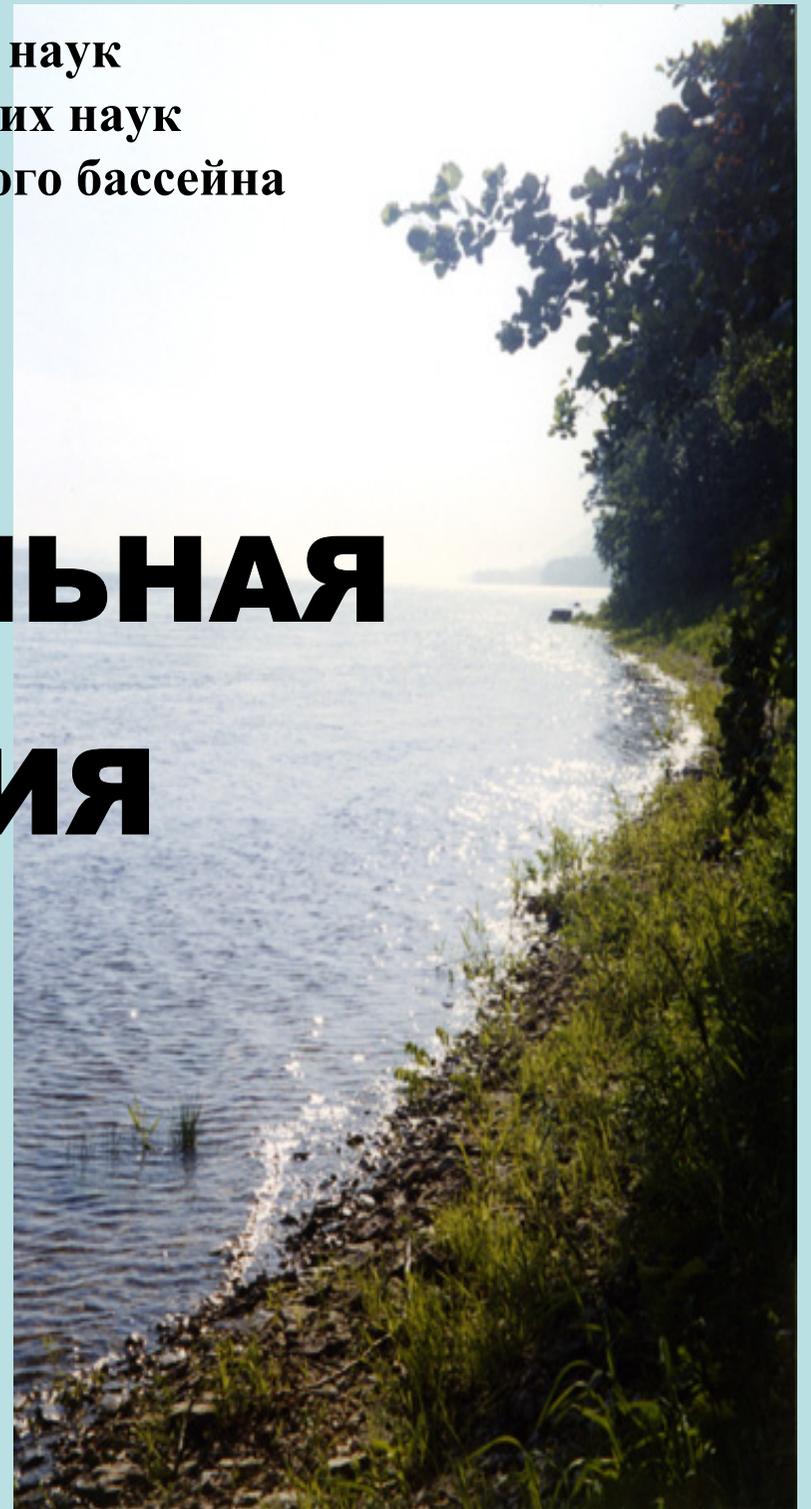


Российская академия наук  
Отделение биологических наук  
Институт экологии Волжского бассейна

# **ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ**

**Г.С. Розенберг**



**В.Д. Федоров, Т.Г. Гильманов Экология :**  
[Учебник для биол. спец. ун-тов]. –  
М. Изд-во МГУ 1980. – 463 с.

**Вадим  
Дмитриевич  
Федоров  
(г.р. 1934)**



**Тагир  
Габдулнурович  
Гильманов  
(г.р. 1947)**



**«Жизнь организмов любой популяции в экосистеме проходит под воздействием множества экологических факторов, относящихся к абиотическим и биотическим компонентам экосистемы. Предметом **факториальной экологии** выступает изучение воздействия экологических факторов на метаболизм, питание, скорость развития, плодовитость, продолжительность жизни, смертность и другие показатели жизнеспособности особей популяции» (с. 84).**

**Вся история становления экологии свидетельствует о важности и постоянном интересе исследователей к оценке воздействия среды на биоценотические компоненты экосистем.**

Прежде чем перейти к рассмотрению основных теоретических конструкций в рамках факториальной экологии дадим некоторые *определения*.

