

# *Общие закономерности действия факторов среды на организм.*

*Келин Е.А.*

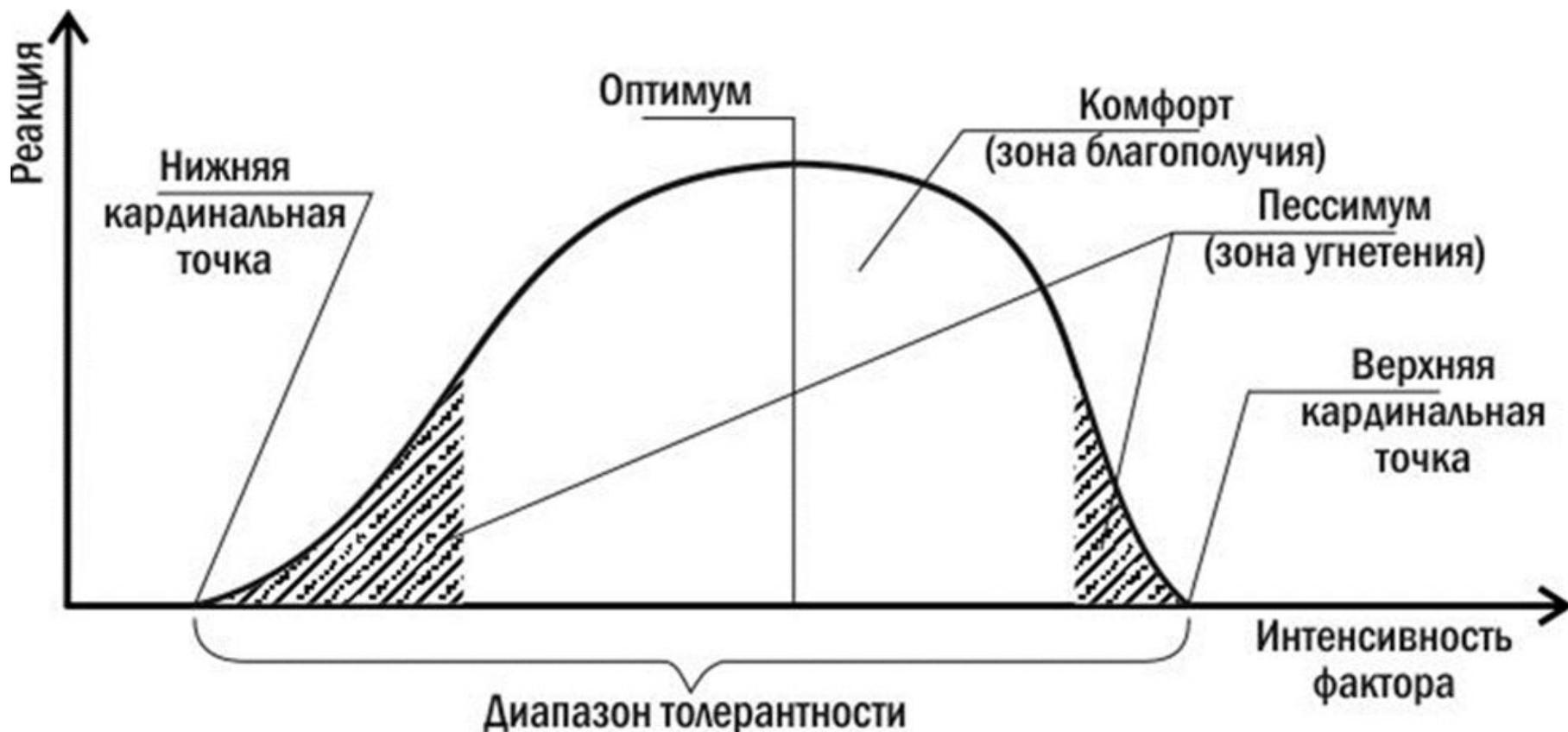


В комплексе действия факторов можно выделить некоторые закономерности, которые являются в значительной мере универсальными (общими) по отношению к организмам. К таким закономерностям относятся правило оптимума, правило взаимодействия факторов, правило лимитирующих факторов и некоторые другие.



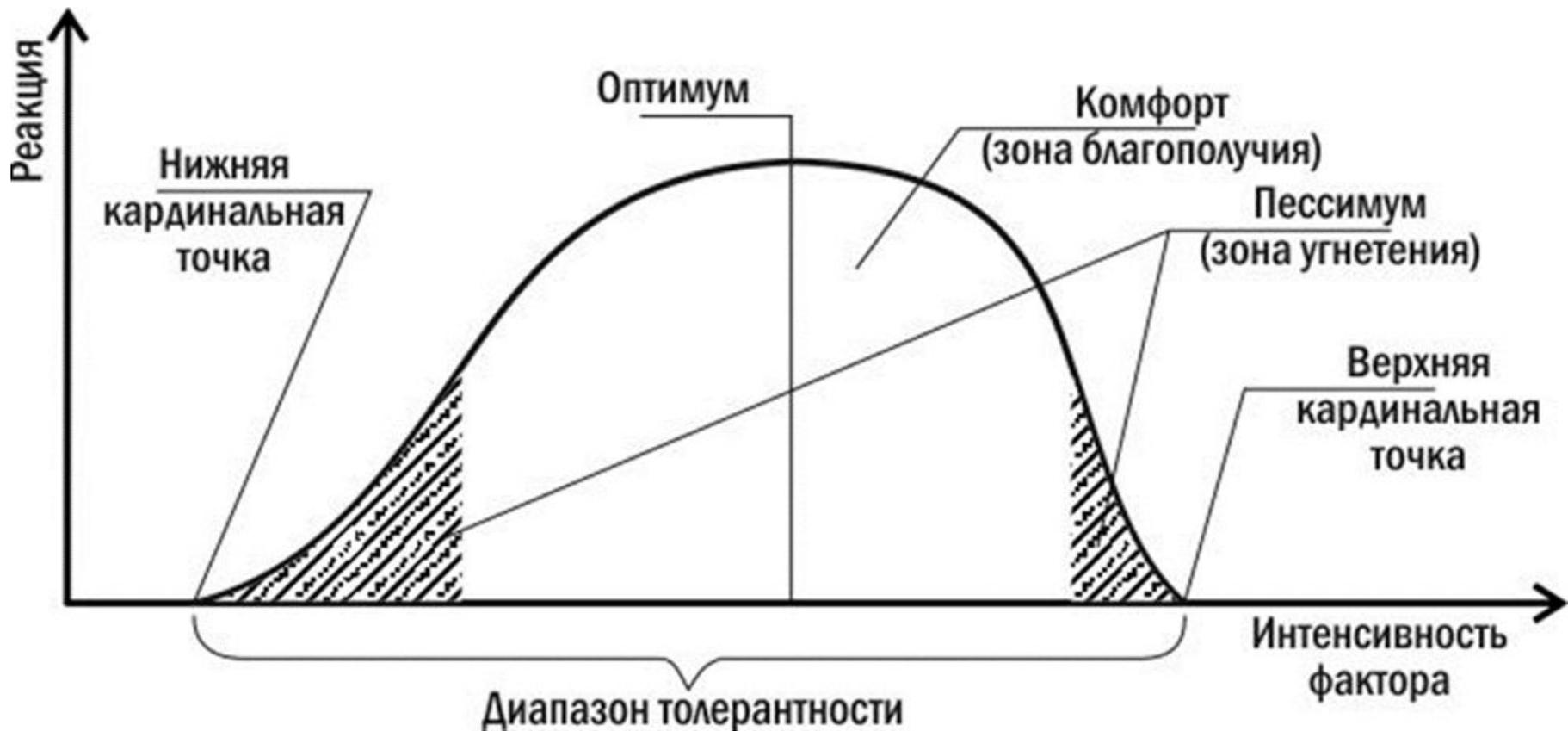
## Общие закономерности действия факторов среды на организм.

