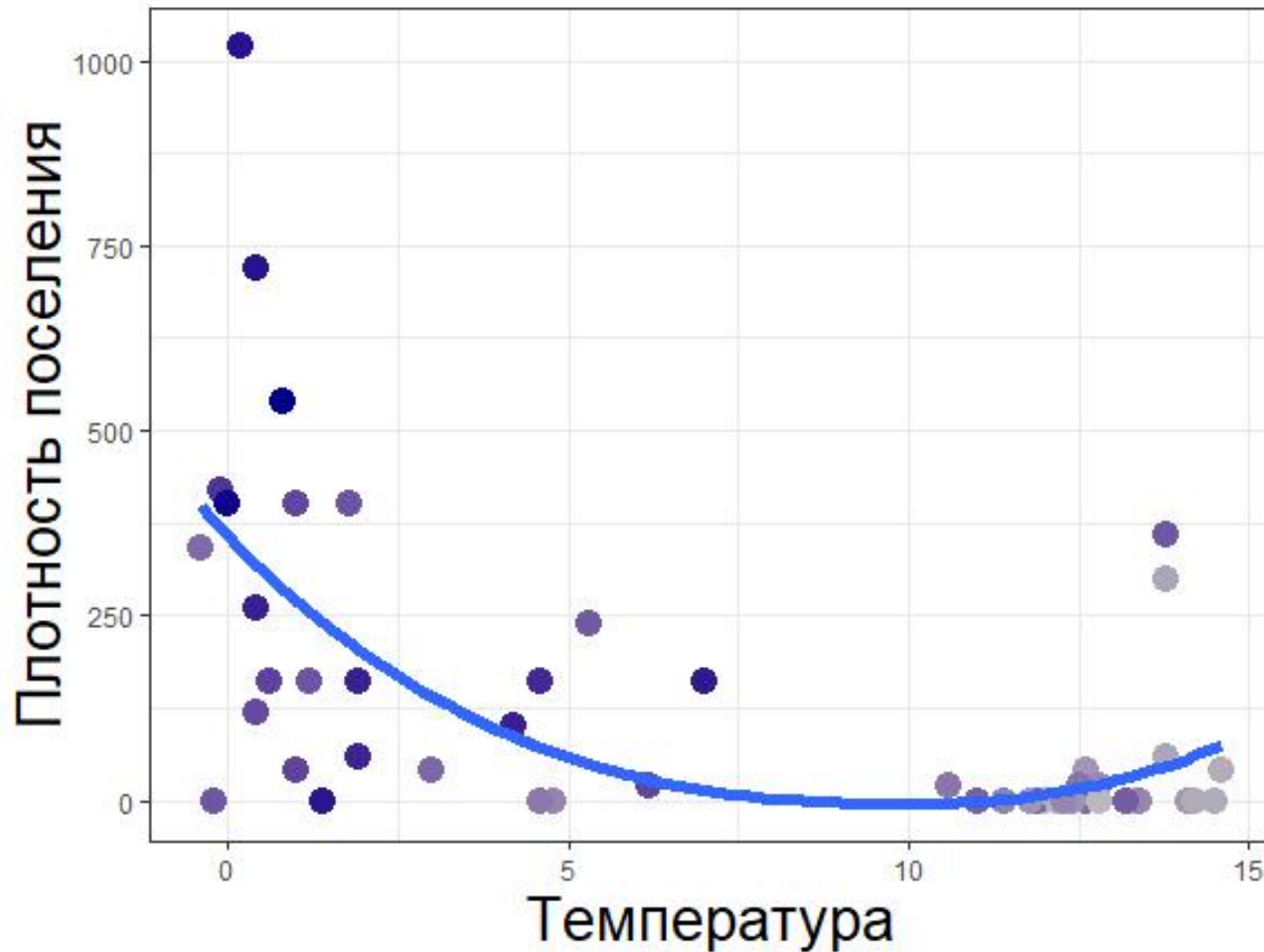
Температурный градиент

Scoloplos armiger

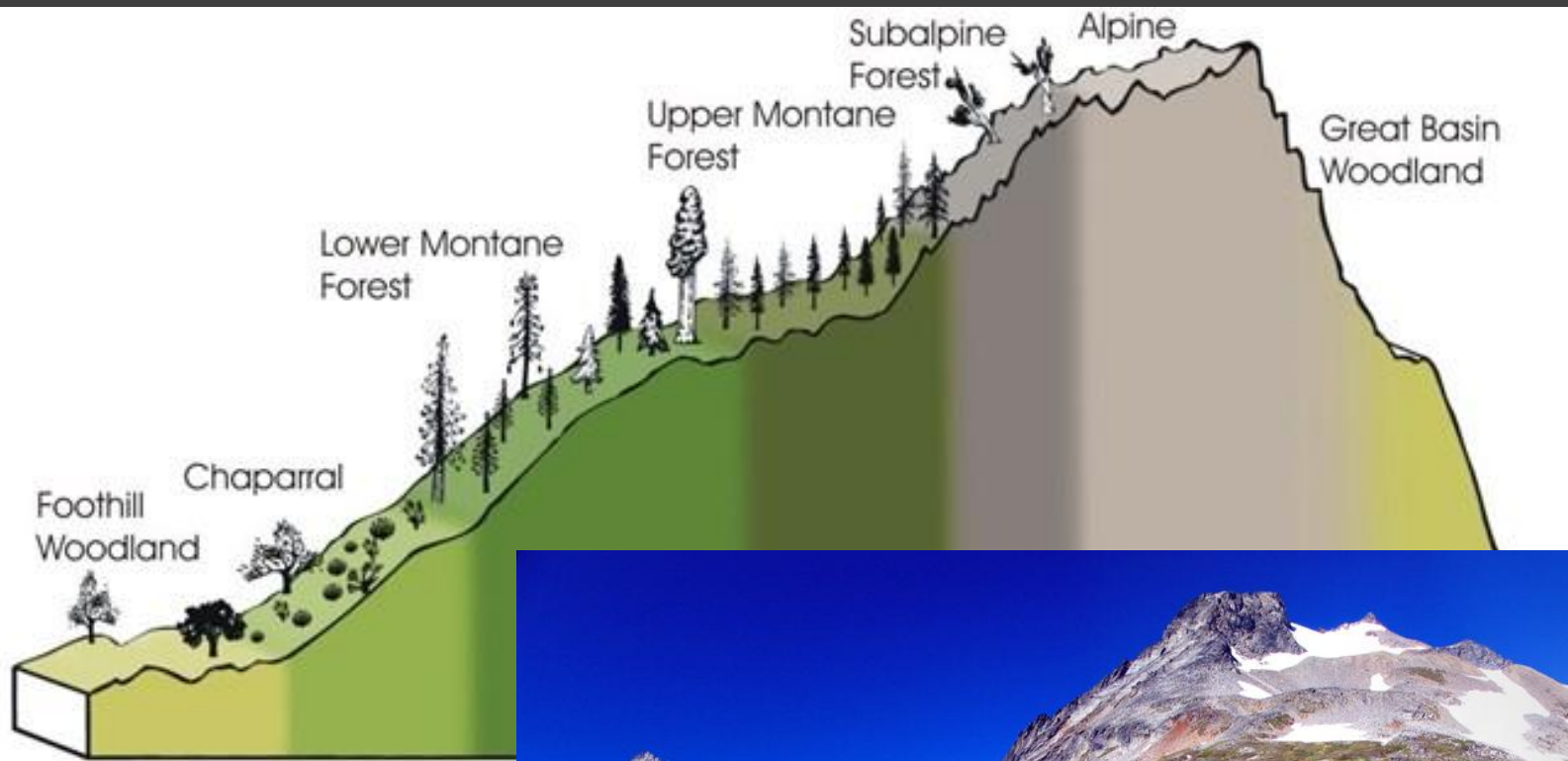


Температурный градиент

Portlandia arctica



Градиенты факторов приводят к формированию зональности в распределении горной растительности



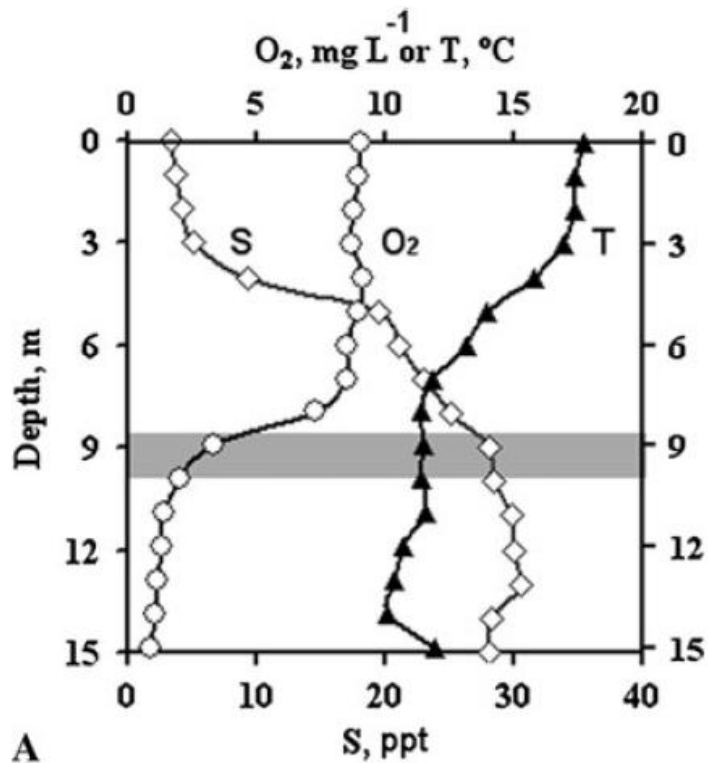
Граденты могут быть очень крутыми

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.*

«Особенные» факторы среды

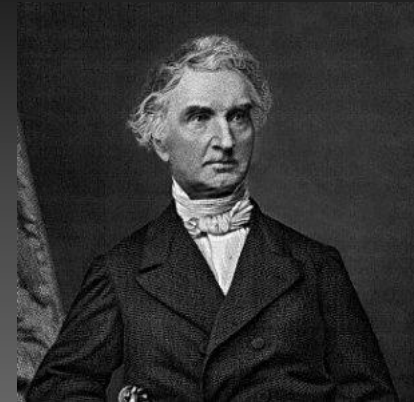
Для организма не все факторы среды обитания одинаково значимы

- 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.

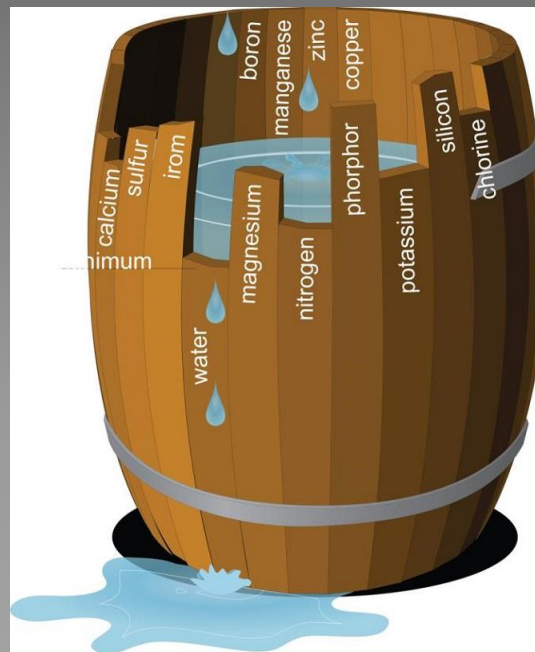
Лимитирующие факторы

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



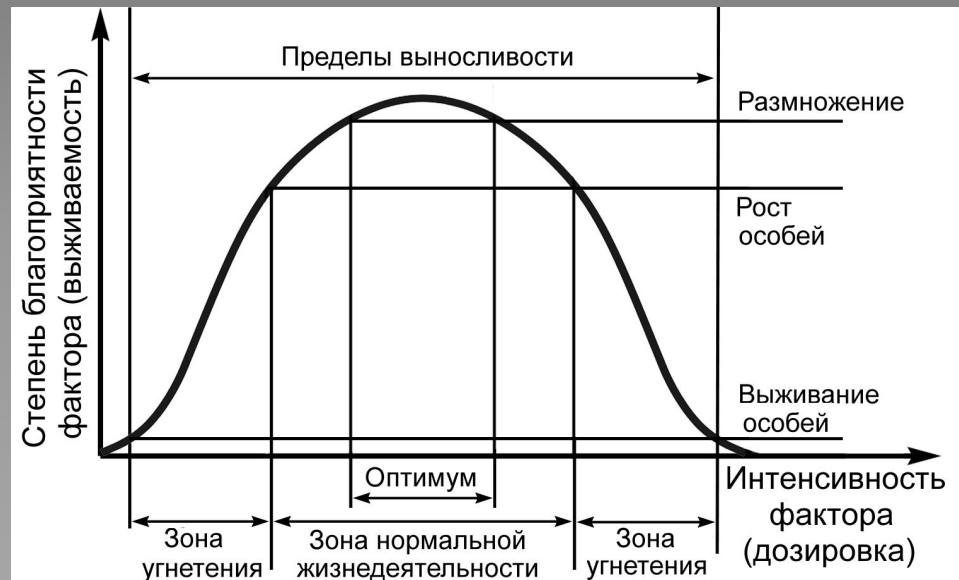
<http://fertsmart.dairyingfortomorrow.com.au/wp-content/uploads/2013/05/Figure-3.1.jpg>

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>



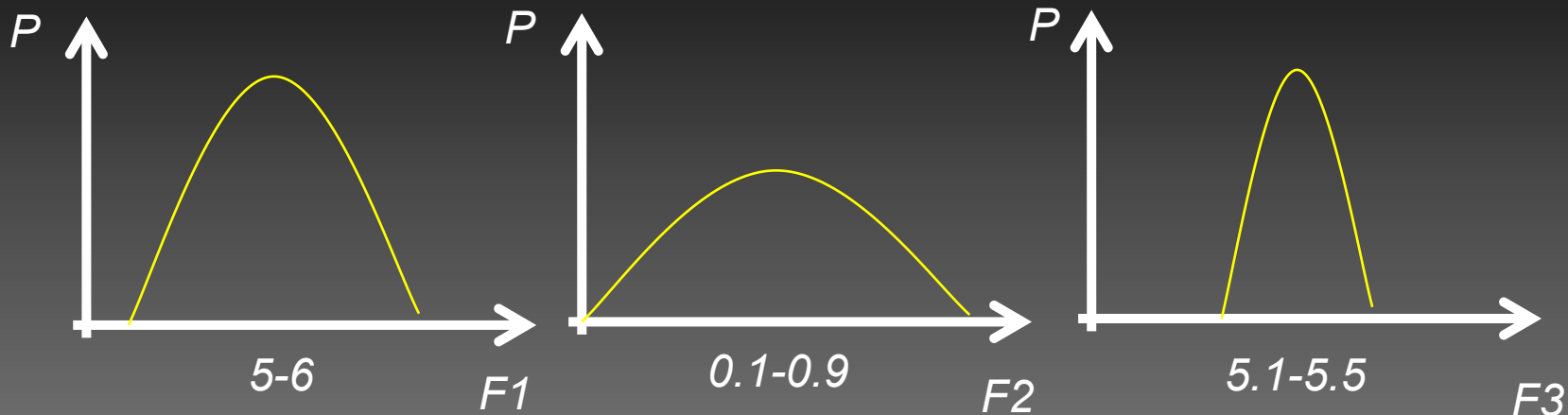
- Лимитирующий фактор - компонент среды обитания, наиболее сильно отклоняющийся от оптимального значения для *данного* вида в *данном* местообитании.
- Лимитирующий фактор - компонент среды, который ограничивает рост, обилие или распространение организмов.