- **Местообитание** (англ. *habitat*) – среда жизни биоценоза, сравнительно однородная, пространственно ограниченная совокупность абиотических и биотических факторов среды (син. **эко топ**).
- **Экологический фактор** – это любой элемент или условие среды, оказывающее влияние на живые организмы, на которые они реагируют приспособительными реакциями (за пределами этих реакций лежат **летальные значения фактора**).

- **Совокупность абиотических факторов** условно подразделяют на:
  - косвенные** (более или менее **внешние** по отношению к экосистеме, иногда называемых **энтопий**; например, географическая широта и удаленность от океана, местоположение экосистемы в рельефе, характеристики геологических пород, уровня грунтовых вод и пр.) и
  - прямые** (**внутренние**, или **экотоп** – воздушный, водный, температурно-радиационный режимы, режим минерального питания, факторы хозяйственной деятельности человека и пр.).

**Косвенные факторы действуют на компоненты экосистем опосредованно – через прямые факторы.** Например, с подъемом в горы изменяется гранулометрический состав почв (воздействие через режим увлажнения) и климат (количество осадков, температурный режим).

- Кроме того, в совокупности экологических факторов различают **ведущие** факторы (они же чаще всего оказываются и **лимитирующими** факторами; например, увлажнение почвы в степных и пустынных экосистемах) и **второстепенные**.
- Различают также **природные** и **антропогенные** факторы (например, гидробиоценозы водохранилища формируются как климатическими факторами, так и режимом "наполнения – спуска" водохранилища в тех или иных целях).

- По каналам влияния различают **эдафические, климатические, биотические** факторы и др.
- **Совокупность биотических факторов** разделяют на комплекс собственно **биотических** факторов (непосредственное взаимодействие компонентов биоценоза – конкуренция, хищничество, паразитизм и пр.) и **биоценогенных** факторов (порожденных процессами жизнедеятельности организмов, переводящих экотоп в **биотоп**).

**Роль продуктов метаболизма как дополнительных субстратов, ингибиторов или стимуляторов роста широко известна в экологической литературе и получила название *аллелохимических взаимодействий*.**

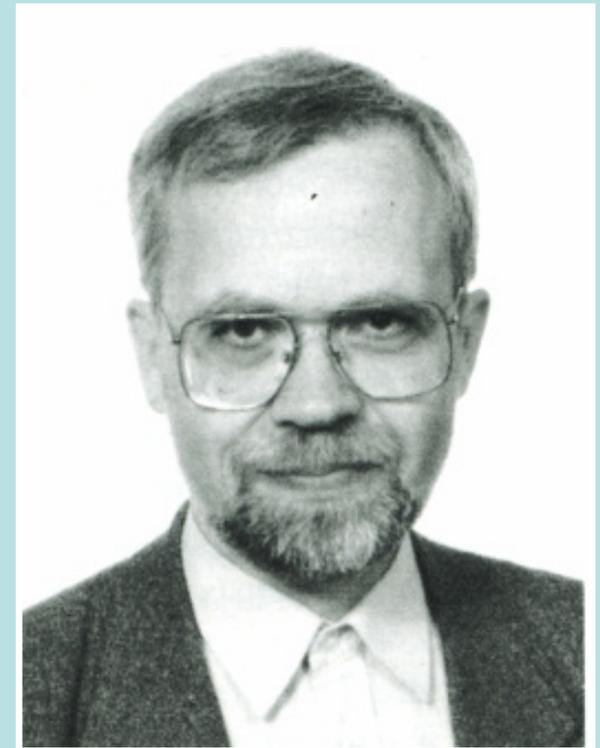
В отношении водных экосистем, сообществ микроорганизмов, растений – работы **К.М. Хайлова, А. Фредриксона, С.А. Остроумова** и мн. др.



**Кирилл Михайлович  
Хайлов (г.р. 1929)**

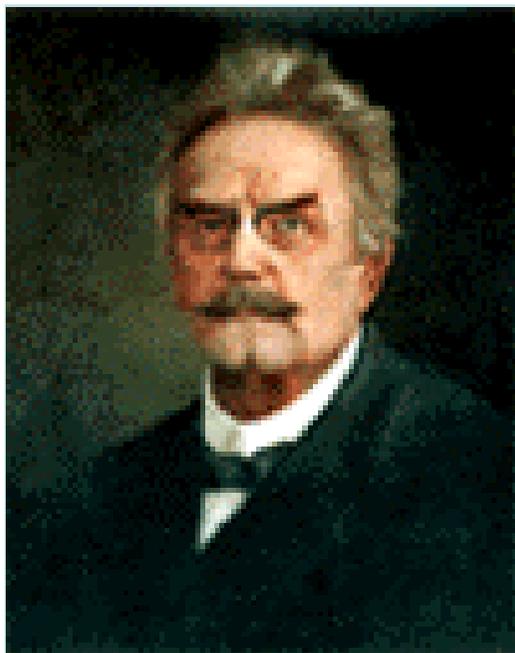
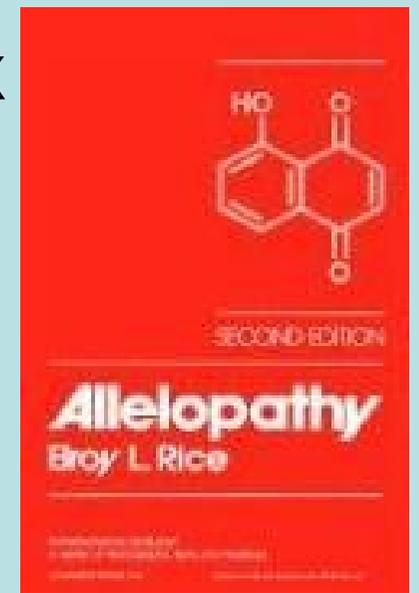