**Закон оптимума (в экологии)** — любой экологический фактор имеет определённые пределы положительного влияния на живые организмы. Факторы положительно влияют на организмы лишь в определенных пределах. Недостаточное либо избыточное их действие сказывается на организмах отрицательно.

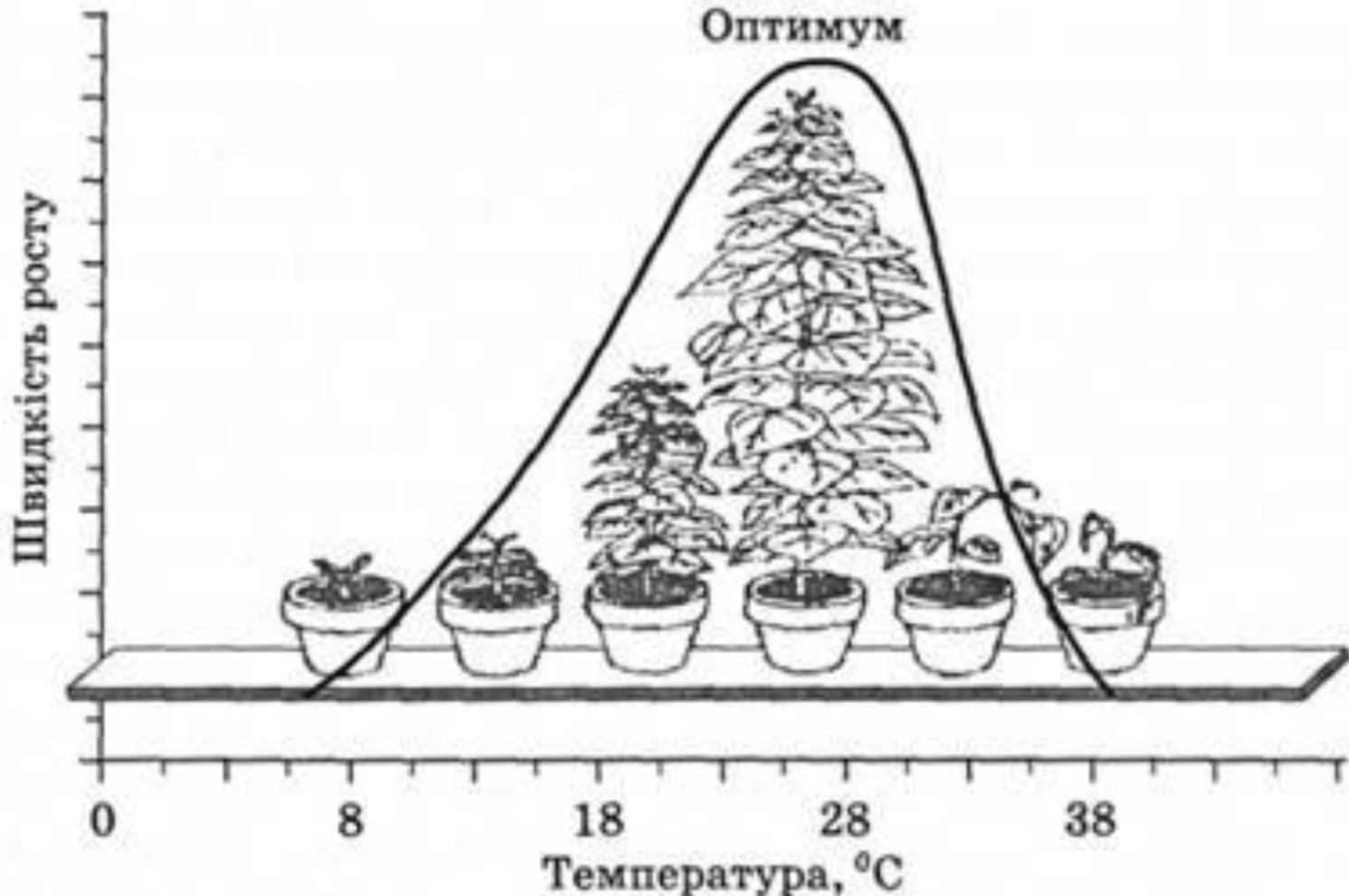


**Зона оптимума (Шелфорда, толерантности)** — это тот диапазон действия фактора, который наиболее благоприятен для жизнедеятельности. Отклонения от оптимума определяют **зоны пессимума**. В них организмы испытывают угнетение.