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



<http://laredverde.com/wp-content/uploads/2017/08/CORAZON-LACANDON-1.jpg>

Наблюдения в лаборатории



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

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

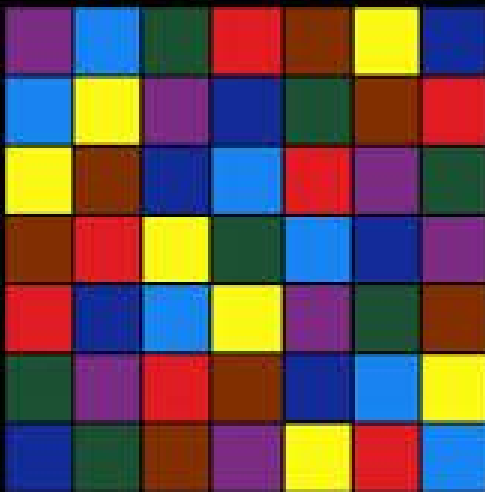
$F_1 = 5.5$
 $F_2 = 0.05$
 $F_3 = 5.2$

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

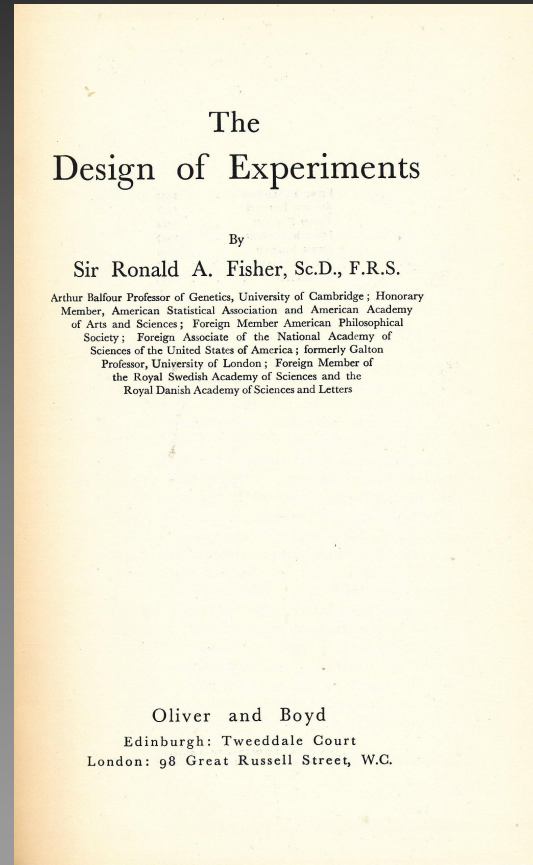
Что можно сказать про факторы среды на каждой из площадок?

Как изучают влияние
экологического фактора?

Экспериментальные “делянки” с разными сочетаниями значений факторов

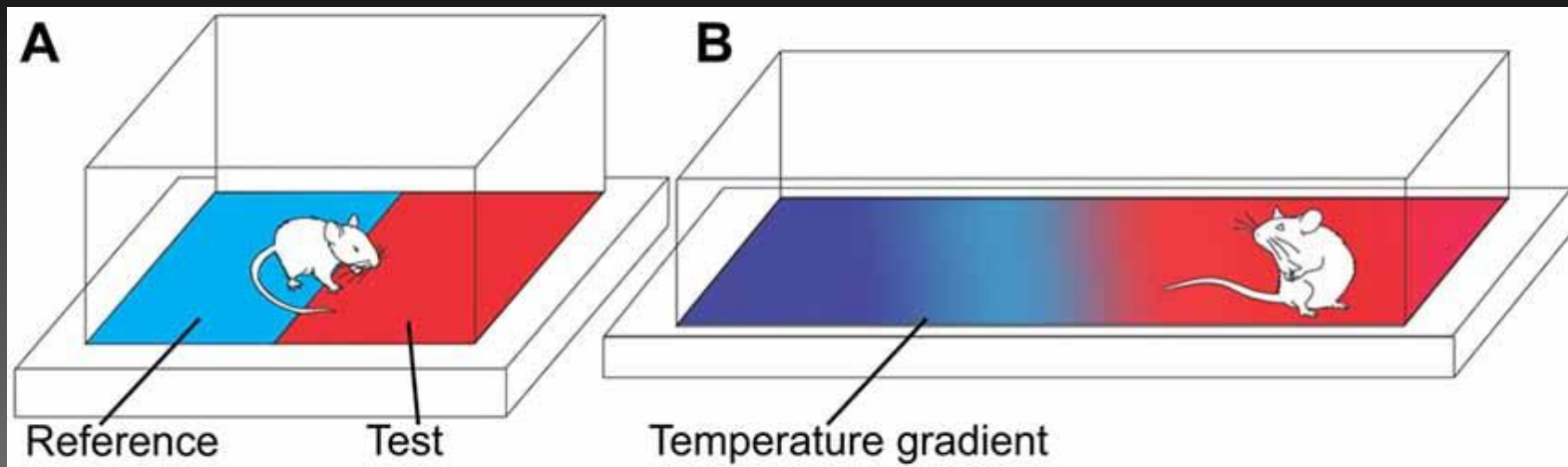


Fisher, 1935



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*)

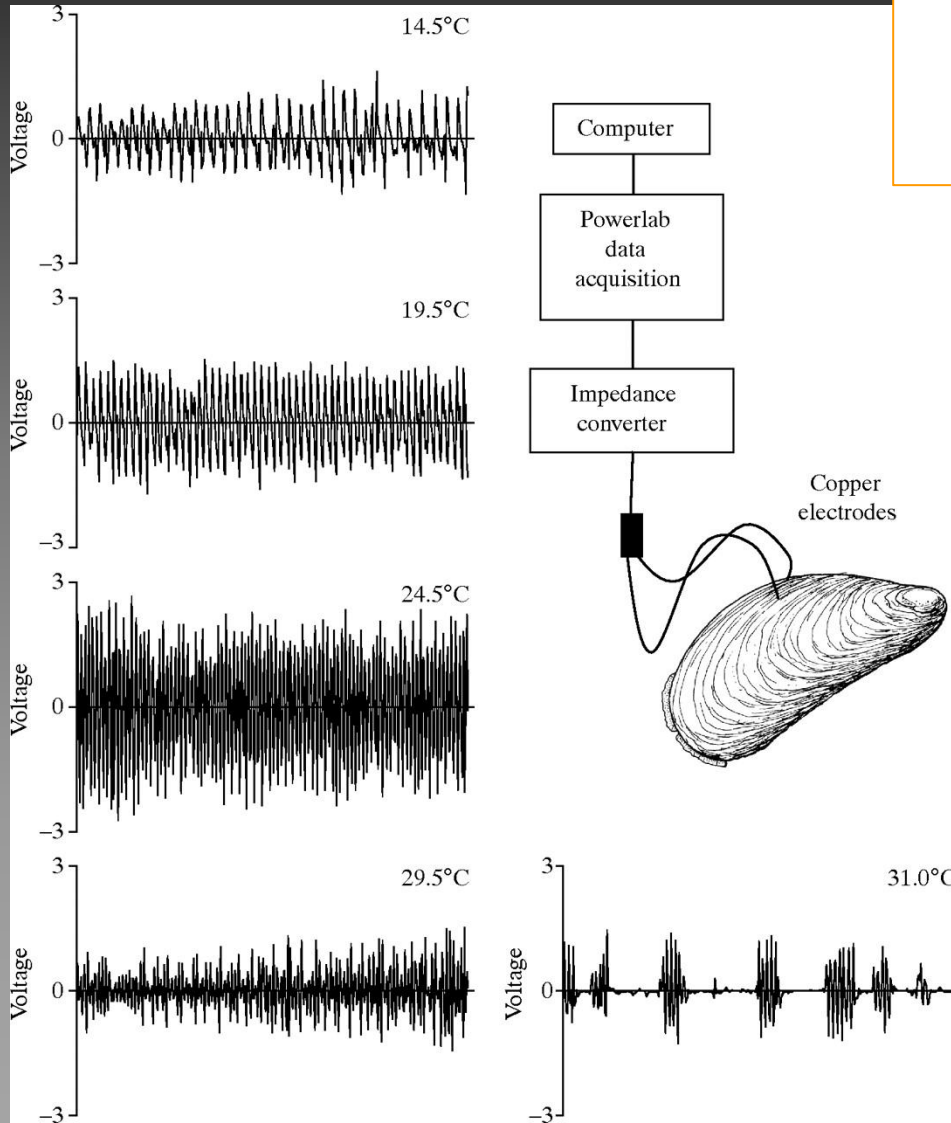
Caren E. Braby* and George N. Somero†

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

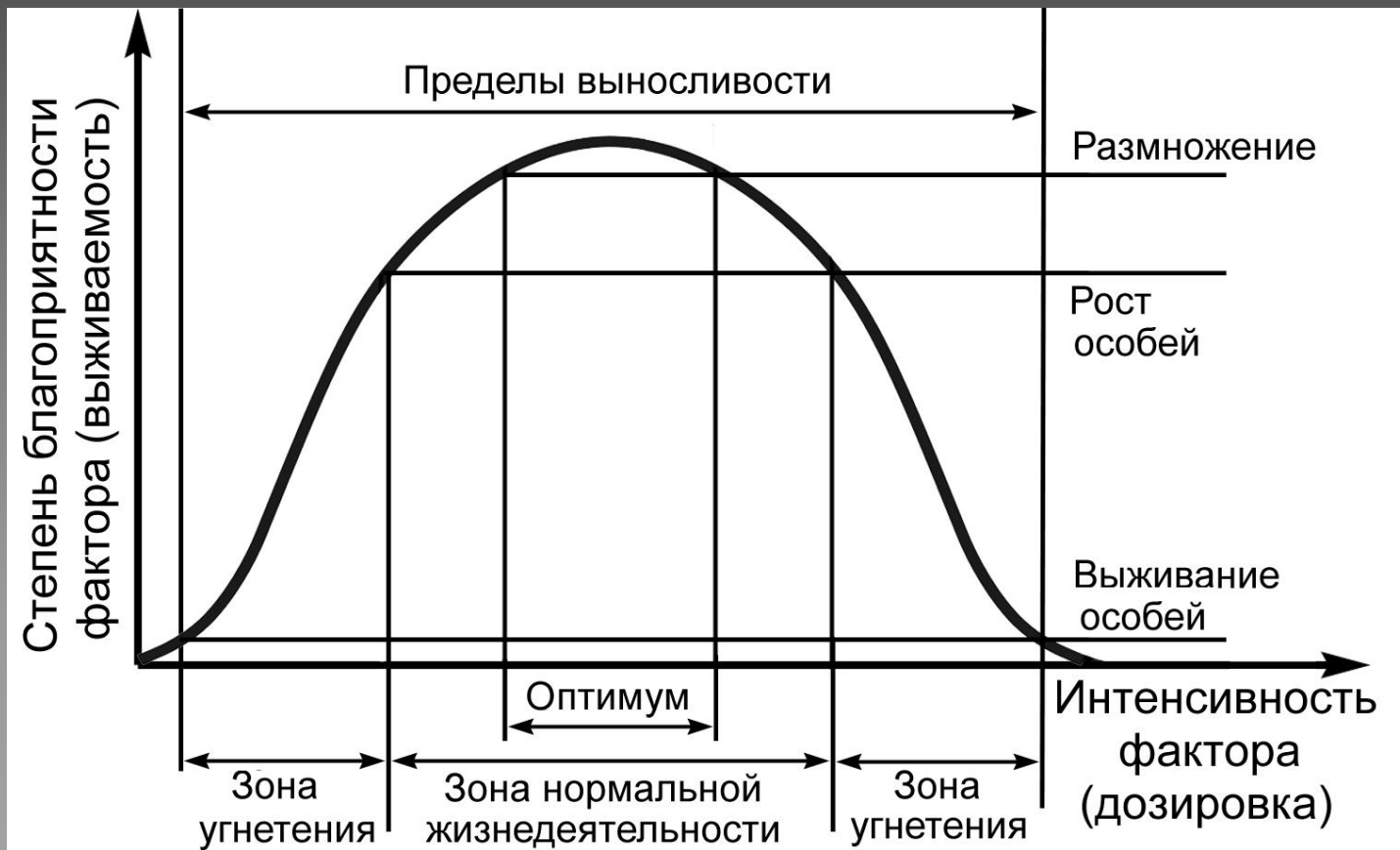


Частота сердцебиения у мидий чутко реагирует на влияние разных экологических факторов

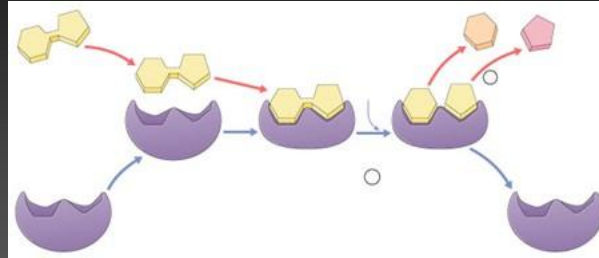
Как действуют экологические факторы?

*Или почему жизнедеятельность
организма зависит от внешних
влияний?*

Почему зависимость имеет вид колокола?

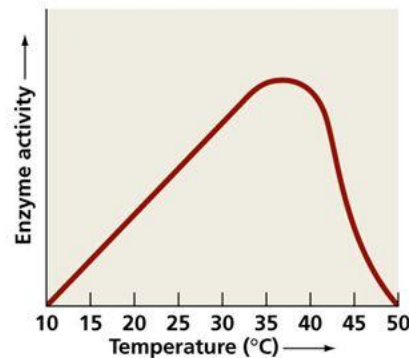


Важную роль в формировании «купола толерантности» играет связь активности ферментов с параметрами внутриклеточной среды

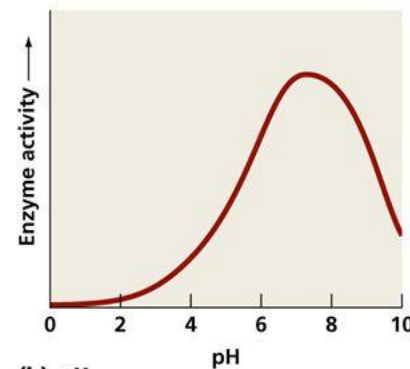


<https://slideplayer.com>

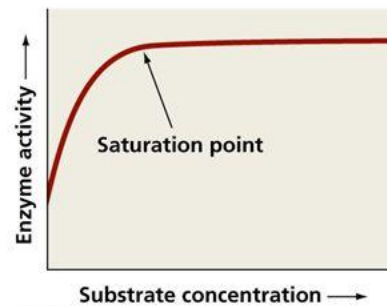
Effect of Temperature, pH, and Substrate Concentration on Enzyme Activity