**Арнольд Фредриксон  
Arnold [Arnie]  
G. Fredrickson (г.р. 1932)**



**Сергей Андреевич  
Остроумов (г.р. 1949)**

для наземных экосистем и растительных сообществ – исследования **Г. Молиша, Э. Райса, А.М. Гродзинского, Н.М. Матвеева** и др. (в этом случае используется даже специальный термин – **аллелопатия**).



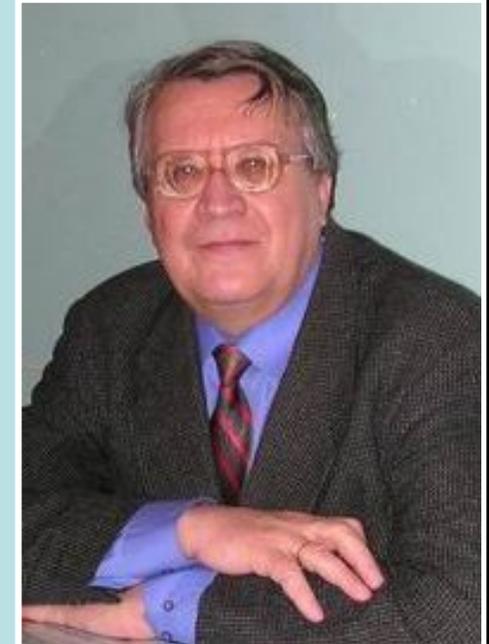
**Ганс Молиш**  
**Hans Molisch**  
(1856-1937)



**Элрой Райс**  
**Elroy Leon Rice**  
(1917-2000)



**Андрей Михайлович**  
**Гродзинский**  
(1926-1988)



**Николай**  
**Михайлович**  
**Матвеев (г.р. 1940)**



Пустынный чапарраль состоял из высоких и густых кустов, росших на расстоянии четырех-пяти футов друг от друга. Редкие дожди в высокогорной пустыне не позволяли расти широколиственным растениям. По этой же причине отсутствовал густой подлесок. И все-таки зрительно чапарраль воспринимался как буйные и непроходимые заросли.

**Карлос Кастанеда (1925 [или 1931?]-1998)**  
**«Сила безмолвия», 1987**

**Классическим примером аллелопатии** в растительных сообществах может служить сукцессия специфического типа растительности – **калифорнийского чапарраля** (кустарниковая жизненная форма из шалфея белолистного [*Salvia leucophylla*], чамисо, толокнянки и видов лугового сообщества).

Вокруг многих кустарников шалфея существуют широкие кольца до **2-3 м**, где не растет трава из-за накопления в почве токсинов (терпенов – главным образом, камфары и цинеоля).

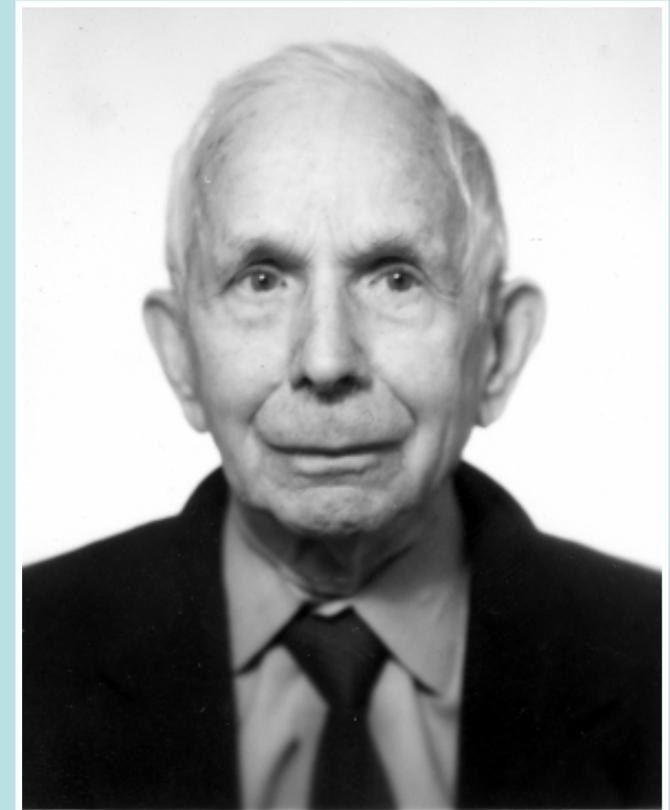


*Salvia leucophylla*



**Примерно раз в 12-15 лет чапарраль выгорает, пожар разрушает терпены и весь участок вновь «захватывается» луговой растительностью. Однако с появлением кустарников «пролысины» восстанавливаются.**

Комментируя это явление, **Т.А. Работнов** делает предположение о возможности «...объяснить наблюдающееся распределение растительности конкуренцией за воду... Тем не менее нет основания отрицать возможность аллелопатического эффекта шалфея на однолетники. Необходимо лишь подчеркнуть, что аллелопатическое воздействие оказывает местное растение (шалфей белолистный) на эволюционно несопряженные с ним, занесенные в Калифорнию из Западной Европы однолетние растения...»