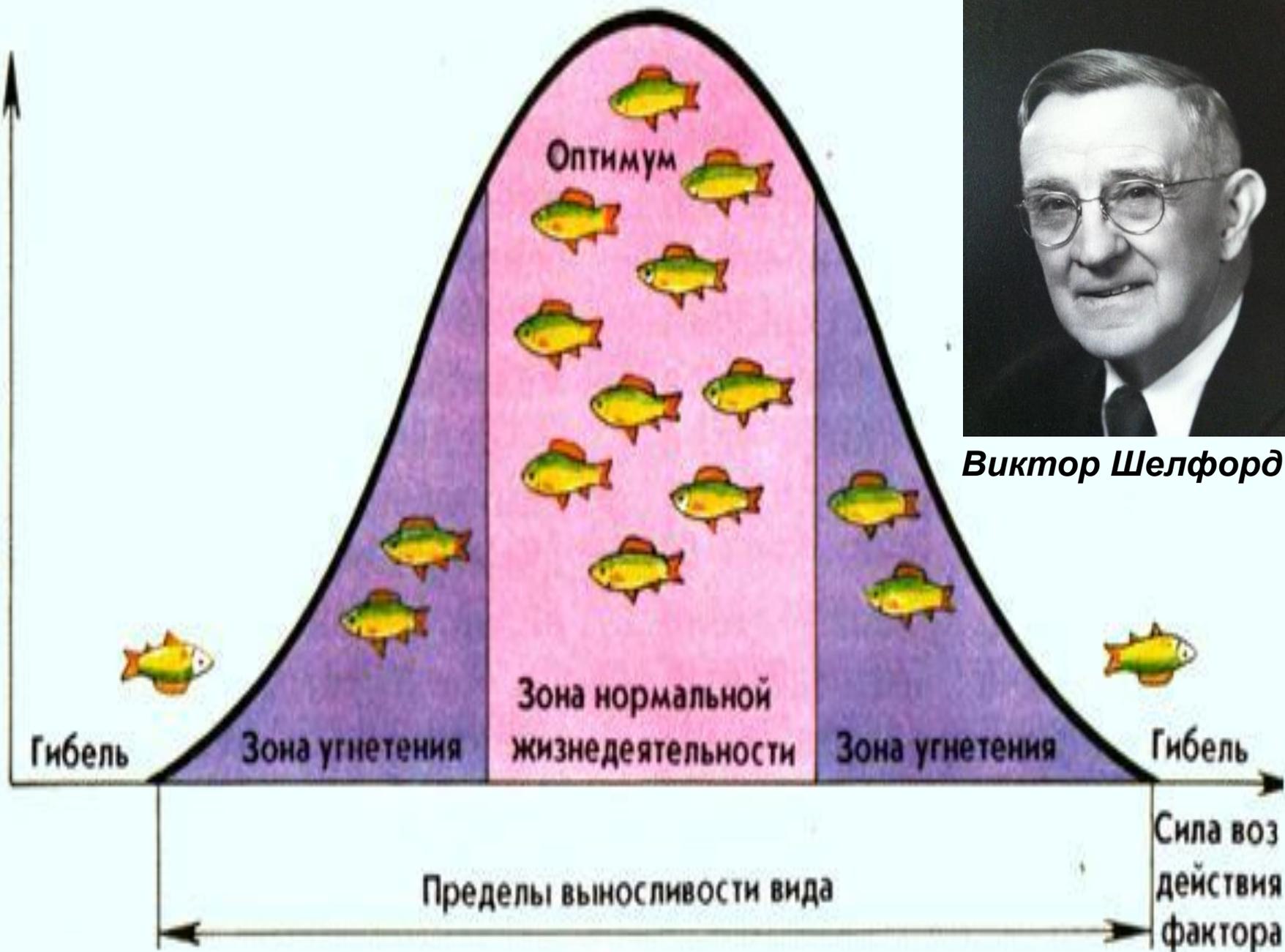
**Минимально и максимально переносимые значения фактора** — это критические точки, за которыми организм гибнет. Чем сильнее отклонение от оптимума, тем больше выражено угнетающее действие данного фактора на организмы (**зона пессимума**).



**Закон оптимума универсален.** Он определяет границы условий, в которых возможно существование видов, а также меру изменчивости этих условий. Виды чрезвычайно разнообразны по способности переносить изменения факторов. В природе выделяются два крайних варианта — узкая специализация и широкая выносливость.



Степень благоприятности фактора



Виктор Шелфорд

# Закон толерантности Шелфорда, 1913 г.



- «Лимитирующим фактором процветания организма может быть как минимум, так и максимум экологического влияния, диапазон между которыми определяет степень выносливости (толерантности) организма к данному фактору».
  - Любой фактор, находящийся в избытке или недостатке, ограничивает рост и развитие организмов и популяций.
- 
- Шелфорд Виктор Эрнст (22 сентября 1877 — 27 декабря 1968), американский зоолог, специалист в области экологии, главным образом водных организмов. Занимался эколого-физиологической биогеографией животных. Ввел в биогеографию ландшафтно-биономическую трактовку понятия «биом», обозначающего природную зону со специфическими растительным и животным населением. Помимо гидробиологических исследований, изучал взаимодействие организмов в наземных сообществах, влияние климата на сообщества, сукцессии. Занимался классификацией смешанных сообществ. Первый описал природу Северной Америки с экологической точки зрения.

# Виктор Эрнест Шелфорд

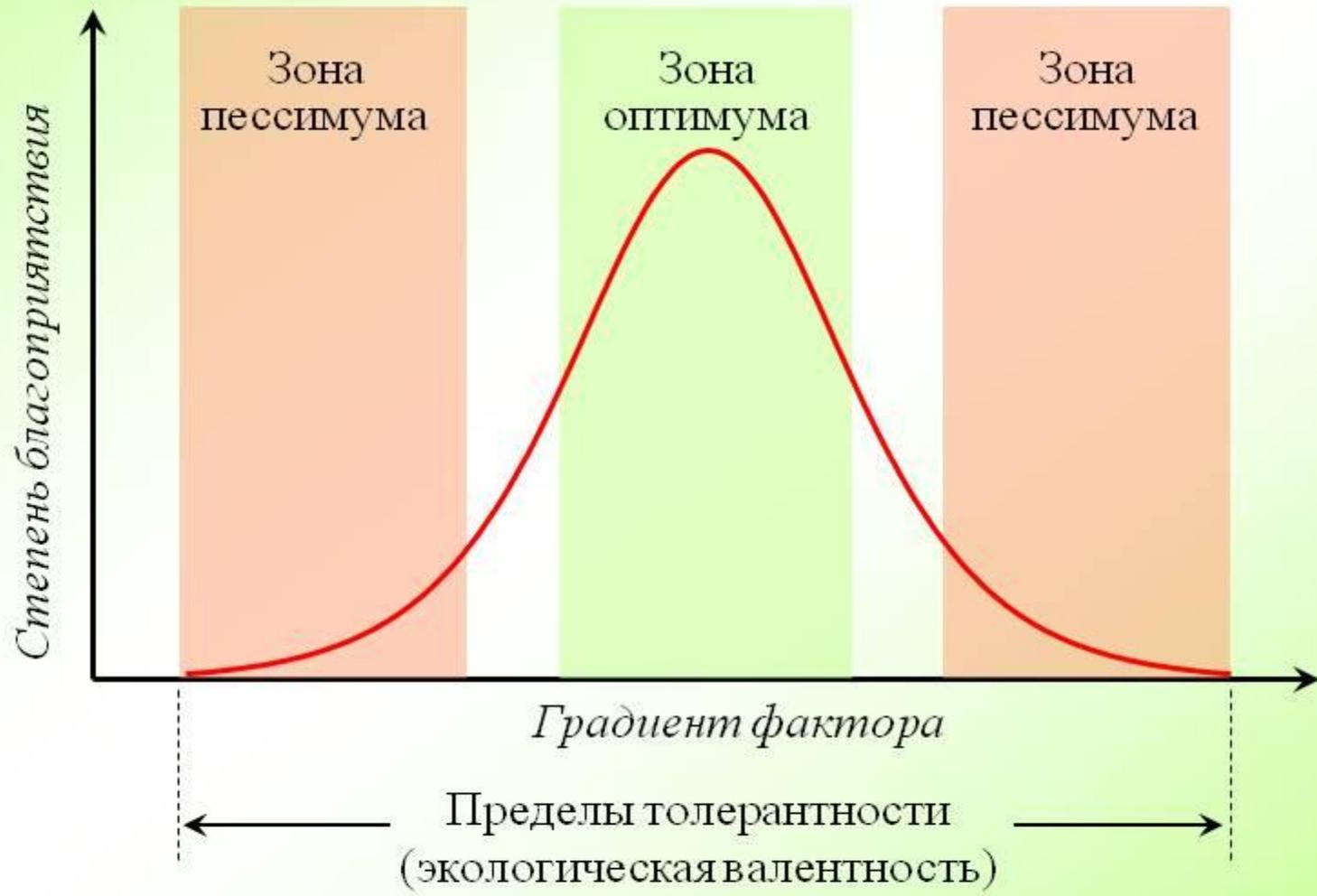
(1877 – 1968г)– американский зоолог, эколог.