(a) Temperature



(b) pH



(c) Substrate concentration

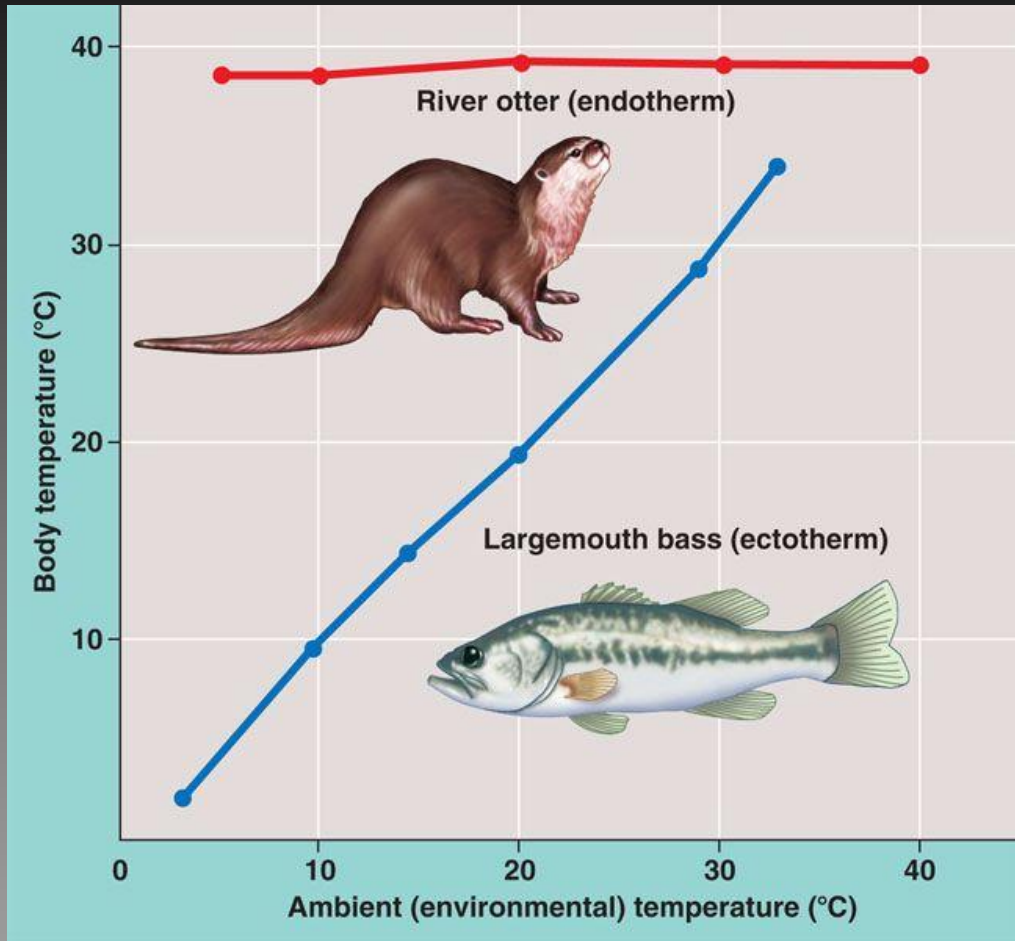
<http://slideplayer.com/9563262/30/images/6/Effect+of+Temperature+pH+and+Substrate+Concentration+on+Enzyme+Activity.jpg>

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)

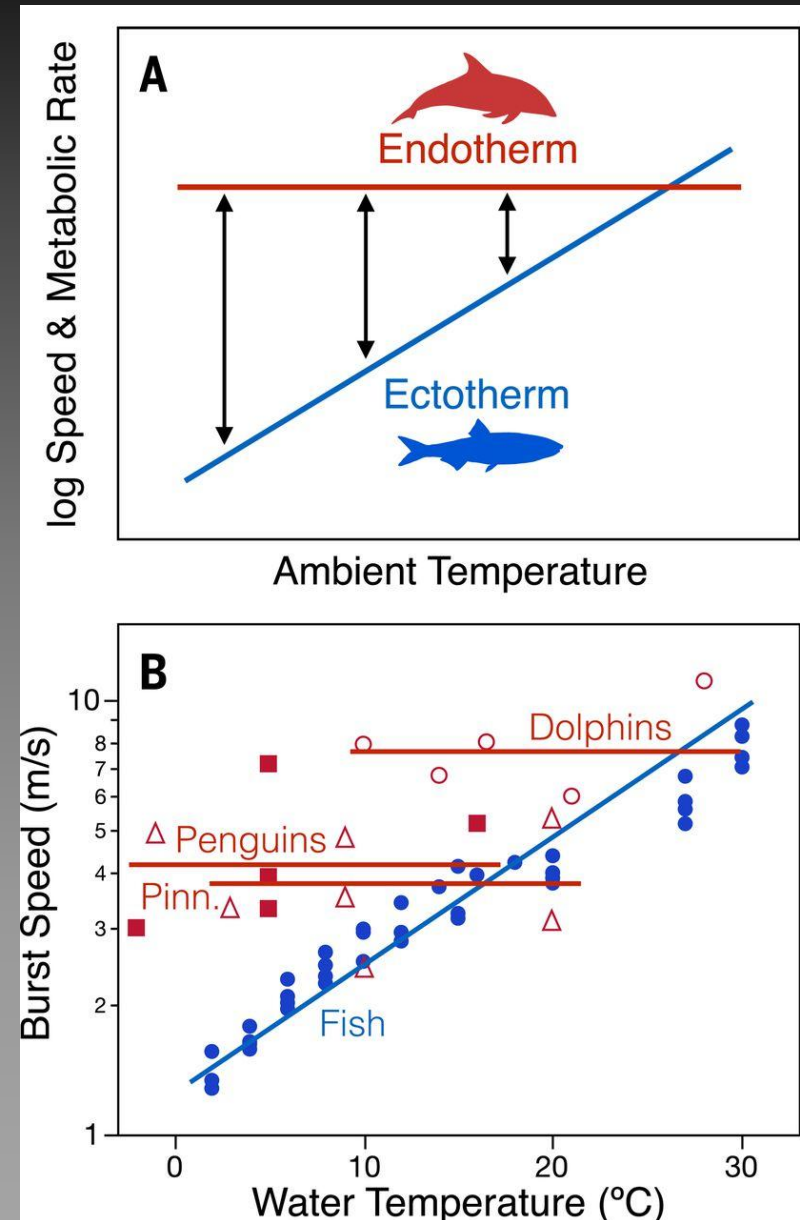
Влияние температуры

Эктотермы и Эндотермы

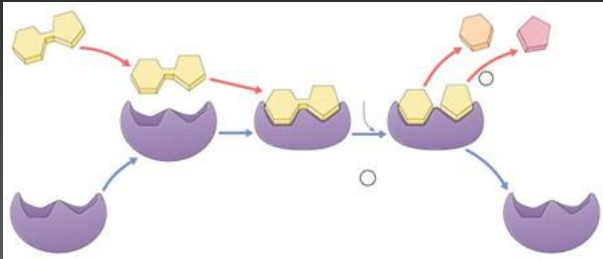


<https://bio1152.nicerweb.com/Locked/media/ch40/thermoregulation.html>

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

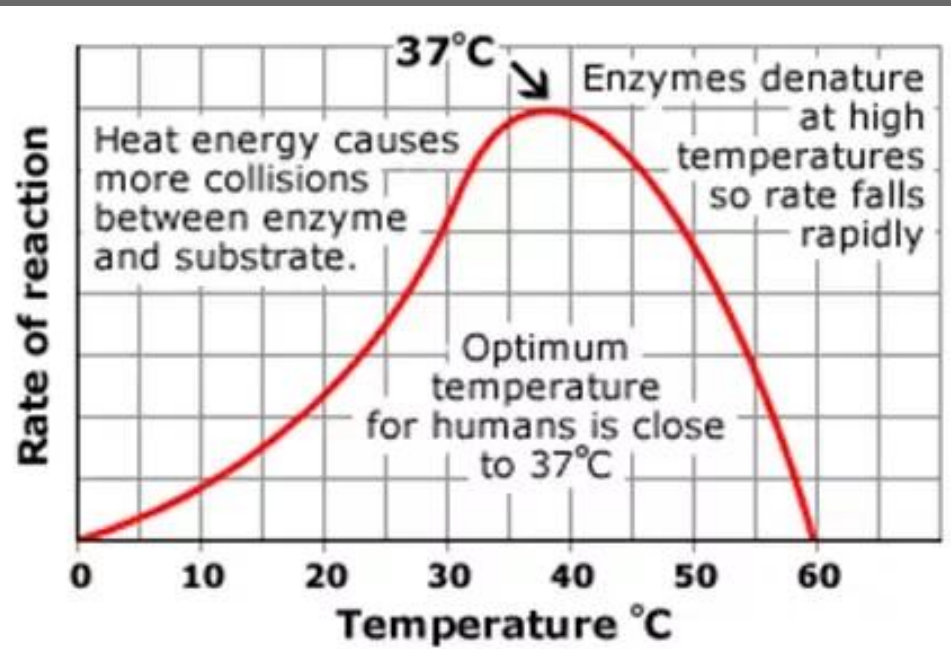


Активность ферментов и температура



<https://slideplayer.com>

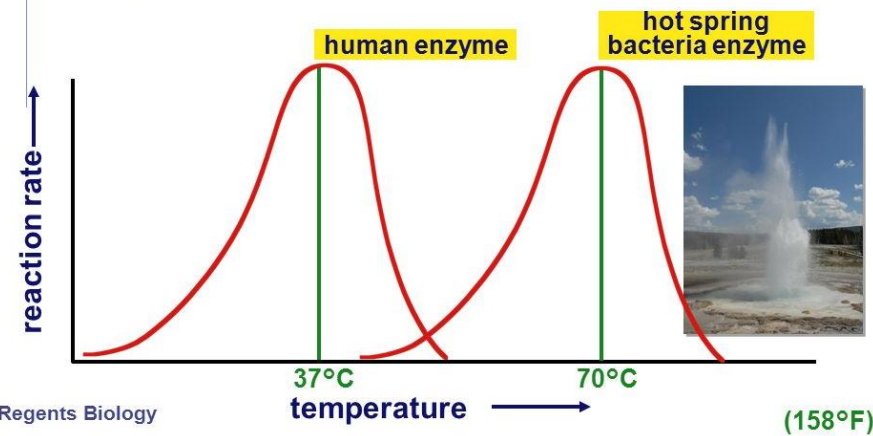
- Физико-химические свойства белков зависят от температуры
- Существуют организмы адаптированные как к низким температурам, так и к высоким



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

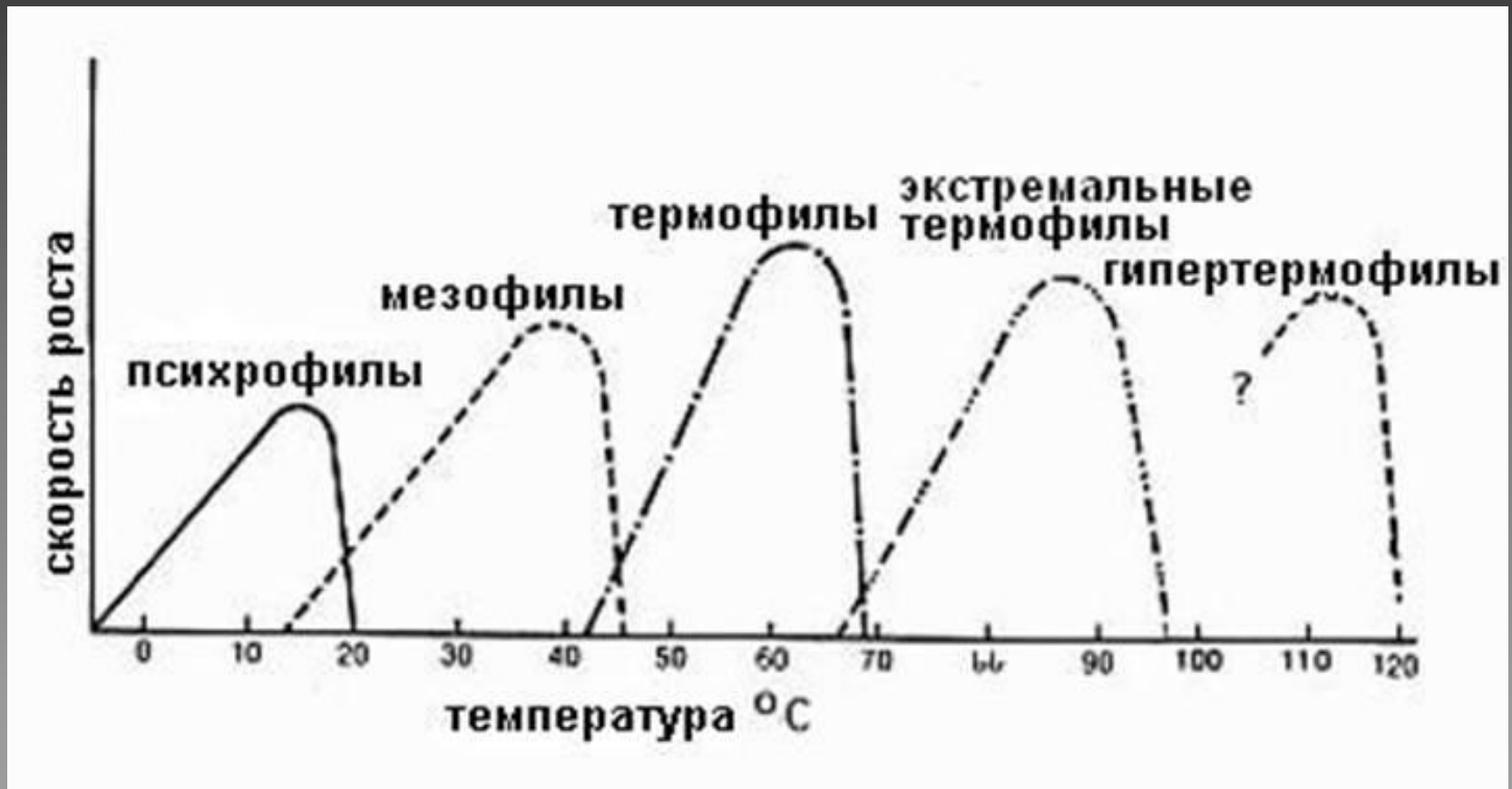
Enzymes and temperature

- Different enzymes function in different organisms in different environments



<https://slideplayer.com>

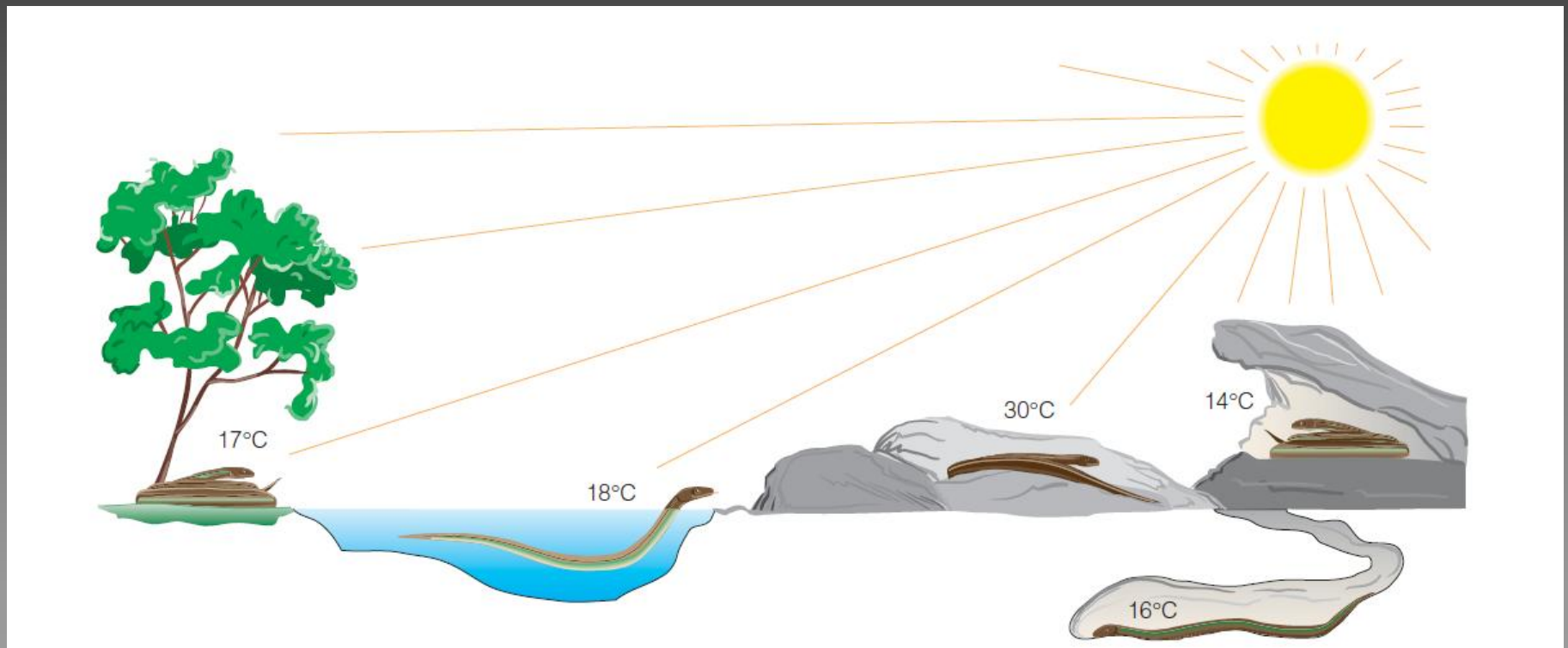
Многообразие микроорганизмов по отношению к температуре



У многоклеточных эукариот 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

У ЭКТОТЕРМНЫХ ЖИВОТНЫХ НЕ ВСЕ ТАК ПРОСТО..