**Тихон  
Александрович  
Работнов (1904-2000)**

Совокупность закономерно связанных экологических факторов среды, контролирующая распределение тех или иных компонент биоценоза экосистемы, называют **комплексным градиентом** (англ. *complex gradient*).

По-видимому, комплексные градиенты – наиболее распространенный вариант ведущих факторов. Примерами комплексных градиентов являются **высота над уровнем моря** (сопряженное изменение температуры, увлажнения и пр.) и **пастбищная дигрессия** (на влажных почвах в степных районах повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение и засоление почвы за счет усиления капиллярного подъема воды, несущей соли к поверхности почвы).

# КОНЦЕПЦИЯ СОВОКУПНОГО ДЕЙСТВИЯ ПРИРОДНЫХ ФАКТОРОВ

Концепция связана с именами **Э. Митчерлиха** (работы 1909-28 гг.) и **Б. Бауле** (работа 1918 г.).

Основная идея состоит в том, что «...**каждый из факторов роста** при изменении его количества, как это мы имеем с удобрениями или количеством влаги, или при изменении напряженности (свет, тепло), соответственным образом **влияет на урожай**, независимо от того, находится ли он в минимуме, или нет» (Кирсанов, 1930, с. 20) и что зависимость биомассы от какого-либо одного фактора задается следующим уравнением:

$$dy/dx = k \cdot (A - y) ,$$

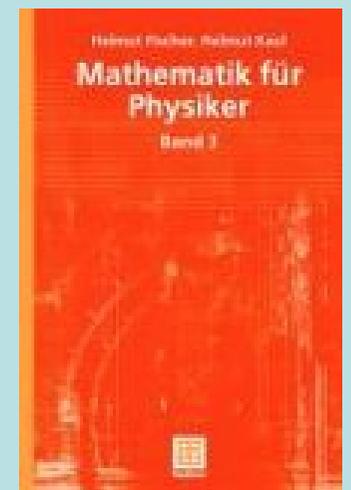
где  $y(x)$  – величина биомассы (урожая) при значении фактора  $x$ ;  $A$  – максимально возможная биомасса при оптимальном воздействии фактора  $x$ ;  $k$  – некоторый коэффициент, характеризующий действие фактора  $x$ .

Эйльхард Альфред Митчерлих  
Eilhard Alfred Mitscherlich  
(1874-1956)



**Б. Бауле** обобщил решение  
этого уравнения и для  $n$   
факторов воздействия имеем  
уравнение Митчерлиха–Бауле:

$$y = A_n \cdot \prod_{i=1}^n (1 - \exp[-c_i \cdot x]) .$$



Бернхард Бауле  
Bernhard Baule (1891-1976)

# ГИПОТЕЗА КОМПЕНСАЦИИ (ЗАМЕЩЕНИЯ) ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Гипотеза предложена в 1935 г. и связана с именами геоботаников **В.В. Алехина** и **Э. Рюбеля**:  
**отсутствие или недостаток некоторых экологических факторов может быть компенсирован** каким-либо другим близким (аналогичным) фактором.

Организмы не являются «рабами» физических факторов (условий среды): они сами и приспособляются, и изменяют условия среды так, чтобы ослабить лимитирующее влияние тех или иных факторов.



Василий Васильевич  
Алехин (1882-1946)



Эдуард Рюбель  
Eduard August Rübel  
(1876-1960)

Ю. Одум (1975, с. 140) приводит такой пример: некоторые моллюски (в частности, *Mytilus galloprovincialis* Lam.) при отсутствии (или дефиците) кальция могут строить свои раковины, частично заменяя **кальций стронцием** (при достаточном содержании в среде последнего).



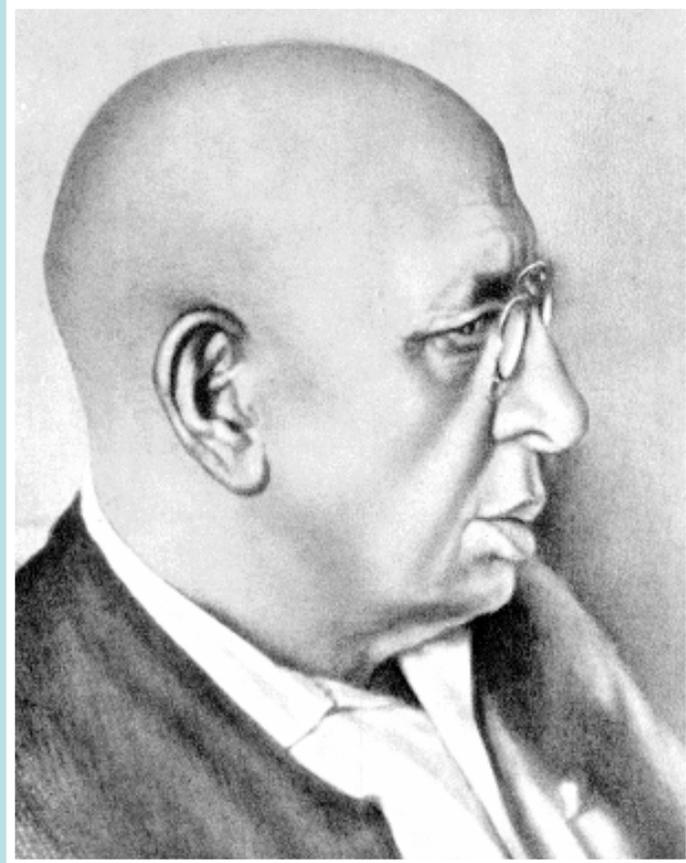
*Mytilus galloprovincialis* Lam.