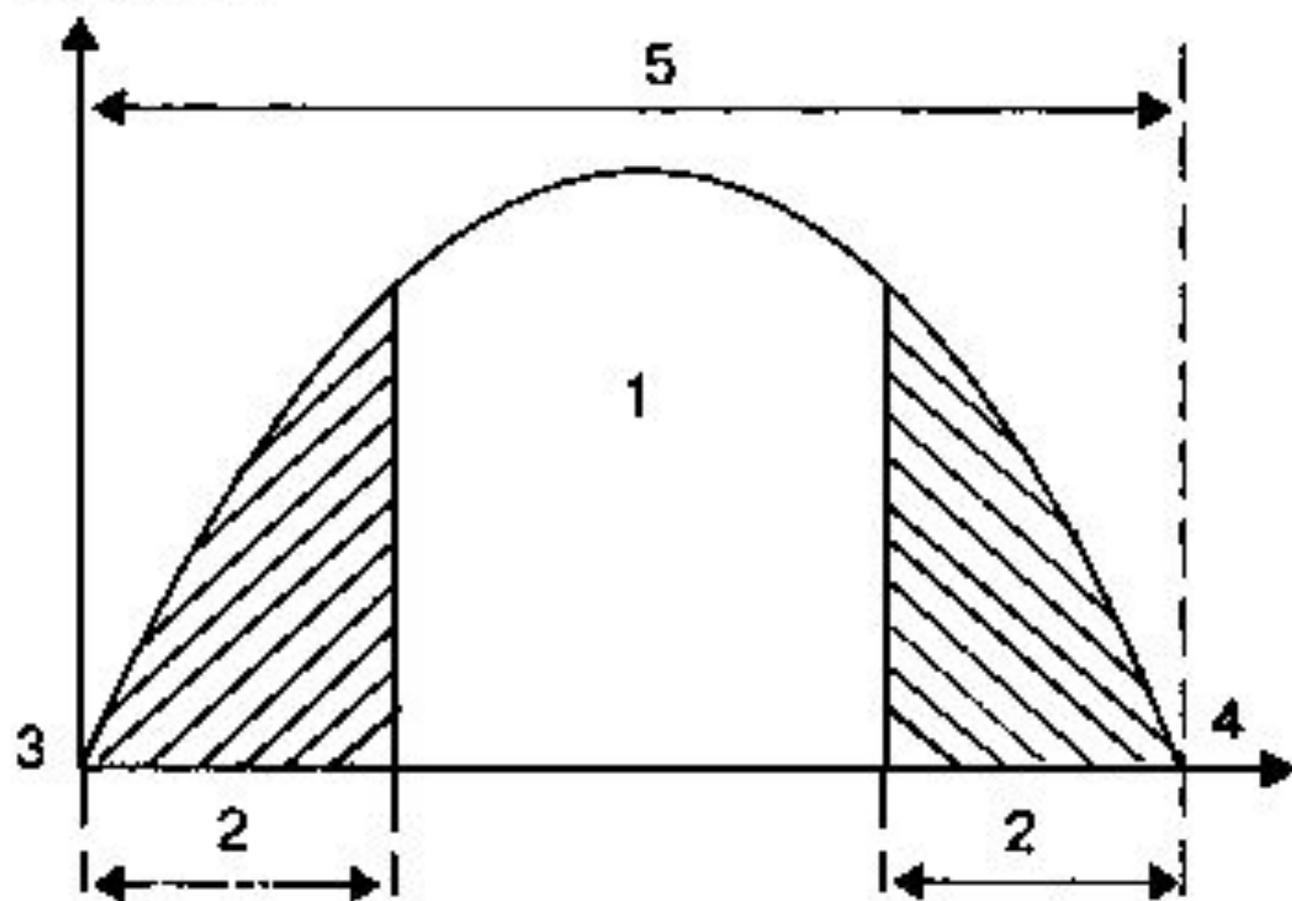
## Закон толерантности Шелфорда

**«Лимитирующим фактором процветания организма может быть как минимум, так и максимум экологического влияния, диапазон между которыми определяет степень выносливости (толерантности) организма к данному фактору».**