Животные-эктотермы способны активно регулировать температуру своего тела путем выбора местообитаний с разным микроклиматом

Не все так просто...

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

Свет, как сигнальный фактор

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.

152

SAULICH et al.

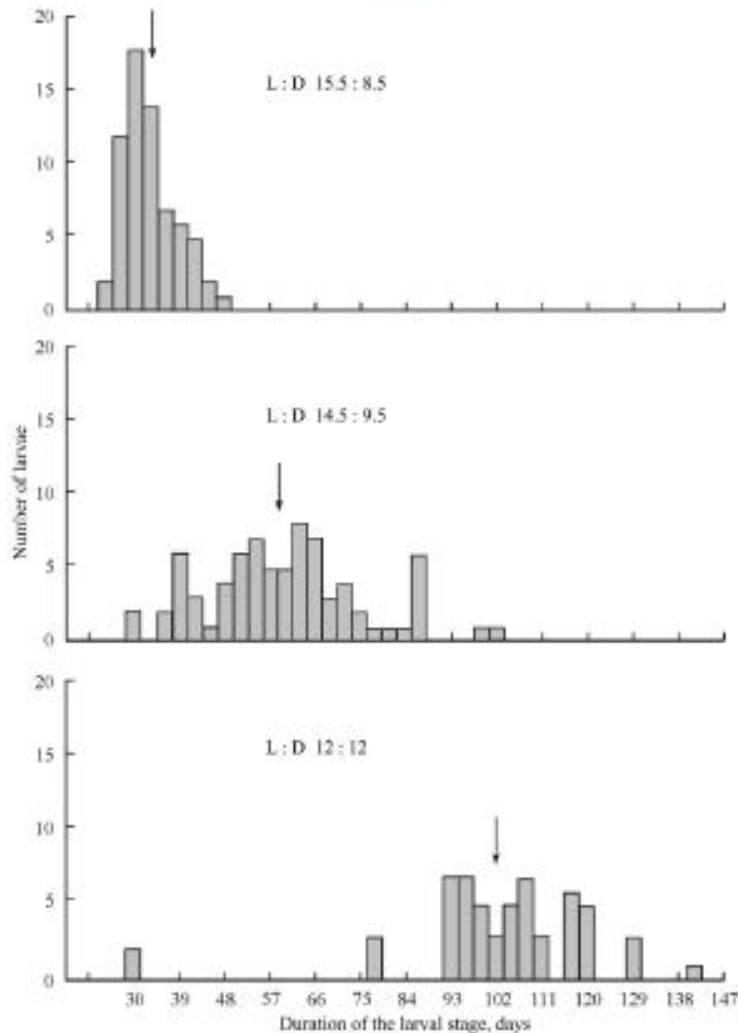


Fig. 6. Influence of the day length (L : D) on the duration of larval development of *Syngnathus oxiolengati* (Dyar) at 20°C (population from Japan, 38° N, 140° E). Arrows mark the mean duration of larval development in each regime (after Yamamura et al., 2008b).

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: 325mik40@gmail.com

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

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

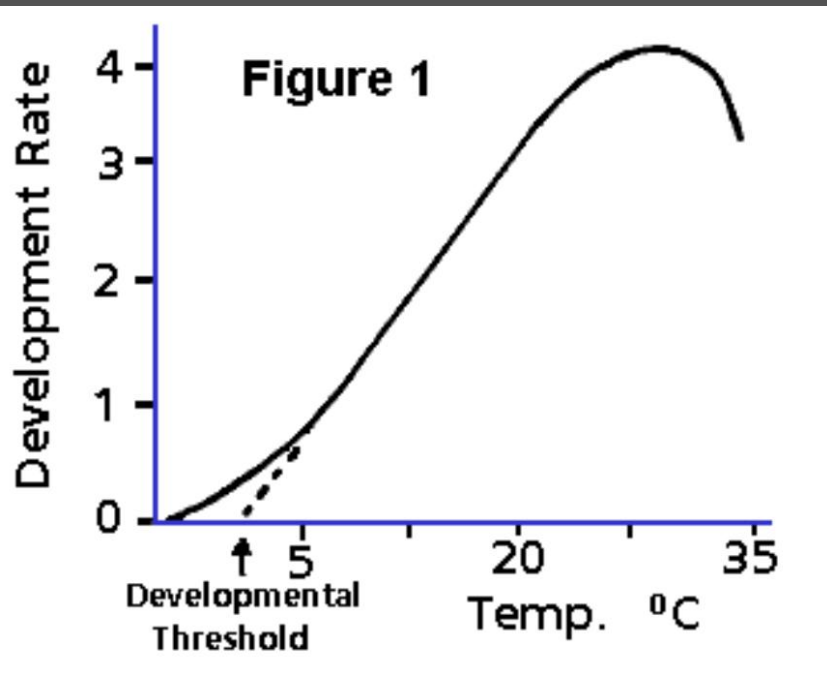
Received June 4, 2016

Пр разном режиме освещенности продолжительность развития личинок изменяется.



Не все так просто...

Продолжительность развития некоторых организмов зависит от накопленной температуры.



Пусть

a - порог развития

y - время развития

t - температура при которой идет развитие.

**Правило суммы
эффективных температур:**

$y(t-a) = \sum t_{эф}$ есть величина
постоянная для каждого вида.

Это уравнение позволяет вычислить
сколько потребуется тепла для развития
организма.

Сумма эффективных (активных) температур

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

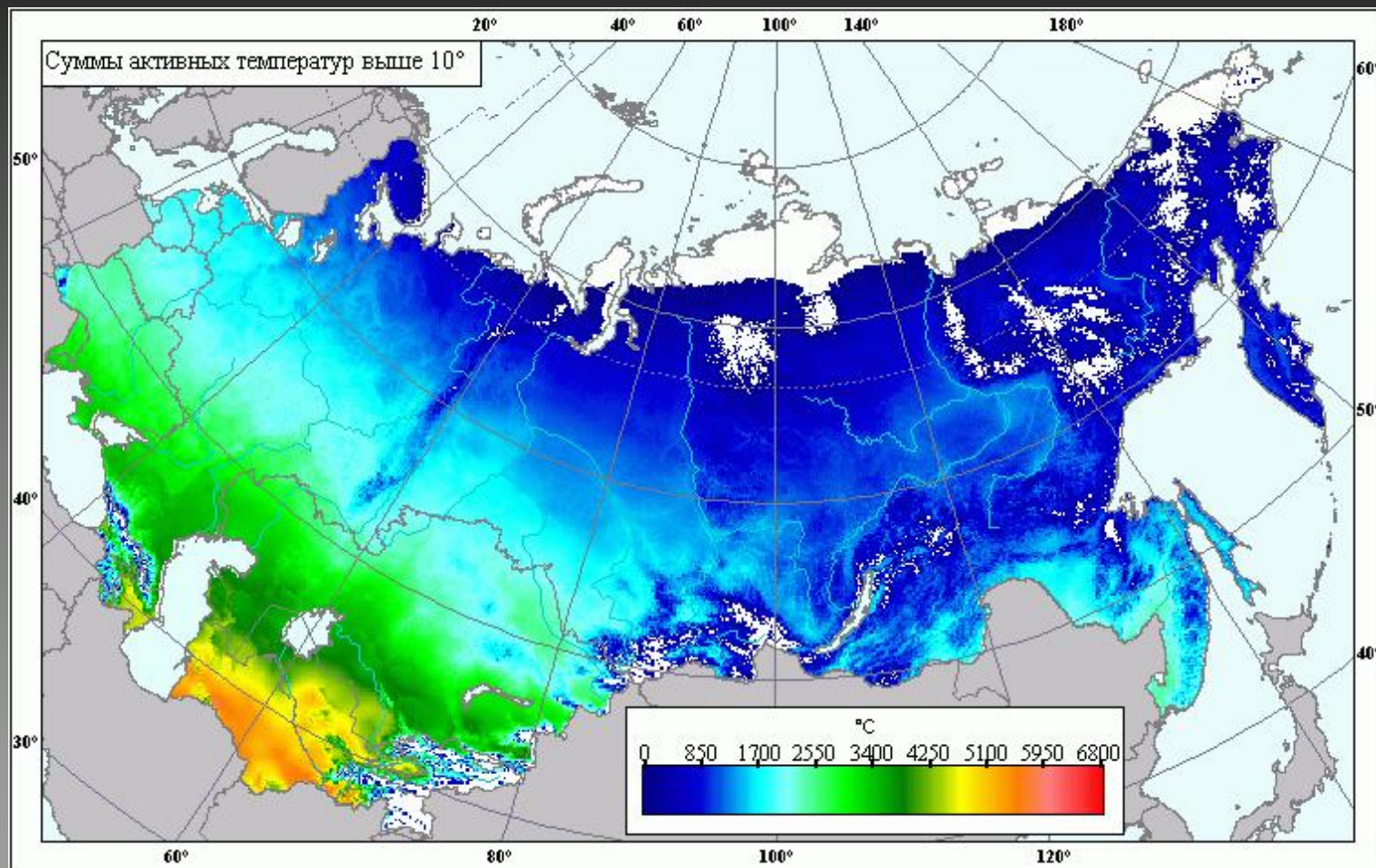
Выражается суммой среднесуточных температур, превышающих порог развития (градусо-дни).

Сумма эффективных температур для разных видов

Необходимая сумма активных температур для разных культур

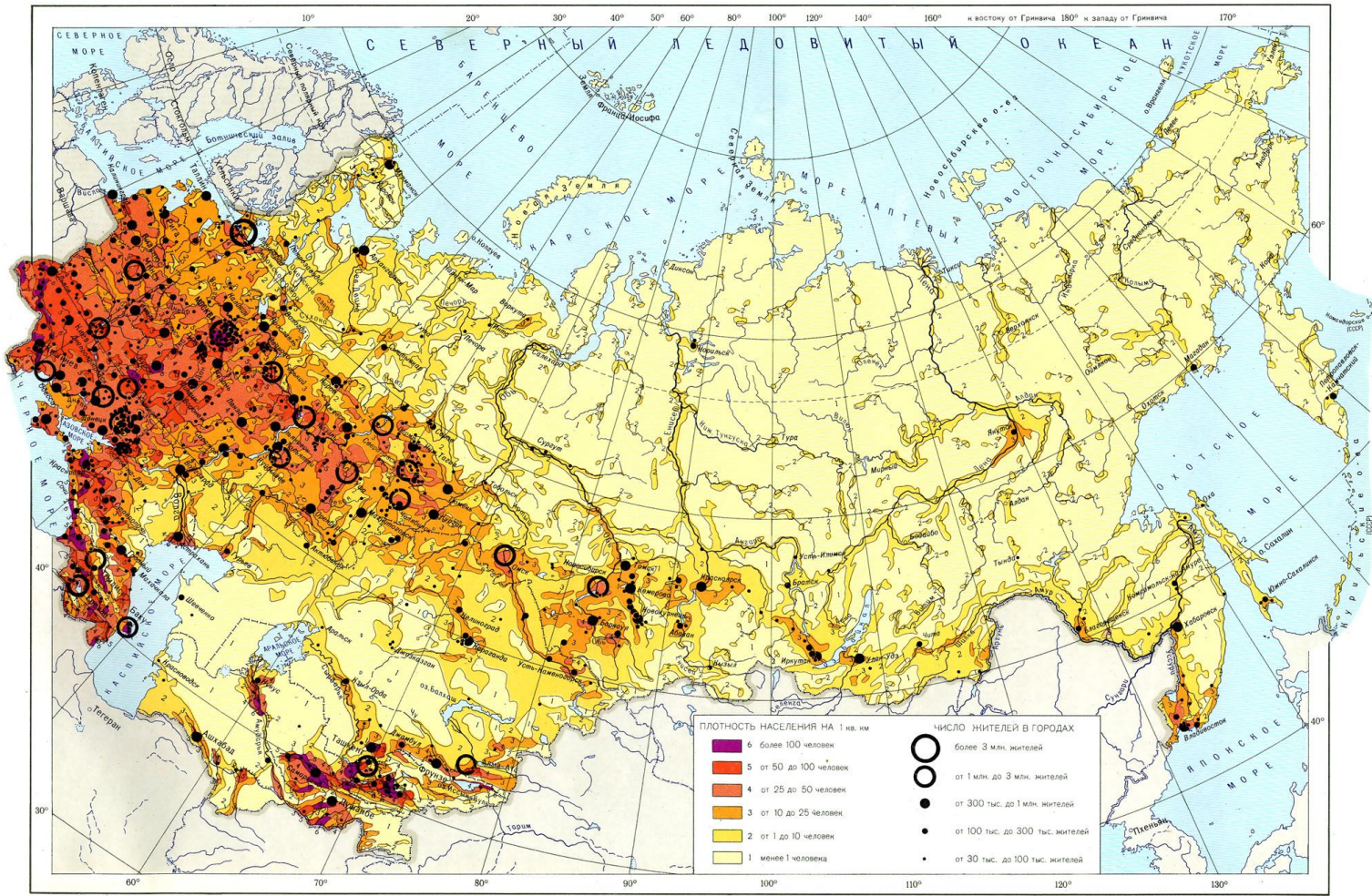
Культура	БАТ
Абрикос	2 600 – 2 800
Апельсин	7 000
Арбуз	2 000 – 3 000
Баклажан	2 000 – 2 100
Банановая пальма	7 000
Бобы	1 400 – 1 500
Брюква	1 300 – 1 800
Виноград	2 200 – 3 000 и более
Вишня	менее 1 700
Горох	1 250 – 1 550
Гречиха	1 200 – 1 500
Груша	2 200 – 2 600
Дыня	2 000 – 3 000
Кабачок	1 200 – 1 500
Капуста	1 400 – 1 700
Картофель	1 000 – 2 000
Кедр	не более 800
Кукуруза	2 200 – 2 900
Лиственница	не более 800
Лук из севка	1 400
Морковь	1 300 – 1 800
Овес	990 – 1 610
Огурец	1 200 – 1 500

Правило суммы эффективных температур позволяет прогнозировать распределение организмов