# ГИПОТЕЗА НЕЗАМЕНИМОСТИ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ



Гипотеза была предложена почвоведом **В.Р. Вильямсом** в 1949 г.:

**полное отсутствие в среде фундаментальных экологических факторов** (физиологически необходимых; например, света, воды, углекислого газа, питательных веществ) **не может быть компенсировано** (заменено) **другими факторами.**



**Василий Робертович  
Вильямс (1863-1939)**

В известной степени эта гипотеза является «дополнительной» к предыдущей, ведь компенсация факторов, как правило, относительна.

# ГИПОТЕЗА РАВНОВЕСИЯ Петерсона

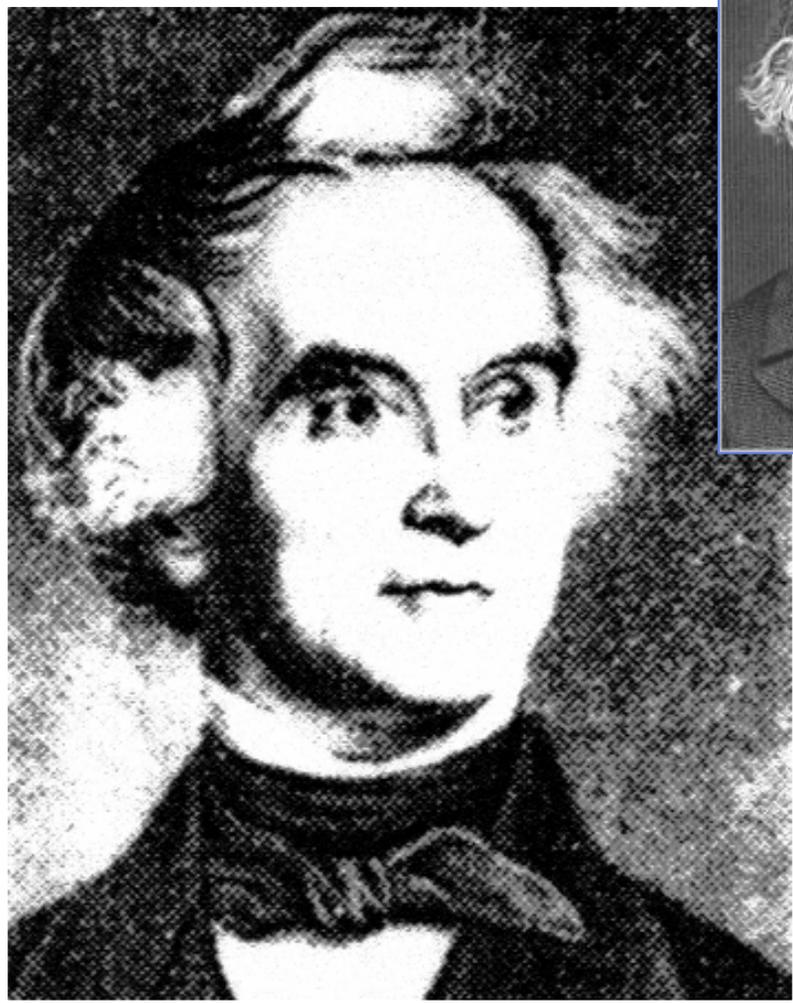
Популяция каждого вида  
взрослых в своем  
развитии ограничивается  
**одним биогеном** или  
специфической  
комбинацией из  
нескольких биогенов.



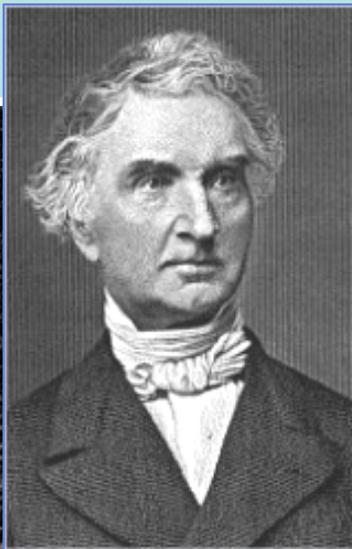
Чарльз Петерсон  
Charles H. Peterson  
(г.р. 1947)

# ПРИНЦИП ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

Закон, являющийся расширением и объединением **ЗАКОНА МИНИМУМА** Ю. Либиха (1840 г.) и **ЗАКОНА ТОЛЕРАНТНОСТИ** В. Шелфорда (1913 г.), согласно которым (при «стационарном состоянии» вида) факторы среды, имеющие в конкретных условиях **пессимальные** значения (наиболее удаленные от оптимума), в **максимальной** степени ограничивают возможность существования вида в данных условиях, несмотря на **оптимальное** соотношение остальных факторов среды (в первую очередь, это касается **фундаментальных экологических факторов**).