# Закон оптимума

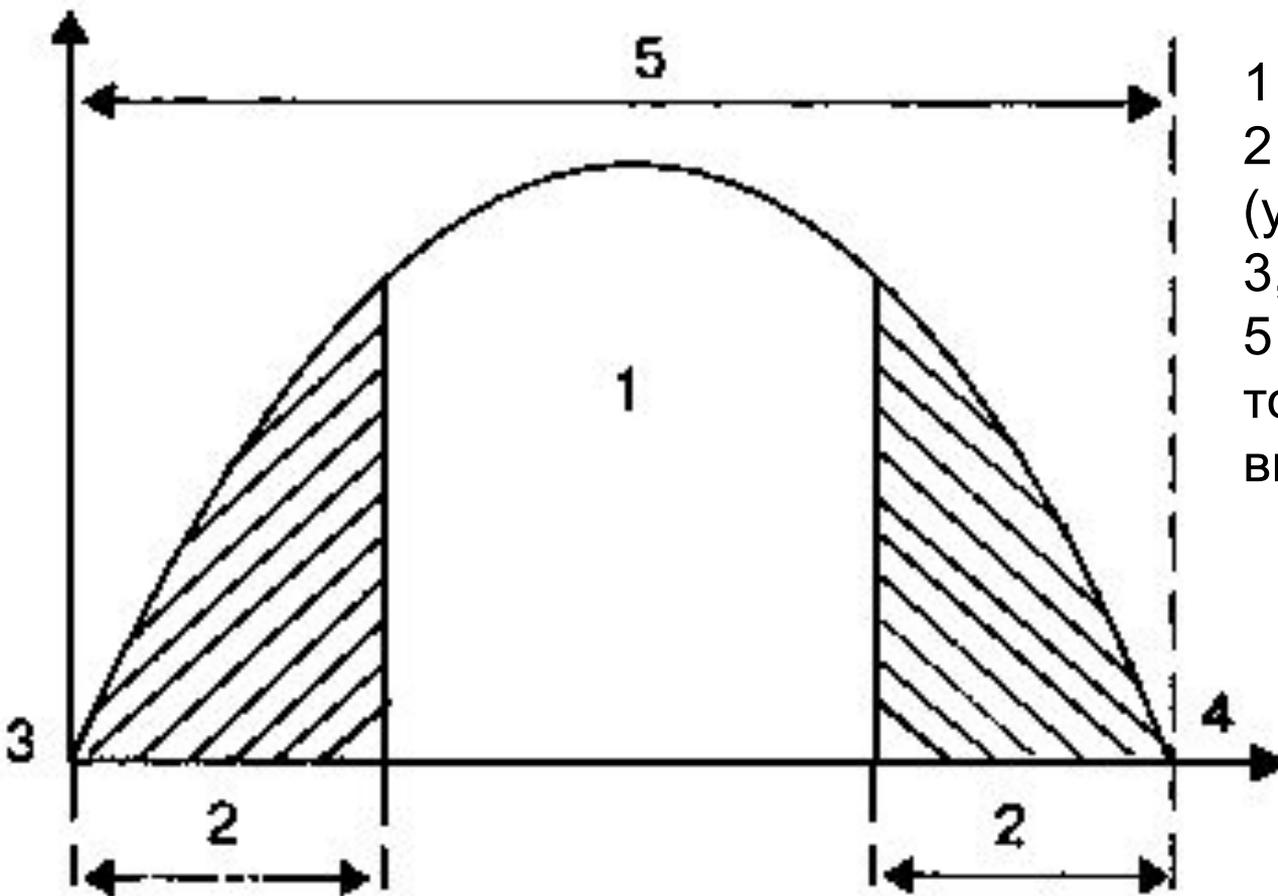


Степень  
благоприятности  
фактора



Интенсивность фактора

Степень  
благоприятности  
фактора



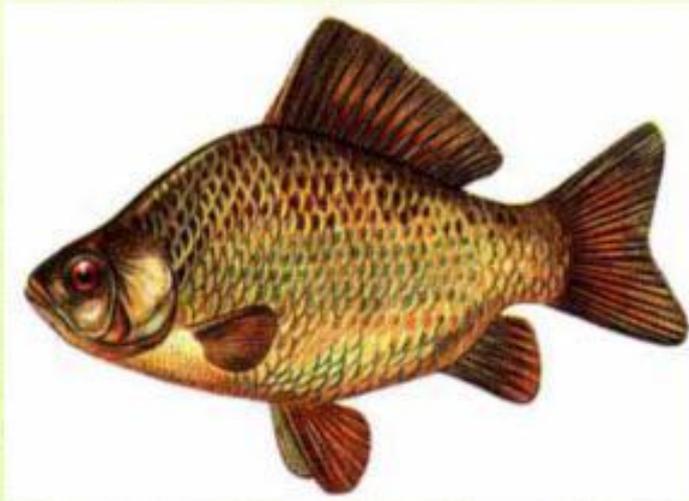
1 - зона оптимума;  
2 - зоны пессимума  
(угнетения);  
3, 4 – критические точки;  
5 – зона экологической  
толерантности,  
выносливости.

Интенсивность фактора

# Экологическая толерантность

• Tolerantia – (лат.) – терпение -  
способность выдерживать изменения  
условий обитания

эврибионты



стенобионты



**У специализированных видов** критические точки значения фактора сильно сближены, такие виды могут жить только в относительно постоянных условиях. Так, многие глубоководные обитатели — рыбы, иглокожие, ракообразные — не переносят колебания температуры даже в пределах 2-3 °С. Растения влажных местообитаний (калужница болотная, недотрога и др.) моментально вянут, если воздух вокруг них не насыщен водяными парами. **Виды с узким диапазоном выносливости называют стенобионтами, а с широким — эврибионтами.** Если нужно подчеркнуть отношение к какому-либо фактору, используют сочетания **«стено-»** и **«эври-»** применительно к его названию, например, стенотермный вид — не переносящий колебания температур, эвригалинный — способный жить при широких колебаниях солености воды и т. п.



Калужница болотная.

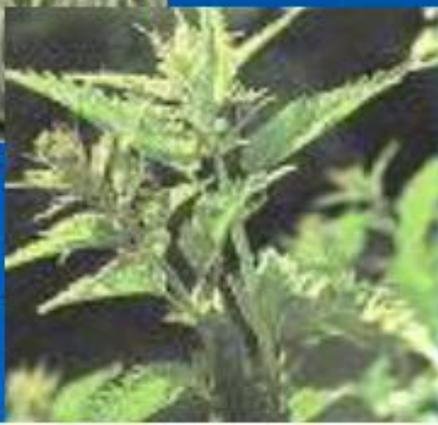


Недотрога мелкоцветная.

**Эврибионты** (от греч. ευρύ — «широкий» и греч. βίον — «живущий») — организмы, способные существовать в широком диапазоне природных условий окружающей среды и выдерживать их значительные изменения. Имеют широкие пределы толерантности. Типичные представители: колюшка. Так, например, животные, обитающие в зонах с континентальным климатом способны переносить значительные сезонные колебания температуры, влажности и других природных факторов. Жители литоральных областей регулярно подвергаются колебаниям температуры и солёности окружающей воды, а также осушению. **Эврибионтные организмы, как правило, имеют морфофизиологические механизмы, позволяющие им поддерживать постоянство своей внутренней среды даже при резких колебаниях условий окружающей среды.**



- Широкою экологическую валентность вида по отношению к абиотическим факторам обозначают добавлением к названию фактора приставки эври (от греч. Eurys – широкий) – эвритермный, эврибатный, эвригалинный.
- *Эврибионты* – это организмы широкой приспособленности, выносящие значительные колебания факторов.
- Среди растений эврибионтами являются: тростник, ряска, крапива. Среди же животных эврибионты – бурый медведь, волк, лисица.



Обычно наиболее распространены организмы с широким диапазоном толерантности в отношении всех экологических факторов в местах, пригодных для существования.