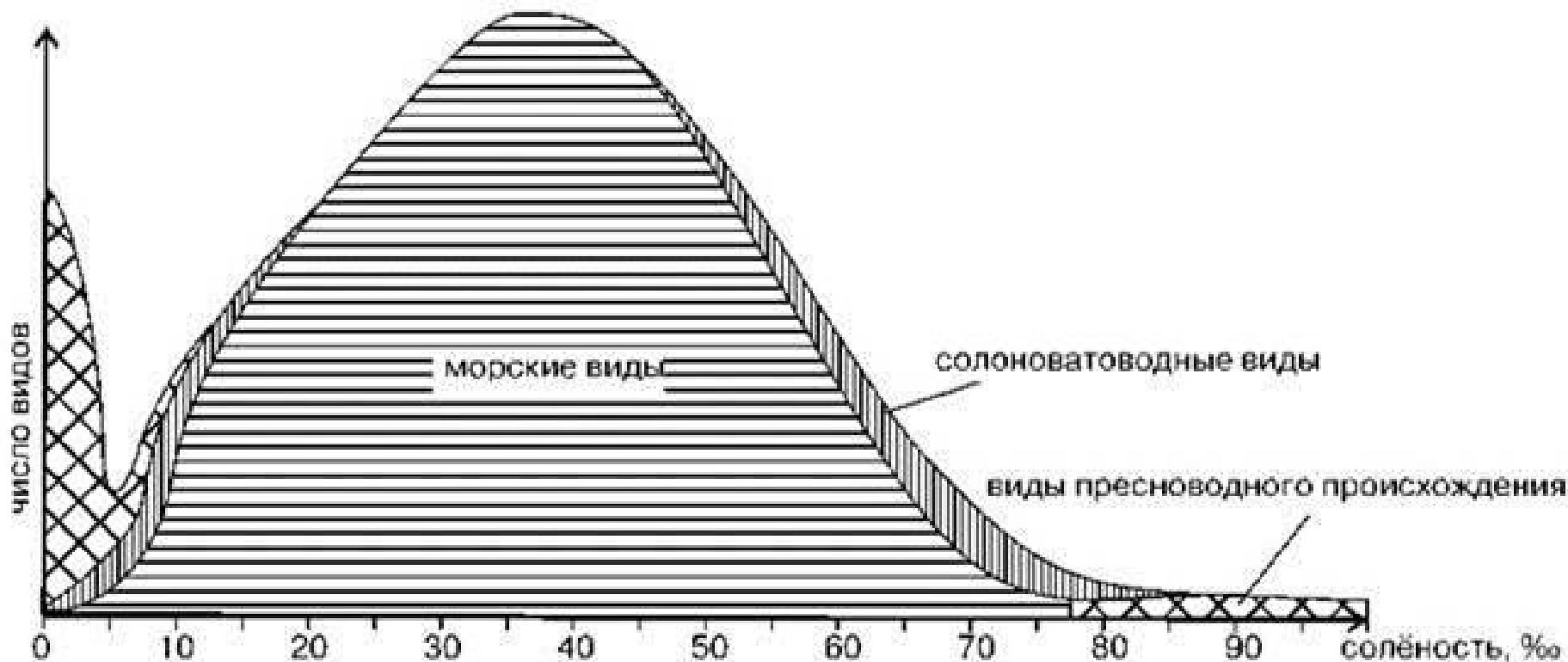
Где будет более долгое развитие культурных растений?

Плотность человеческой популяции



Влияние солености

Зависимость числа видов от солености



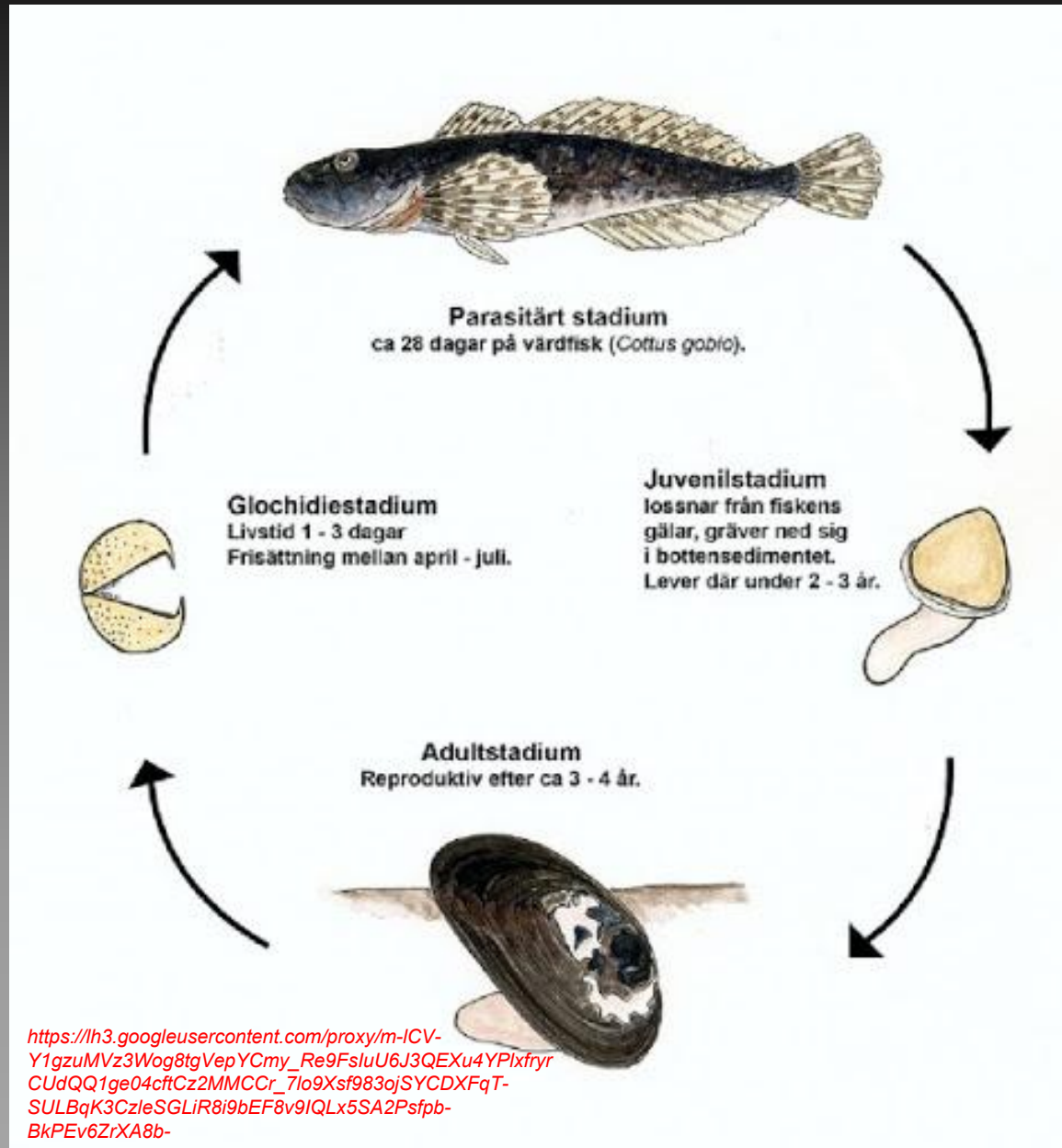
По В.В. Хлебовичу (1962)

Осмоконформеры и Осморегуляторы



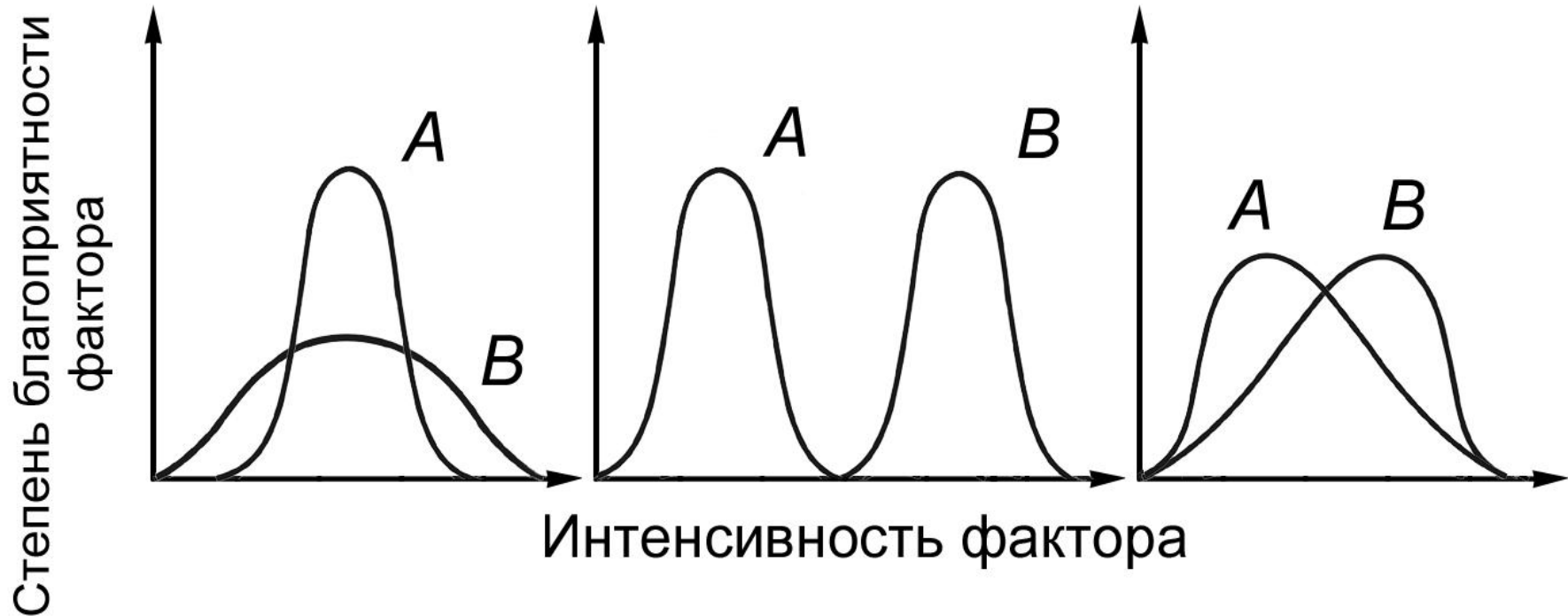
https://batrachos.com/sites/default/files/pictures/Autecology/5_16_osmoregulyaciya%20u%20ryb.jpg

Жизненный цикл пресноводных двустворок, как результат адаптации к пресной воде



Многообразие связей организмов с экологическими факторами

Возможные варианты зависимостей



Бродский, 2006

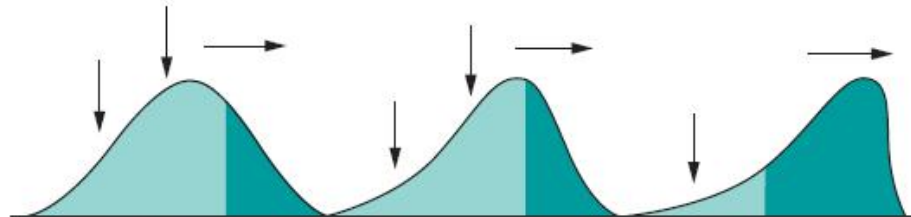
Почему зависимости могут
выглядеть по-разному?

Вариации в характере связи организмов и факторов среды

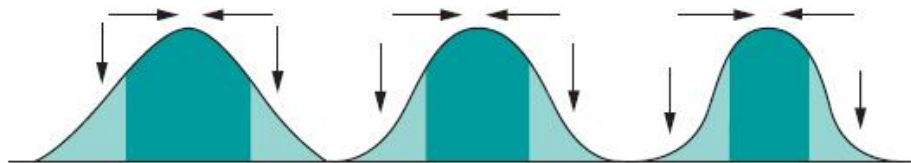
- Таксономические вариации
- Пространственные вариации
- Временные вариации
- Онтогенетические вариации
- Взаимодействия факторов

Таксономические различия в реакциях на влияние факторов среды

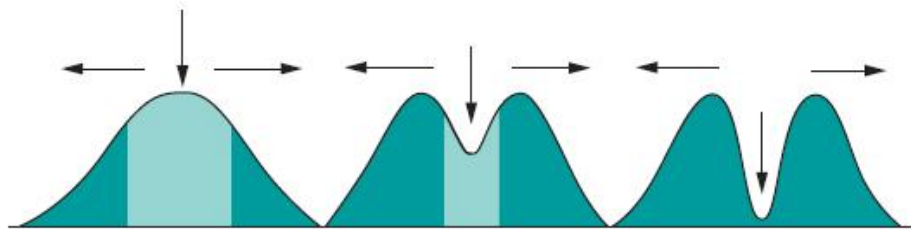
Три формы естественного отбора



(a) Directional selection



(b) Stabilizing selection

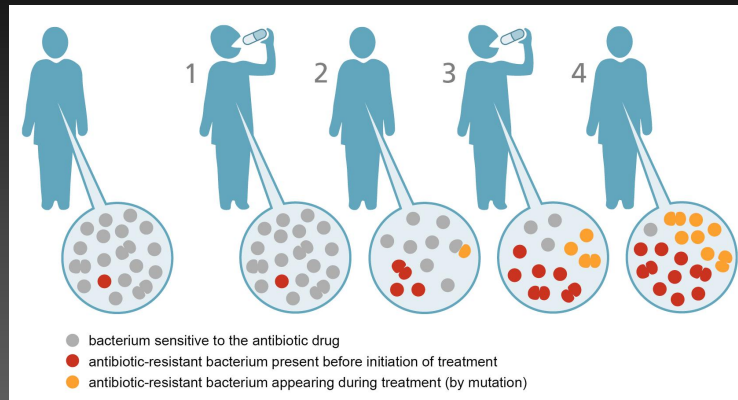


(c) Disruptive selection

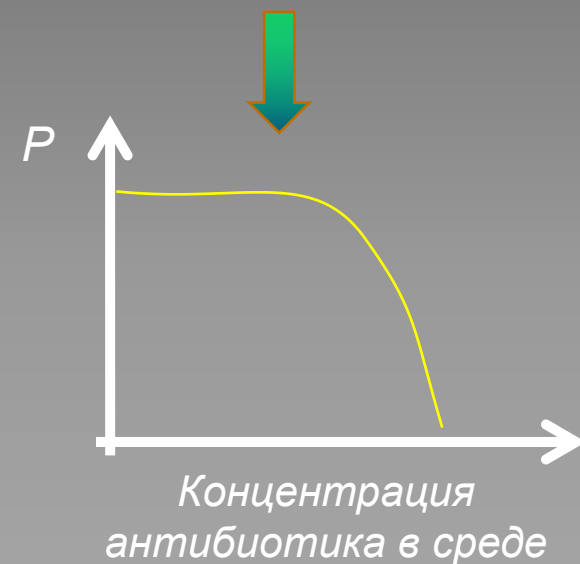
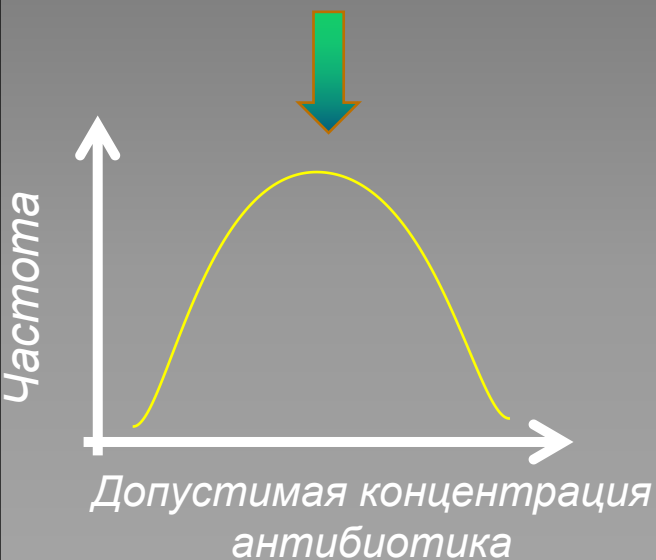
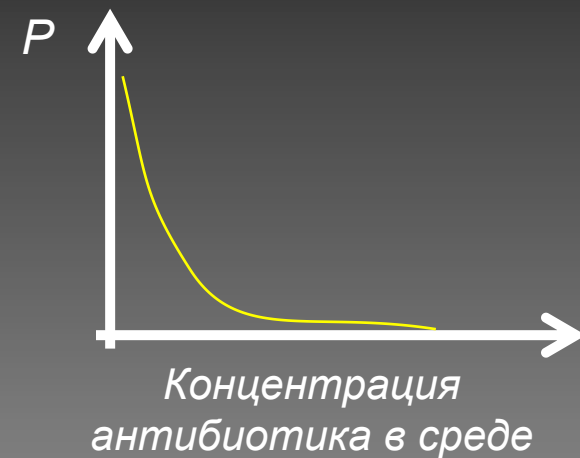
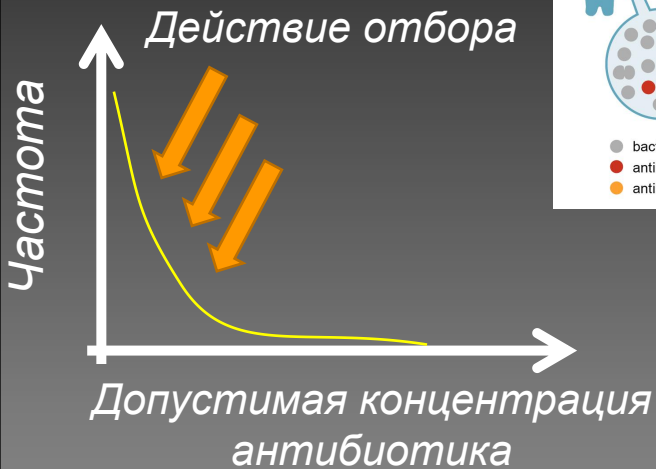
В результате действия естественного отбора может изменяться и форма «купола толерантности».