**Юстус Иоган фон Либих  
(Justus Liebig; 1803-1873)**



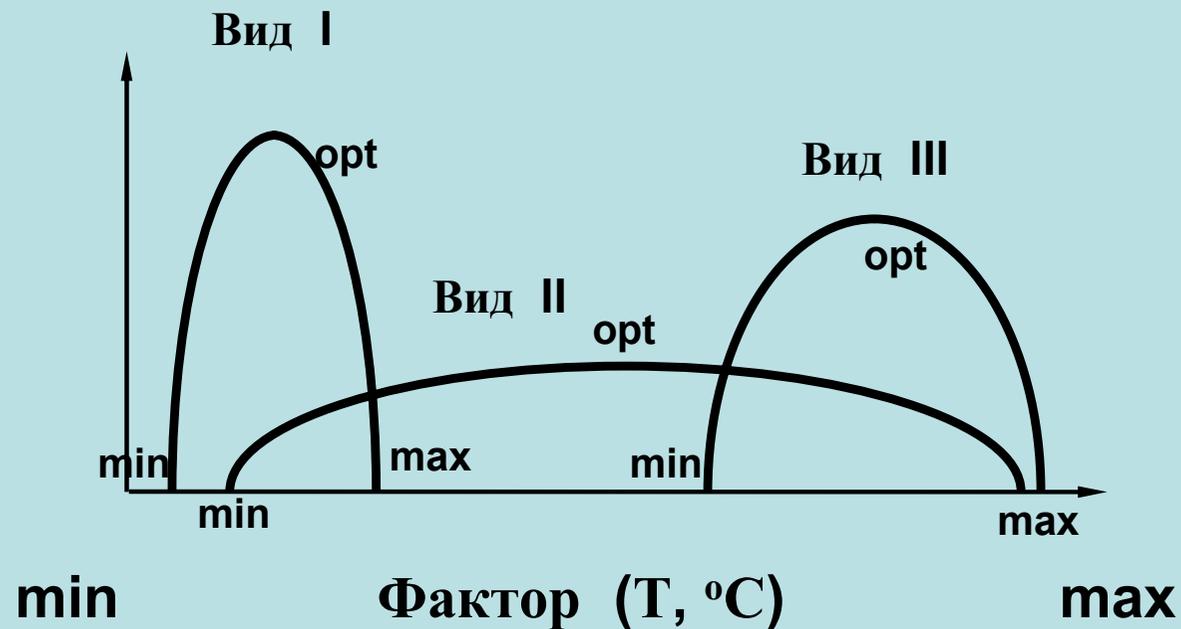
**Виктор Эрнест Шелфорд  
(Victor Shelford; 1877-1968)**

**Можно сформулировать пять положений, дополняющих принцип Либиха – Шелфорда (Одум, 1975, с. 141):**

- организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного фактора и узкий в отношении другого;
- обычно наиболее широко распространены организмы с широким диапазоном толерантности в отношении одного фактора;
- если условия по одному экологическому фактору не оптимальны для вида, то может сузиться и диапазон толерантности к другим экологическим факторам;

- оптимальные значения экологических факторов для организмов в природе и в лабораторных условиях (в силу существенной их изоляции), зачастую, оказываются различными (**гипотеза компенсации экологических факторов**); что тесно связано с различением фундаментальной и реализованной экологической ниши;
- период размножения является критическим и многие экологические факторы в этот период становятся лимитирующими при общем сужении диапазона толерантности.

Чтобы выразить относительную степень толерантности, в экологии используют приставки **стено-** (от греч. stenos – узкий, тесный) и **эври-** (от греч. eurys – широкий), **поли-** (от греч. polys – многий, многочисленный) и **олиго-** (от греч. oligos – немногий, незначительный). Так (см. схему; Одум, 1975) если в качестве фактора взять, например, температуру, то вид I – стенотермный и олиготермный, вид II – эвритермный, вид III – стенотермный и политермный:



# ЗАКОН КРИТИЧЕСКИХ ВЕЛИЧИН ФАКТОРА

Если один из экологических факторов выходит за пределы критических (пороговых или экстремальных) значений, то особям грозит смерть, несмотря на оптимальное сочетание других факторов. Такие факторы (иногда называемые **экстремальными**) приобретают первостепенное значение в жизни вида (его популяций) в каждый конкретный отрезок времени.

Классический пример – Всемирный потоп.