## ЭВРИБИОНТЫ:



**С** **понятием эврибионты** по смыслу схоже понятие **космополиты** (от греч. kosmopolites — гражданин мира), виды растений и животных, встречающиеся на большей части обитаемых областей Земли. Космополитных видов немного. Эврибионтность обычно соответствует широкому распространению видов. Среди растений это водные и болотные (виды ряски, рдеста, рогоза) или сорняки — спутники человека, так называемы виды **синантропы** (подорожник большой, пастушья сумка, мятлик однолетний др.), среди животных — комнатная муха, городской воробей, серая крыса и другие.



Рдест плавающий - Potamogeton natans.



Ряска

## Виды космополиты



Пастушья сумка



Рогоз узколистый

## Виды космополиты



Мятлик луговой

Подорожник большой



**Синантропные организмы, синантропы** (от др.-греч. σύν — вместе и ἄνθρωπος — человек) — животные (не одомашненные), растения и микроорганизмы, образ жизни которых связан с человеком и его жильём, например, тараканы, комнатные мухи, домовые мыши, постельные клопы. Внутренние и наружные паразиты человека, например, гельминты, клещи, блохи, комары, мухи могут быть полными синантропными организмами (если обитают в жилище человека) или частичными (бродячие собаки) синантропными организмами (если обитают вне жилища человека, но в населённом пункте).



Одни синантропные организмы — многие беспозвоночные и позвоночные — находят в домах не только убежище и благоприятный микроклимат, но и еду. Другие, например, ласточки и стрижи, пользуются постройками только как пристанищами.

**Необходимое условие для успешного выживания вида — синантропа** - способность значительно наращивать численность за небольшой период времени

Гнездо галки обыкновенной



Гнездо городской ласточки

Некоторые растения являются постоянными спутниками человека. Сюда относятся, например, крапивы, дурман (*Datura*), белена (*Hyoscyamus niger*), лопушники (*Lappa*) и прочие. Синантропная растительность полей включает в себе другие виды, такие, как, например, различные мари (*Chenopodium*), василёк (*Centaurea cyanus*), куколь (*Agrostemma Grithago*), губоцветные (*Stachys, Galeopsis*) и прочие.



Лебеда белая



Дурман трава

**Стенобионты (от греческого *stenos* — узкий и *bion* — живущий)** — животные и растения, способные существовать лишь при относительно постоянных условиях окружающей среды (температуры, солености, влажности, наличия определенной пищи и т. д.). Например: все внутренние паразиты. Некоторые стенобионты зависят от какого-либо одного фактора, например сумчатый медведь коала — от наличия эвкалипта, листьями которого он питается. Пределы толерантности узкие. Территория расселения ограничена, с относительно постоянными условиями среды.

**Коала**



**Гаттерия**

- Неспособность переносить незначительные колебания фактора, или узкая экологическая валентность, характеризуется приставкой стено (от греч. Stenos – узкий, тесный) – стенотермный, стенобатный, стеногалинный.
- Среди растений стенобионтом, например, являются орхидные. А среди животных – глубоководные рыбы, форель.



**Эвритермные организмы** (зври... и греч. *therme* — тепло), организмы, способные существовать при больших колебаниях температуры среды. Часто имеют широкое географическое распространение, в том числе заселяют области с существ, сезонными и суточными колебаниями температуры. Способствующие этому **адаптации могут основываться либо на принципе толерантности, либо на активных физиологических (а у животных и поведенческих) механизмах терморегуляции.** В первом случае адаптация, свойственная главным образом пойкилотермным животным, охватывает преимущественно клеточно-тканевой уровень и выражается в особенностях химического состава протоплазмы, теплоустойчивости ферментов, положении оптимума их активности на температурной шкале, а также в широком изменении внутренней температуры тела в соответствии с температурой окружающей среды.



Так, у многих насекомых в условиях низких температур (ряд видов муравьев, насекомые-ксилофаги, обитающие в стволах деревьев, и др.) увеличивается концентрация растворимых веществ в протоплазме клеток и полостных жидкостях, благодаря чему снижается точка замерзания жидкостей тела. Снижение содержания влаги в тканях повышает выживаемость как при низких, так и при высоких температурах; обезвоженные семена, споры, цисты простейших и некоторых других животных в течение длительного времени могут переносить экстремальные температуры. Во втором случае организм поддерживает тепловой гомеостаз внутренней среды, благодаря чему биохимические реакции в организме протекают в оптимальных температурных условиях. Такой тип приспособления свойствен гомойотермным животным, многие из которых эвритермны.

## Физиология терморегуляция (схема)

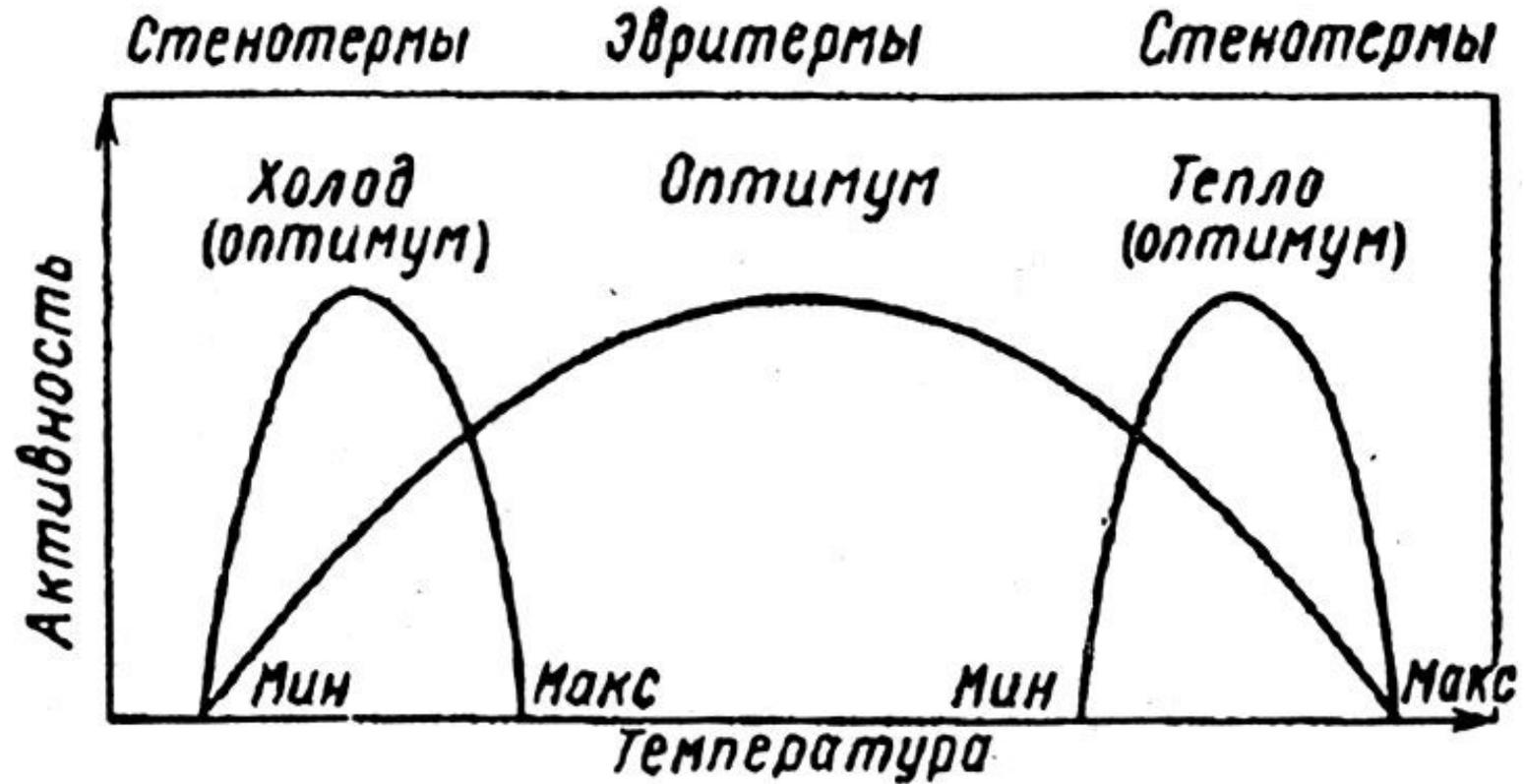
- Пойкилотермные («холоднокровные»)