Антибиотики и бактерии

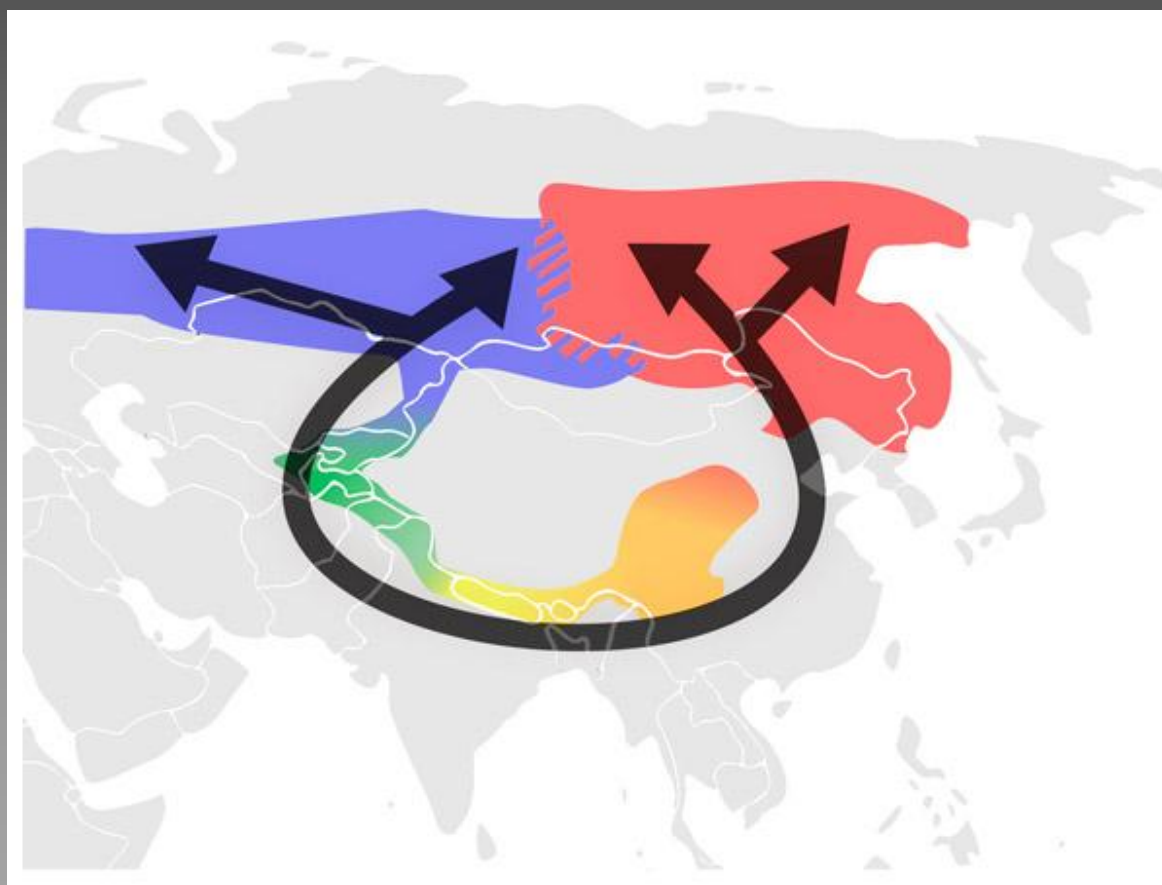
Изменение
структуры
популяции



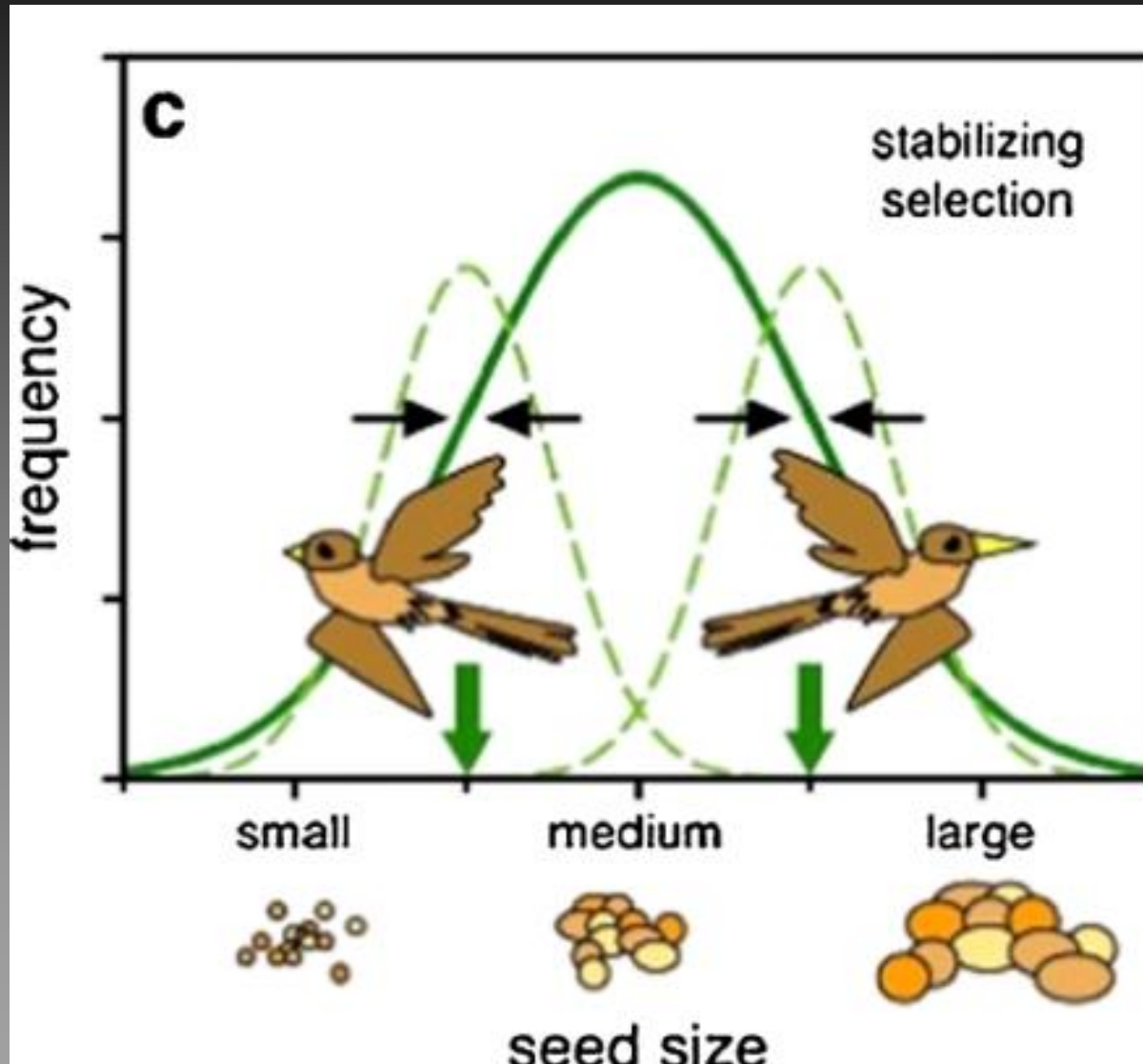
Изменение
купола
толерантности



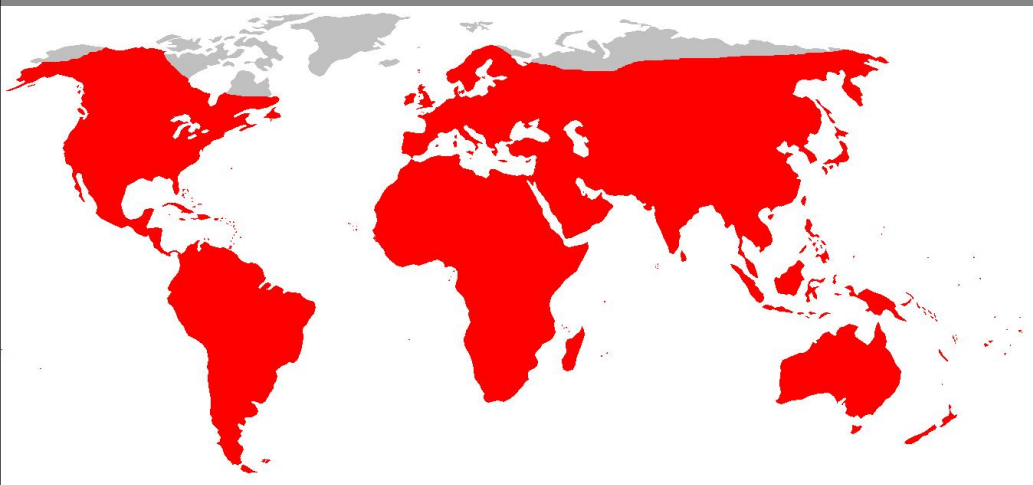
Географическое видообразование



Экологическое видообразование



Почему столь разные ареалы?



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

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

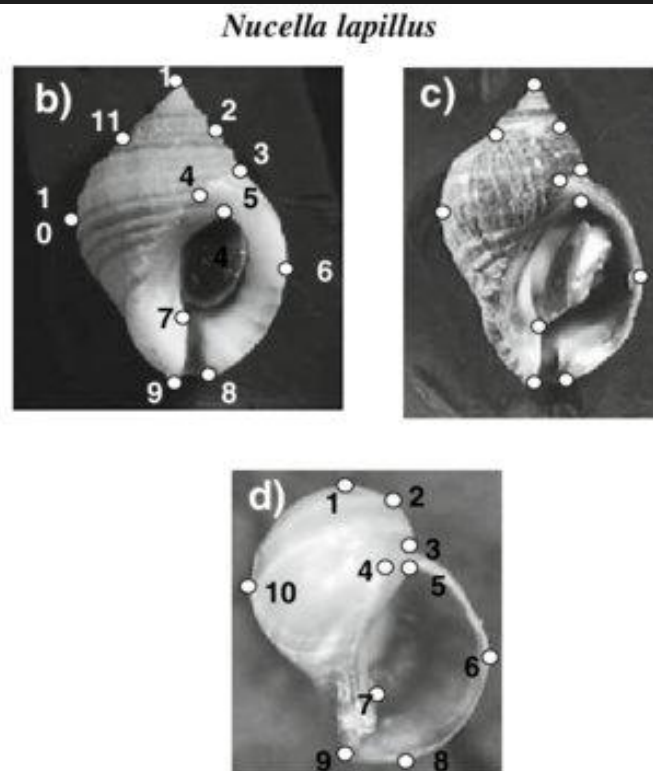
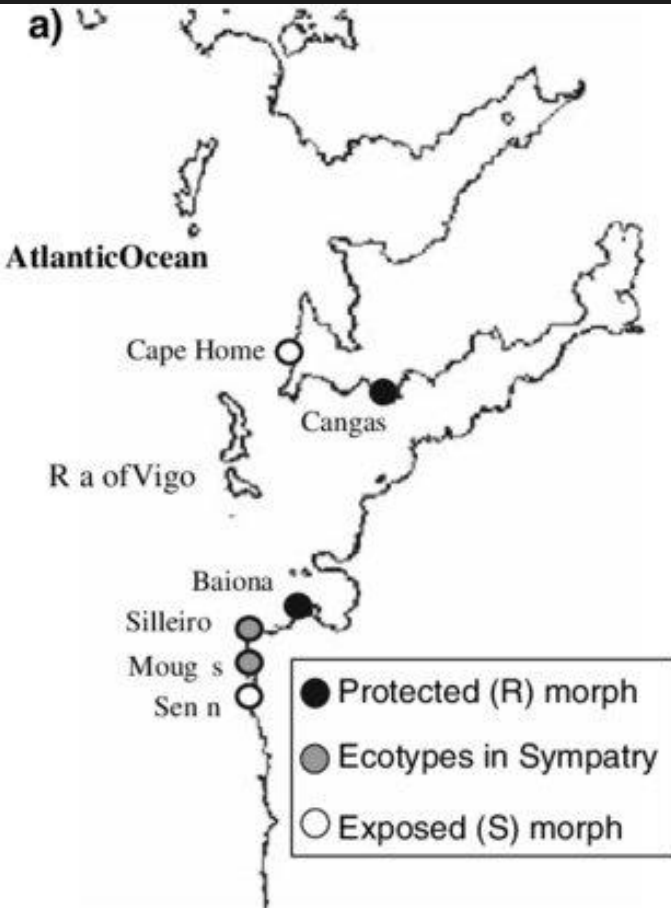
Стенобионты и эврибионты

- **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 в
характере реакции организмов
на воздействие факторов среды