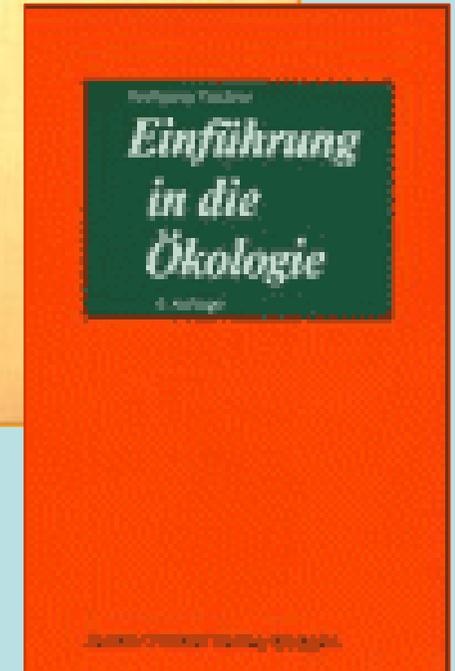
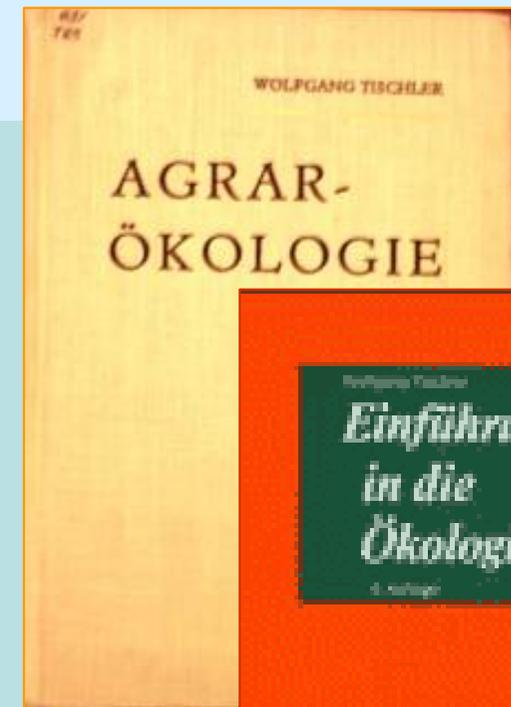


**Иван Константинович Айвазовский (1817-1900).  
«Всемирный потоп» (1864 г.; Государственный Русский Музей; СПб)**

# ПОСТУЛАТ ВОЗДЕЙСТВИЯ ФАКТОРОВ Тишлера

Состав и размер ареала вида или местообитания популяции обусловлены их биологическими особенностями; в свою очередь, эти особенности могут индицировать место, где можно найти ту или иную популяцию или вид.

Постулат сформулирован В. Тишлером (Wolfgang Tischler; г.р. 1912) в 1955 г.



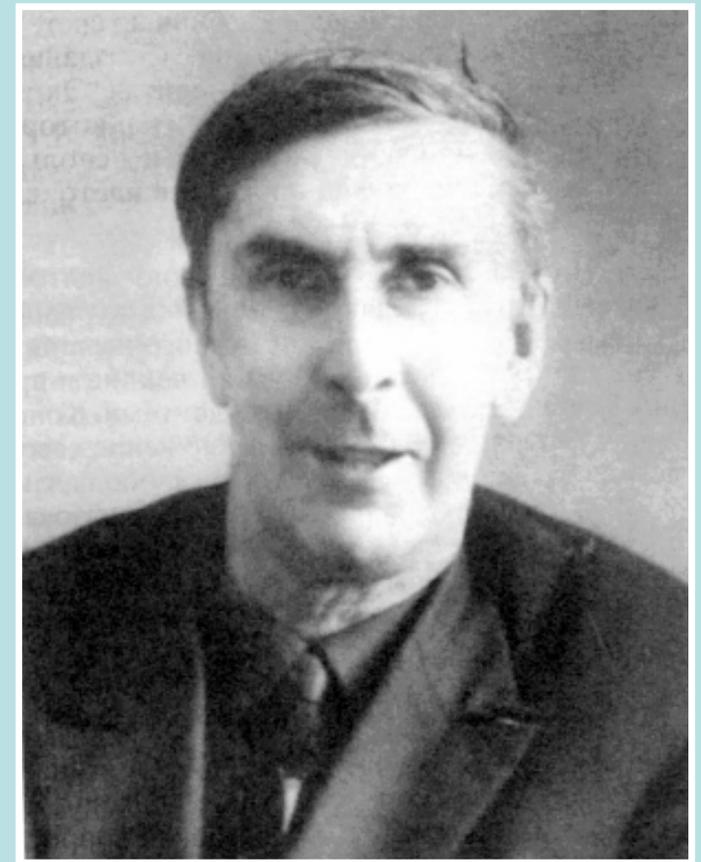
Классическим примером, отмеченным еще **Ч. Дарвиным**, могут служить бескрылые (или с сильно редуцированными крыльями) насекомые, которые встречаются на океанических островах, где велика опасность оказаться во время полета снесенными ветром в открытый океан (на островах в субантарктических широтах до 76% всех видов насекомых лишены способности к полету).



Вид новозеландских бескрылых кузнечиков *Deinacrida rugosa*.

**Г.В. Никольский (1963)** по выносливости рыб к содержанию кислорода в воде выделяет четыре группы:

- виды с высокой потребностью в кислороде – **7 см<sup>3</sup>/л** и выше (форель, гольян, подкаменщик);
- виды, удовлетворяющиеся содержанием **5-7 см<sup>3</sup>/л** (хариус, обыкновенный пескарь, голавль, налим);
- нетребовательные виды, среднее содержание кислорода – **4 см<sup>3</sup>/л** (плотва, ерш);
- виды, способные жить в воде с содержанием кислорода даже **0,5 см<sup>3</sup>/л** (каarp, линь).