- Гомойотермные («теплокровные»)

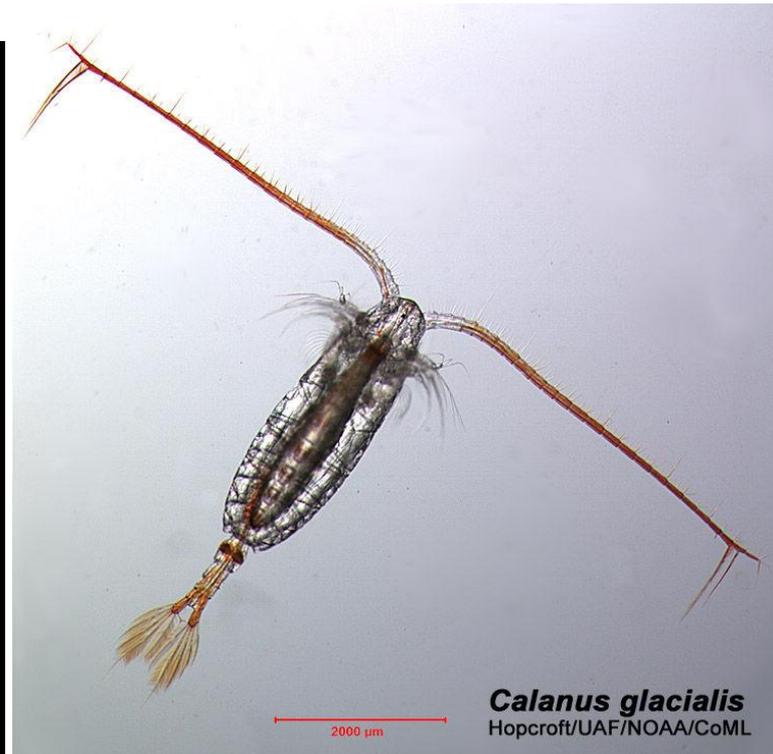


**Стенотермные организмы (виды)**, приспособленные к относительно постоянным температурным условиям среды и не выносящие их колебания (например, все глубоководные и подземные обитатели, постоянные обитатели высоких широт и экваториального пояса).



**Р и с.** Эвритермные и стенотермные организмы. Стенотермные способны выдерживать лишь колебания температуры в узких пределах

**Эврибатные организмы** (от эври... и греч. bathos —глубина), водные животные с широким диапазоном вертикального распространения. Среди донных эврибатные виды особенно многочисленны полихеты, например (*Kesun abyssorum*) известен с глубины от 200 м до 8,5 км, а (*Amphicteis gunneri*) — от 12 м до 7,5 км. Подобные примеры есть среди других групп, например погонофора (*Siboglinum caulleryi*) обитает от сублиторали до глубины 8 км. К эврибатным животным относятся также пелагические (обитающие в толще воды) животные, совершающие широкие вертикальные миграции, например массовый в Тихом океане веслоногий рачок (*Calanus cristatus*) мигрирует в течение жизни от поверхности до глубины 4 км. Эврибатность облегчает расселение, поэтому многие эврибатные животные широко распространены (иногда даже космополиты).



**Стенобатные животные** (от стено... и греч. bathos - глубина), водные животные с ограниченным диапазоном вертикального распространения, населяющие какую либо одну вертикальную зону моря (например, литораль, батиаль, абиссаль) или только часть её. По-видимому, стенобатность многим животным обусловлена неспособностью переносить значит, перепады гидростатического давления (давления водной среды). Сюда относится большинство донных морских животных. Например рифообразующие кораллы не селятся глубже 40-50 м. В этом случае лимитирующими факторами являются недостаток света и понижение температуры. Морская звезда (*Vitjazaster djakonovi*), обычная в абиссали сев.-зап. части Тихого океана встречается только в диапазоне глубин от 4500 до 5100 м. Возможность расселения стенобатными животными ограничена, поэтому им обычно свойственны узкие ареалы.



**Эвригалинные организмы** (от эври... и греч. halinos — солёный), водные или почвенные животные, способные существовать при широких диапазонах солёности среды. Относятся многие обитатели морской литорали (солёность ок. 35‰), эстуариев рек, солоноватоводных (5—35‰) и ультрасолёных (ультрагалинных) (50—250‰) водоёмов, а также проходные рыбы, нерестящиеся в пресной воде (солёность менее 50‰). Наиб. удивительный пример — рачок (*Artemia salina*), способный существовать при солёности от 20 до 250‰ и даже переносить полное временное опреснение.