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

Экотипы у *Nucella lapillus*



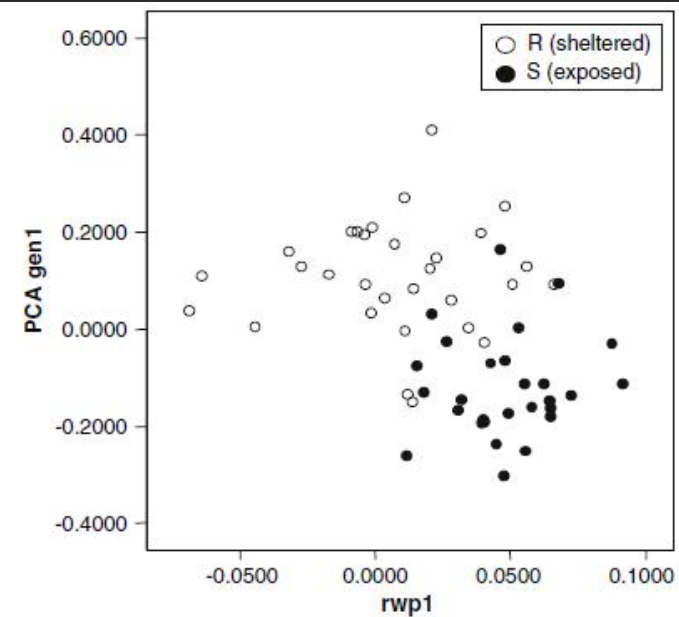
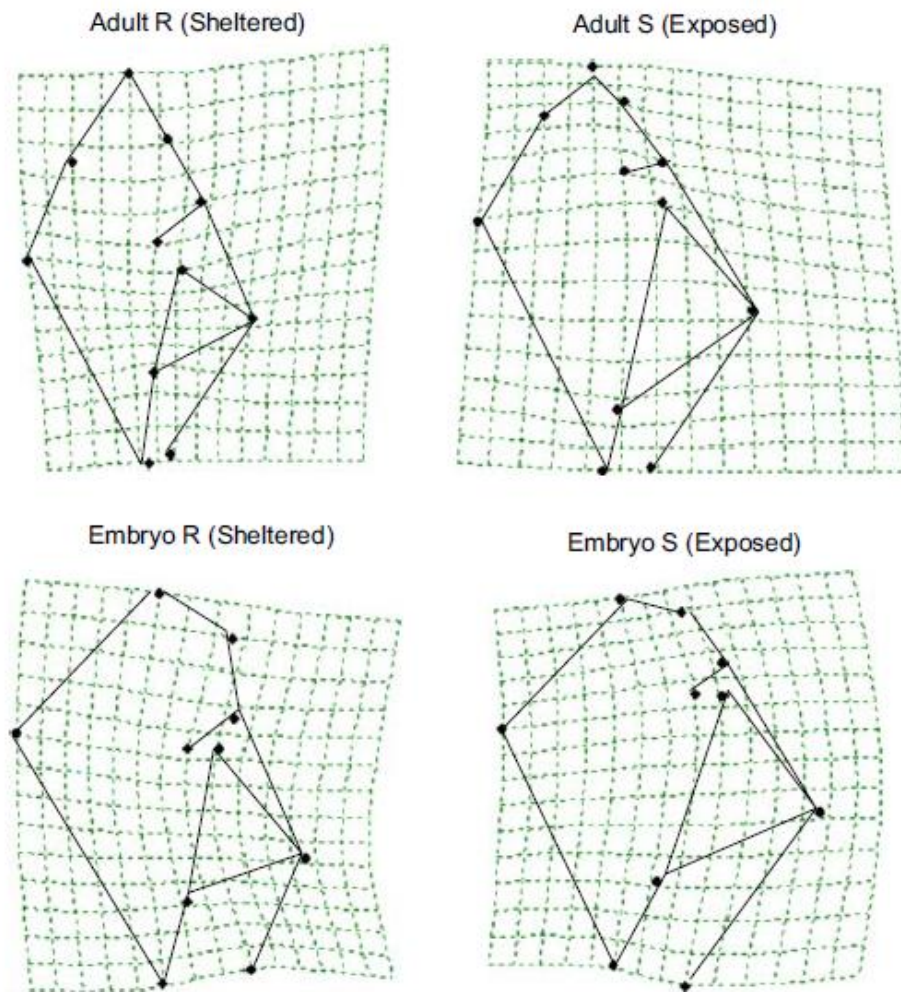
Evol Ecol (2009) 23:261–280
DOI 10.1007/s10682-007-9221-5

ORIGINAL PAPER

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

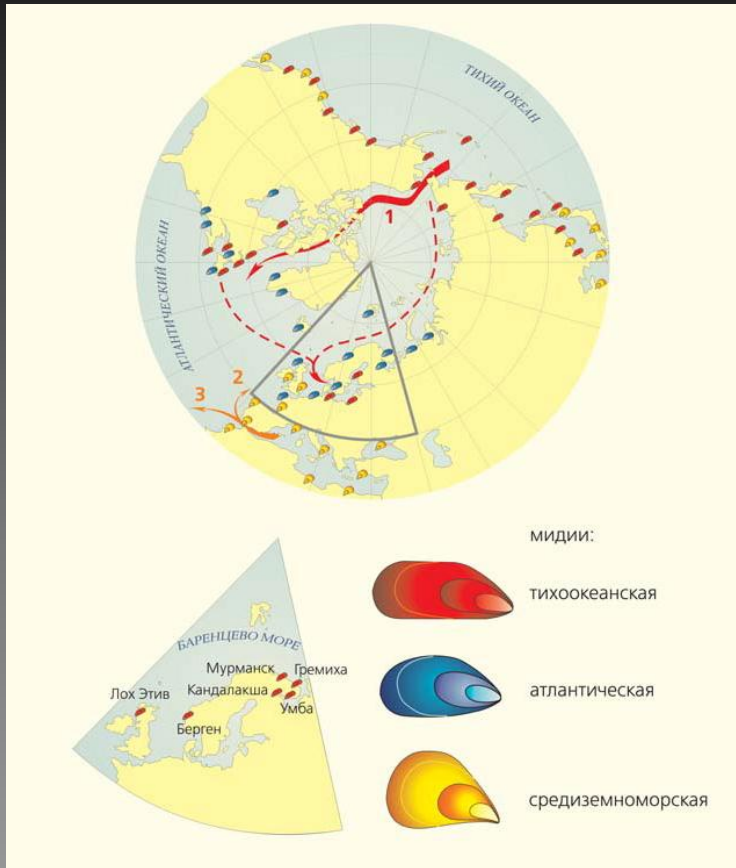
Jorge Guerra-Varela · Isabelle Colson · Thierry Backeljau · K. Breugelmans · Roger N. Hughes · Emilio Rolán-Alvarez

Геометрическая морфометрия, генетические различия и степень прибойности

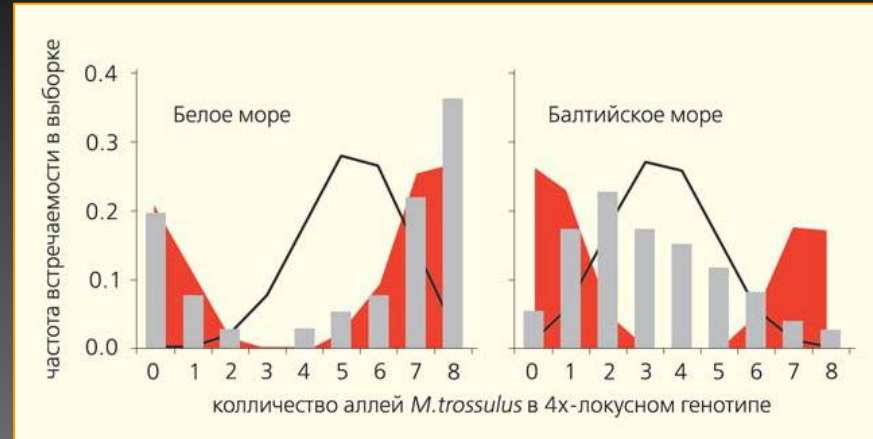


Улитки, обитающие в разных условиях прибойности, демонстрируют разную форму раковины.

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^{1*}, Vadim Khaitov^{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

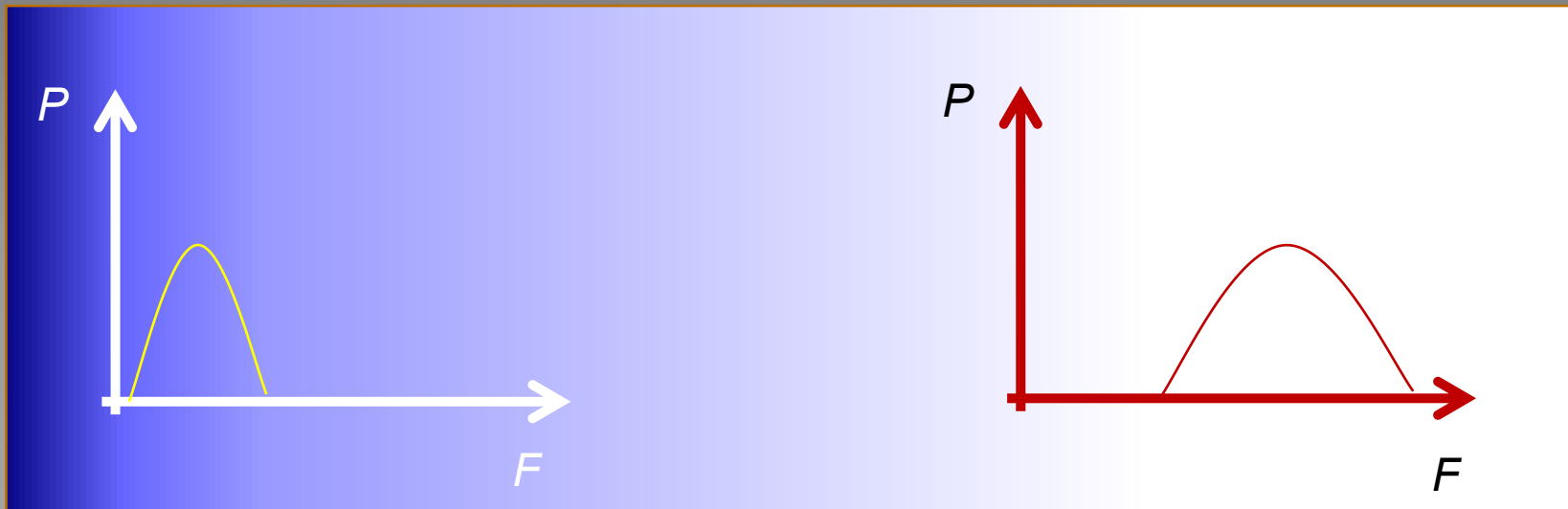


мидии (род *Mytilus*) представлены тремя видами: мидиями средиземноморской (*M. galloprovincialis*), тихоокеанской (*M. trossulus*) и атлантической, или съедобной (*M. edulis*). Внешне они очень похожи, различить их под силу только специалистам. Средиземноморская мидия, хотя столь же вкусна и полезна,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

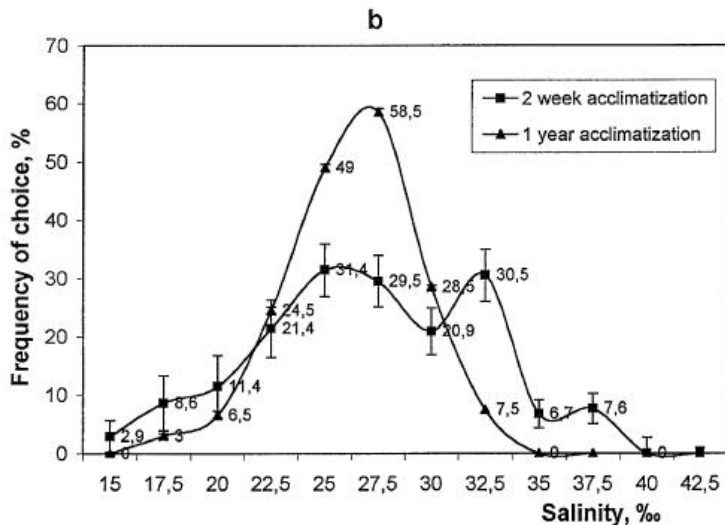
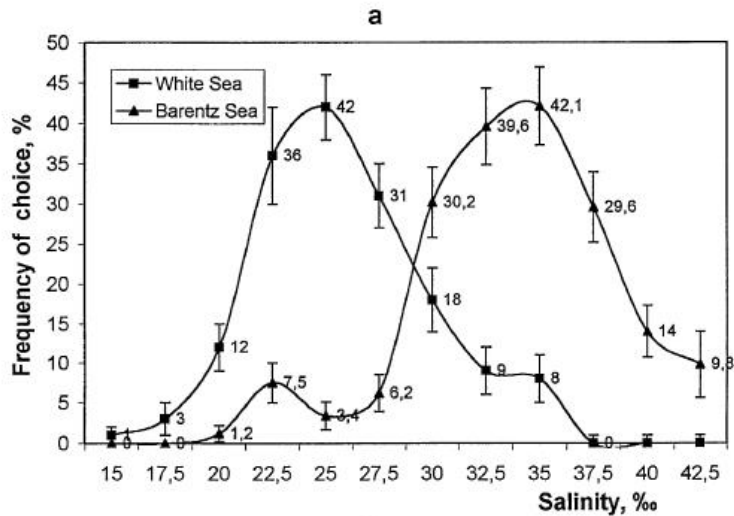


Временные вариации за счет действия сигнальных факторов

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



Временные вариации: Акклимация



Journal of Experimental Marine Biology and Ecology
264 (2001) 15–28

Journal of
EXPERIMENTAL
MARINE BIOLOGY
AND ECOLOGY

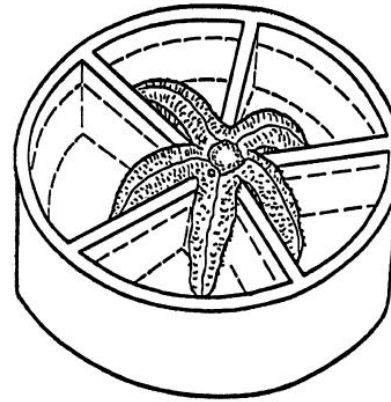
www.elsevier.com/locate/jembe

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

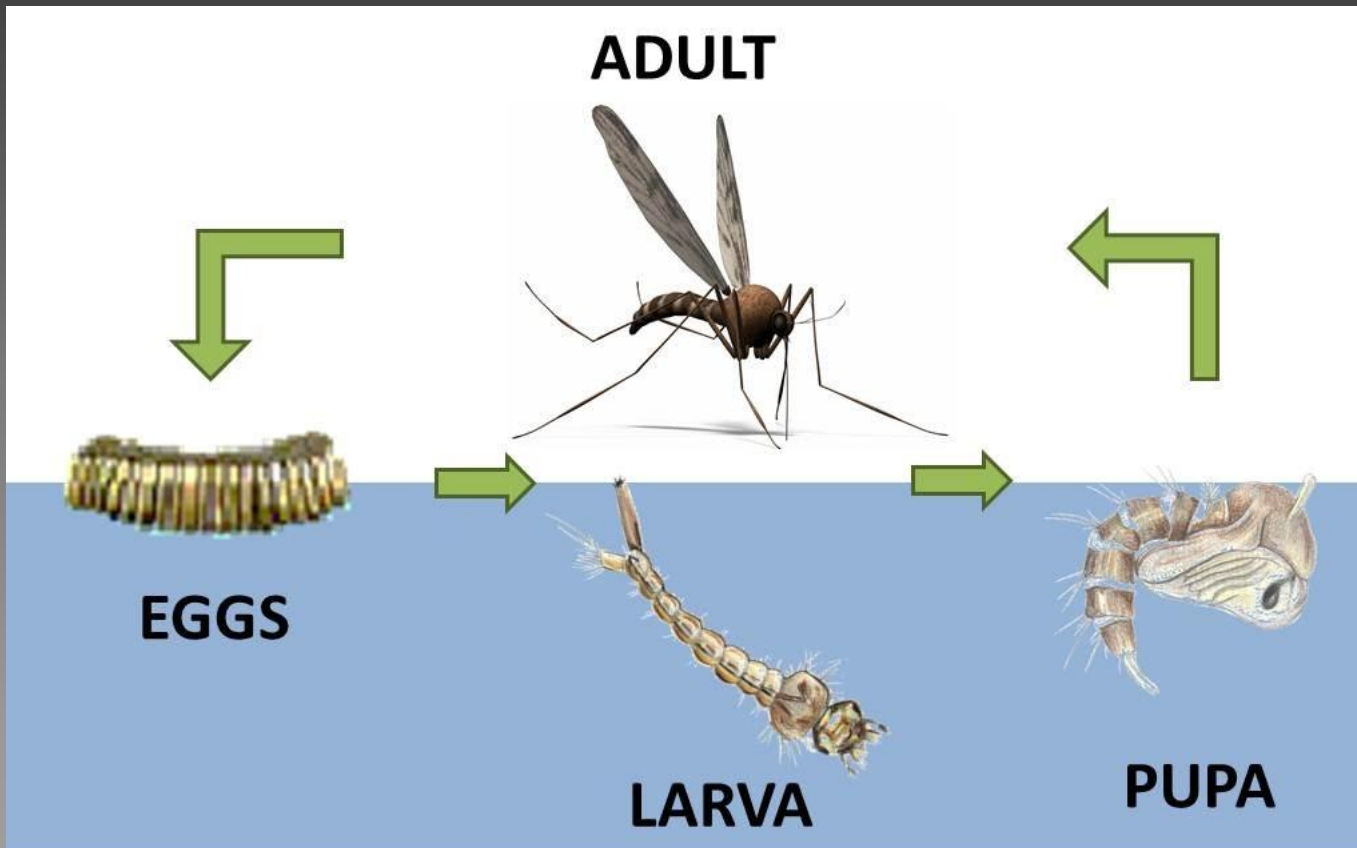
Received 1 June 2000; received in revised form 3 November 2000; accepted 12 May 2001



Купол толерантности морских звезд по отношению к солености смещается при постепенном изменении солеости.