**Георгий Васильевич  
Никольский (1910-1977)**

# ПРАВИЛО НЕОДНОЗНАЧНОГО ДЕЙСТВИЯ ФАКТОРОВ

Согласно этому правилу каждый экологический фактор неодинаково влияет на разные функции организма: оптимум для одних процессов может быть пессимумом для других.

Например, брюхоногий моллюск *Littorina neritoides* (L.) во взрослом состоянии живет в супралиторальной зоне и каждый день при отливе длительное время существует без воды, а его личинка ведет строго морской, планктонный образ жизни.

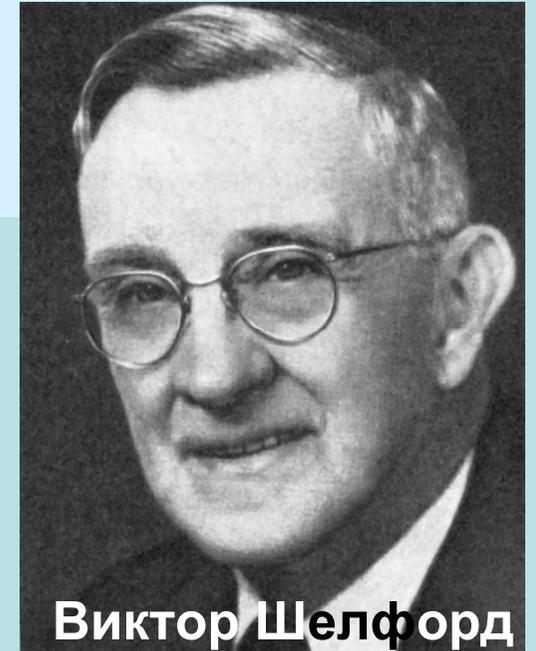


*Littorina neritoides* (L.)

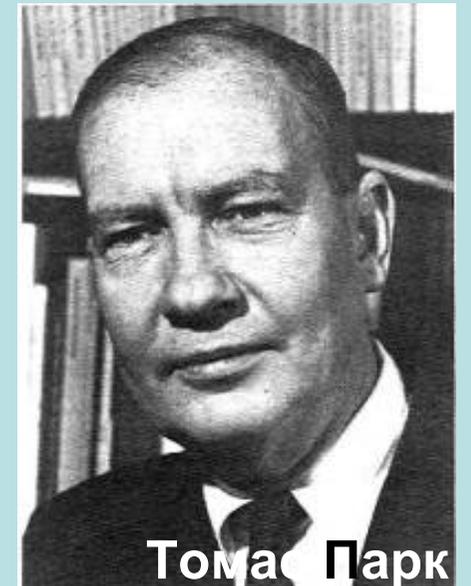
# ПРАВИЛО СТИМУЛИРУЮЩЕГО ДЕЙСТВИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ОРГАНИЗМЫ Шелфорда – Парка

**На организмы, обитающие в умеренных широтах, как правило, стимулирующее действие оказывают изменения температуры среды.**

Правило было предложено **В. Шелфордом** (1929 г.) и **Т. Парком** (1930 г.), которые ставшими хрестоматийными опытами показали, что в условиях переменной температуры быстрее развиваются личинки и куколки яблоневой плодовой мушки (на 7-8%), яйца (на 38%) и нимфы кузнечика (на 12%).



**Виктор Шелфорд**  
Victor Ernest Shelford  
(1877-1968)



**Томас Парк**  
Thomas Park (1908-1992)

# ПРАВИЛО БИОЛОГИЧЕСКОГО УСИЛЕНИЯ

Накопление живыми организмами ряда химических неразрушающихся веществ (*пестициды, радионуклиды и пр.*) ведет к усилению их действия по мере прохождения в биологических циклах и трофических цепях.

В наземных экосистемах с переходом на каждый трофический уровень происходит, примерно, 10-кратное увеличение концентрации токсических веществ (коэффициент аккумуляции  $K$ ). Это правило является частным случаем (по отношению к токсикантам) более общего ***правила 10%***.

Вполне удовлетворительно иллюстрируют это правило данные по содержанию продуктов ядерного деления в гидробионтах Сусканского и Черемшанского заливов Куйбышевского водохранилища в зоне влияния НИИАР (г. Димитровград, Ульяновская область).

### Содержание продуктов ядерного деления в объектах гидробиоценозов Куйбышевского водохранилища

Объект	Расп/мин/100 г сух. массы (среднее)	Примечание
Геологическая среда (грунт, $a_0$ )	47	
Моллюски двустворчатые ( $a_1$ )	2750 $K(a_1 / a_0) = 58$	Фильтраторы
Рак ( $a_2$ )	415 $K(a_2 / a_0) = 9$	
Щука ( $a_3$ )	989 $K(a_3 / a_2) = 2,4$	Хищник-II
Судак ( $a_4$ )	1111 $K(a_4 / a_2) = 2,7$	Хищник-II

порядок средней величины      $K$  близок к 10.