Онтогенетические вариации

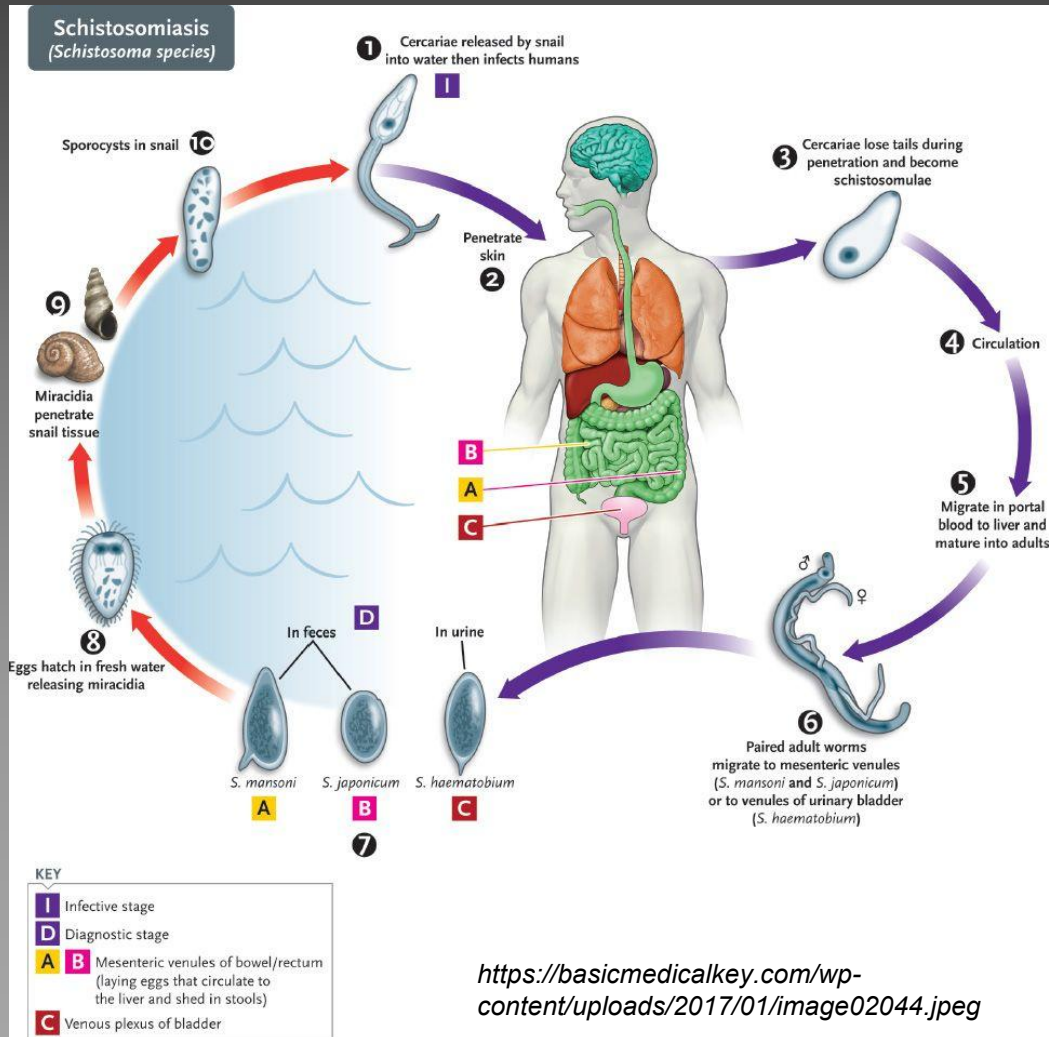
- Гетеротопные организмы



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

Онтогенетические вариации

- Гетеротопные организмы

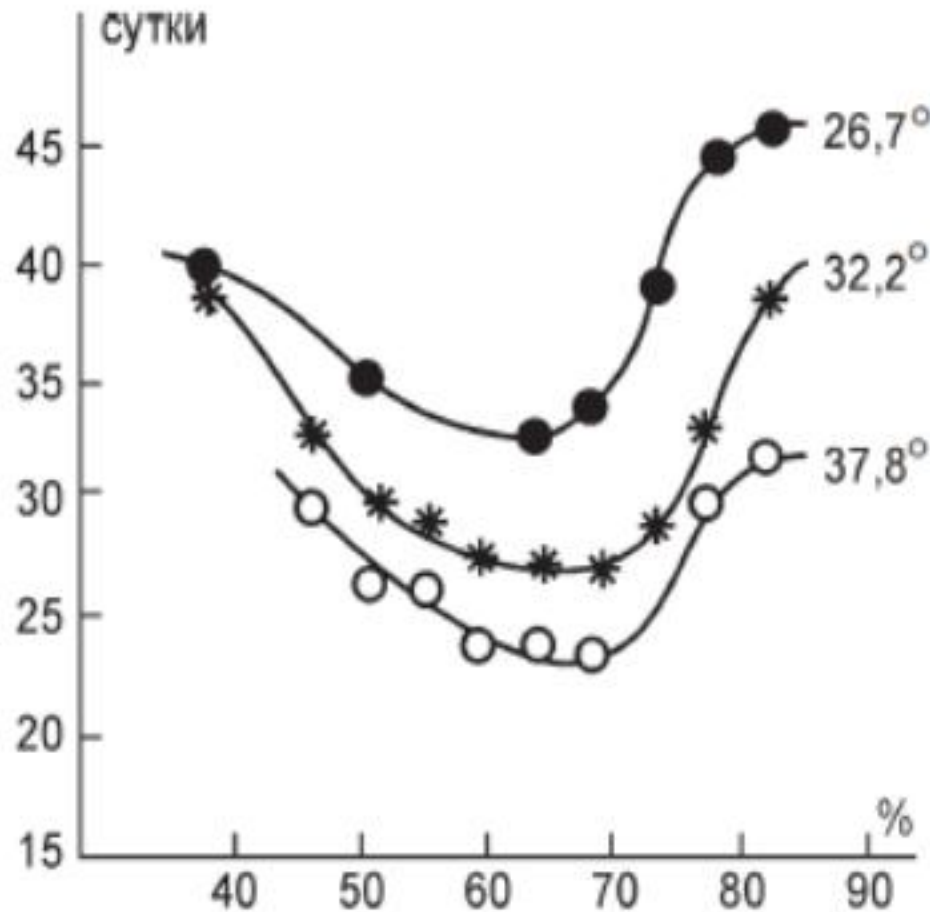


Взаимодействие факторов



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

Продолжительность жизни последней личиночной стадии саранчи по-разному связана с влажностью при разной температуре



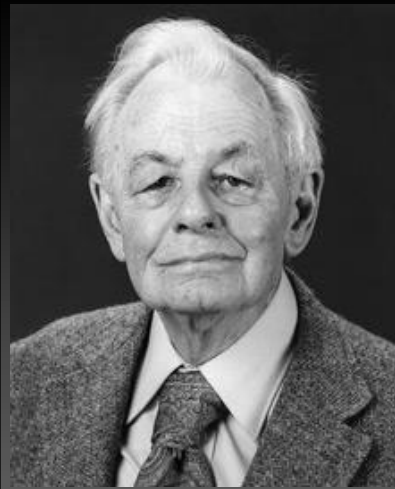
Влажность

(по Нинбург, 2005)

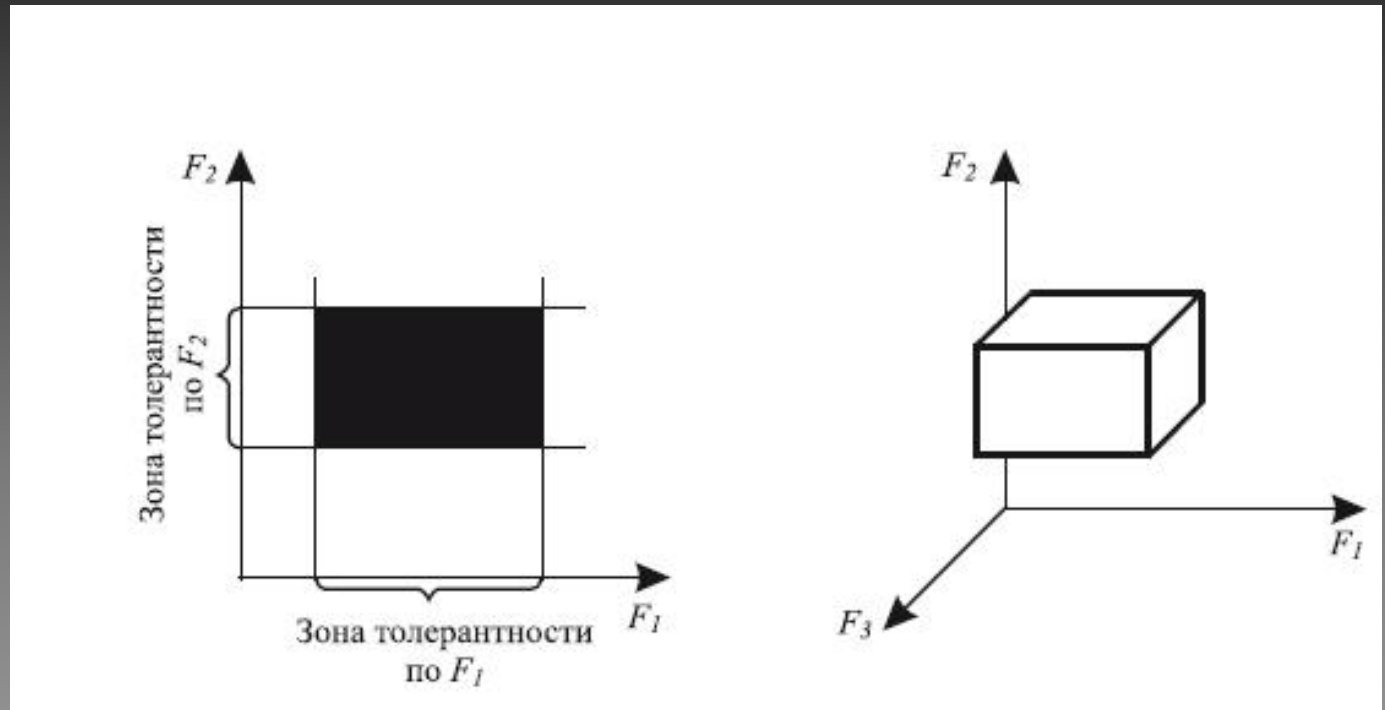
Продолжительность последней личиночной стадии

Экологическая ниша:
модель Хатчинсона

Экологическая ниша - фигура в гиперобъеме значений экологических факторов



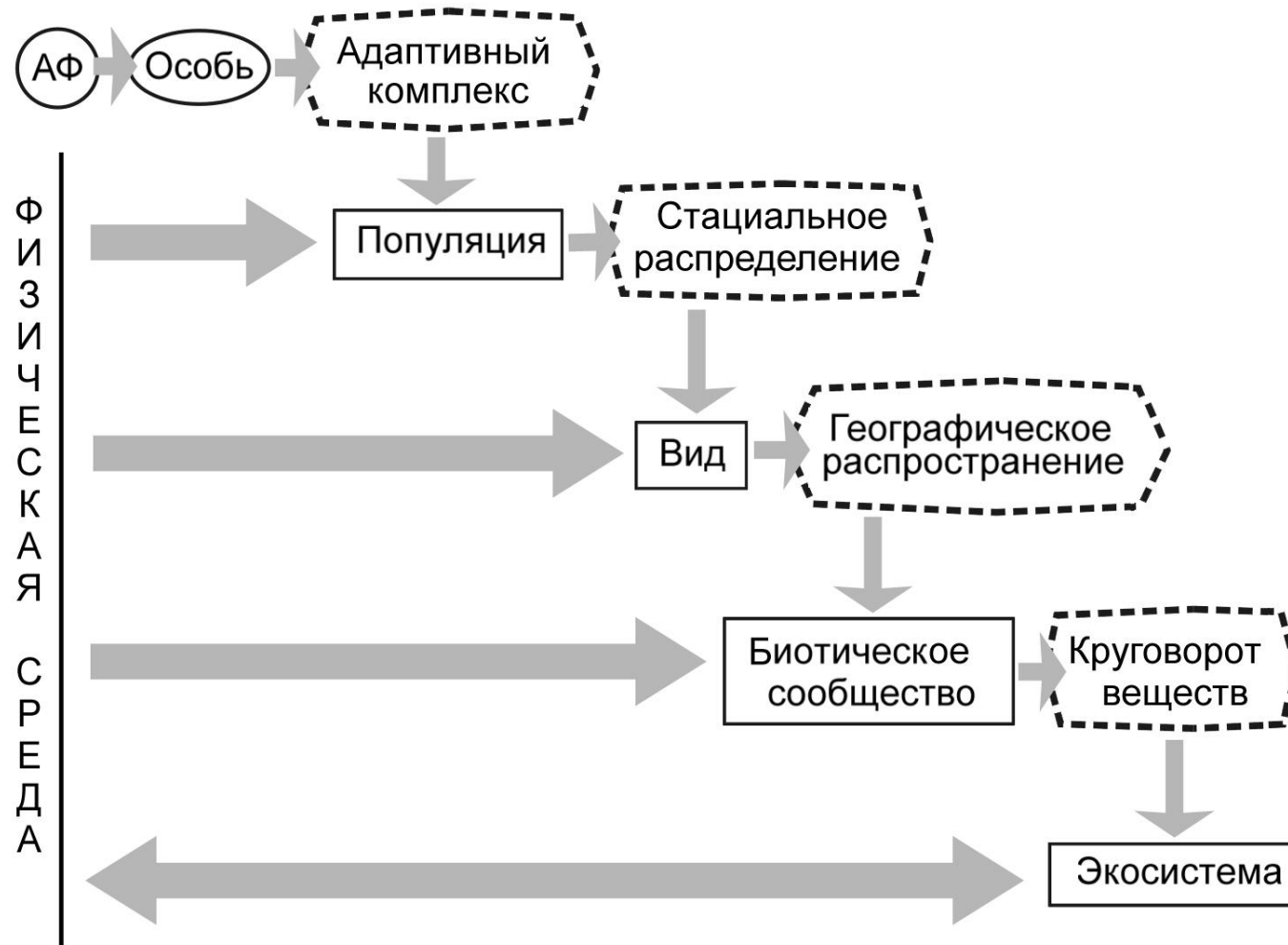
Джордж Эвелин
Хатчинсон



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

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, популяції и сообщество. 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
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
Эктотермы
Эндотермы
Эффективная температура