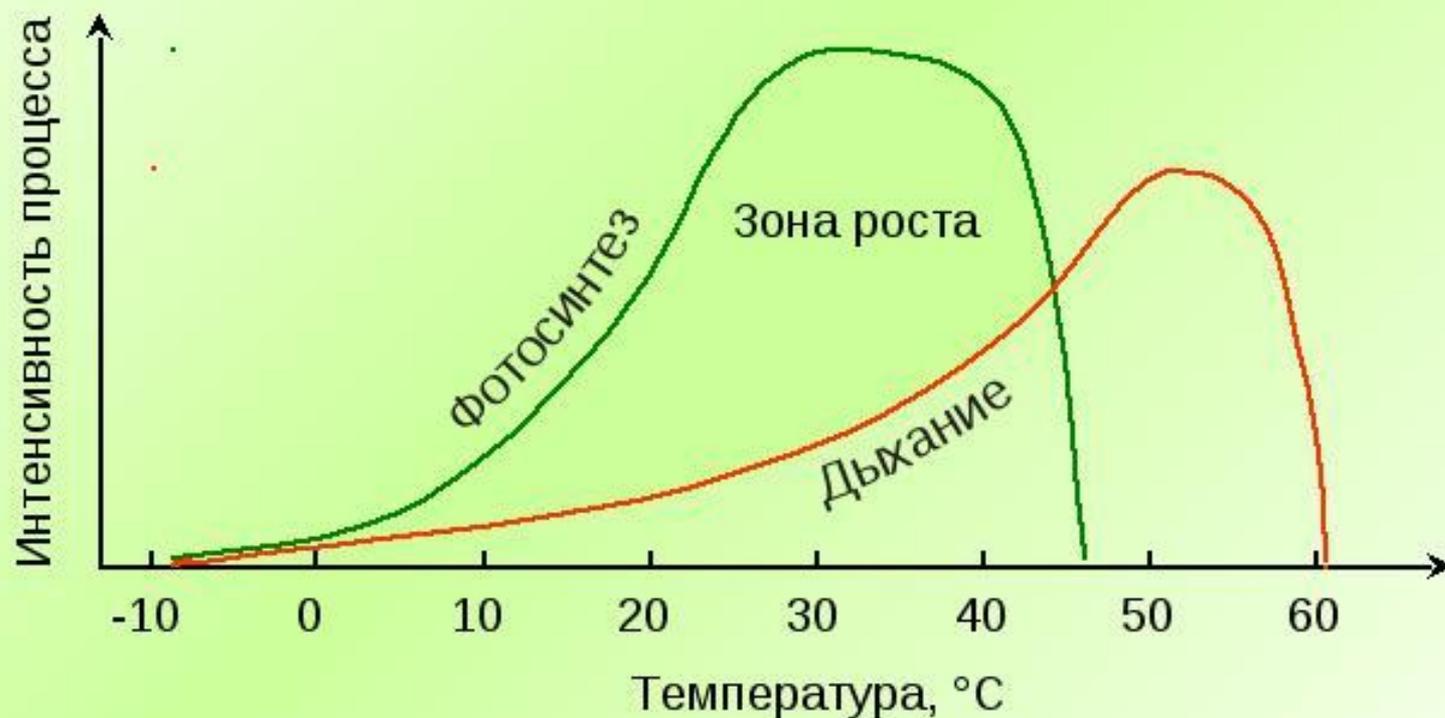
**Стеногалинные организмы (виды)**, переносящие лишь небольшие колебания солёности, с узким диапазоном толерантности к солевому фактору. К стеногалинным организмам относится подавляющее большинство обитателей морей и пресных вод.



***Рачок (Artemia salina)***

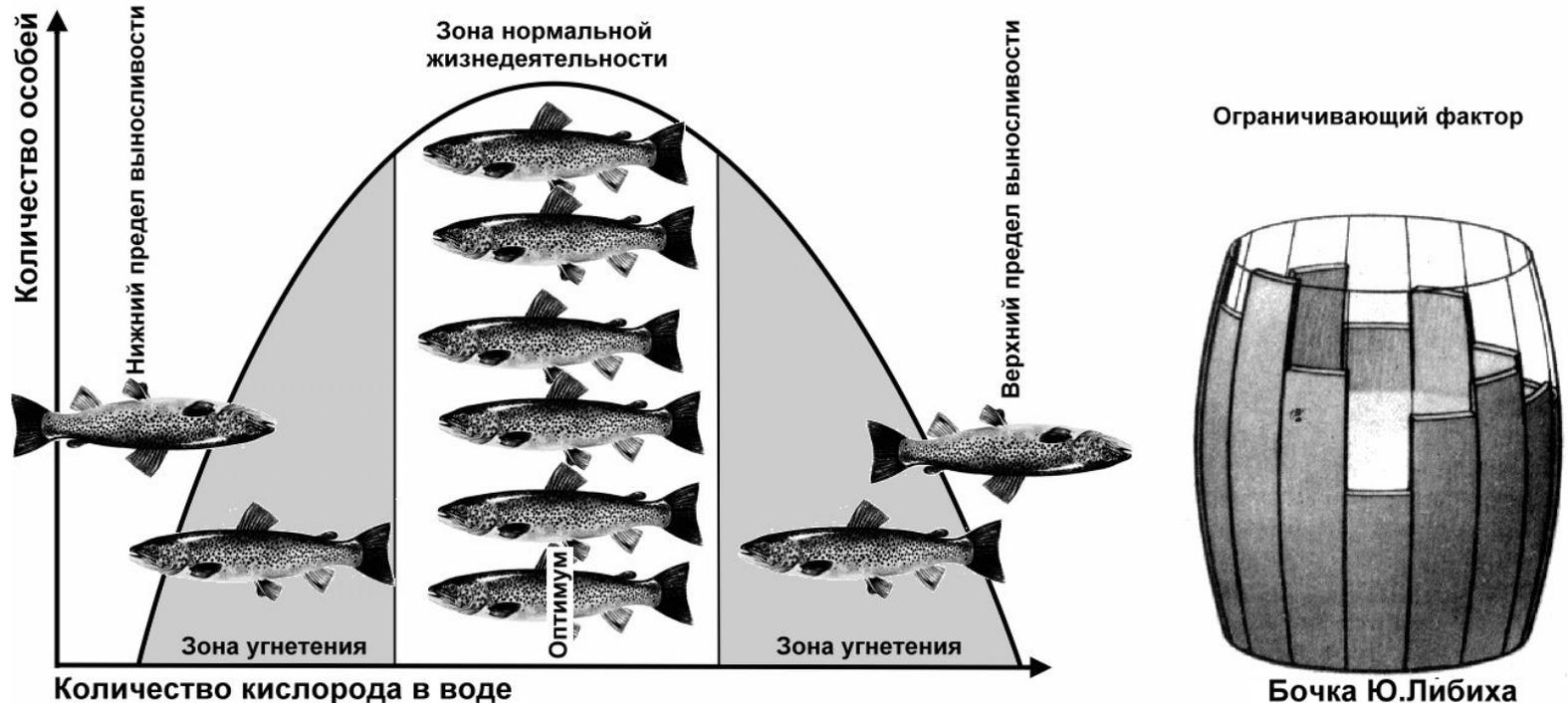
# Неоднозначность действия фактора на разные функции организма

Каждый фактор неодинаково влияет на разные функции организма

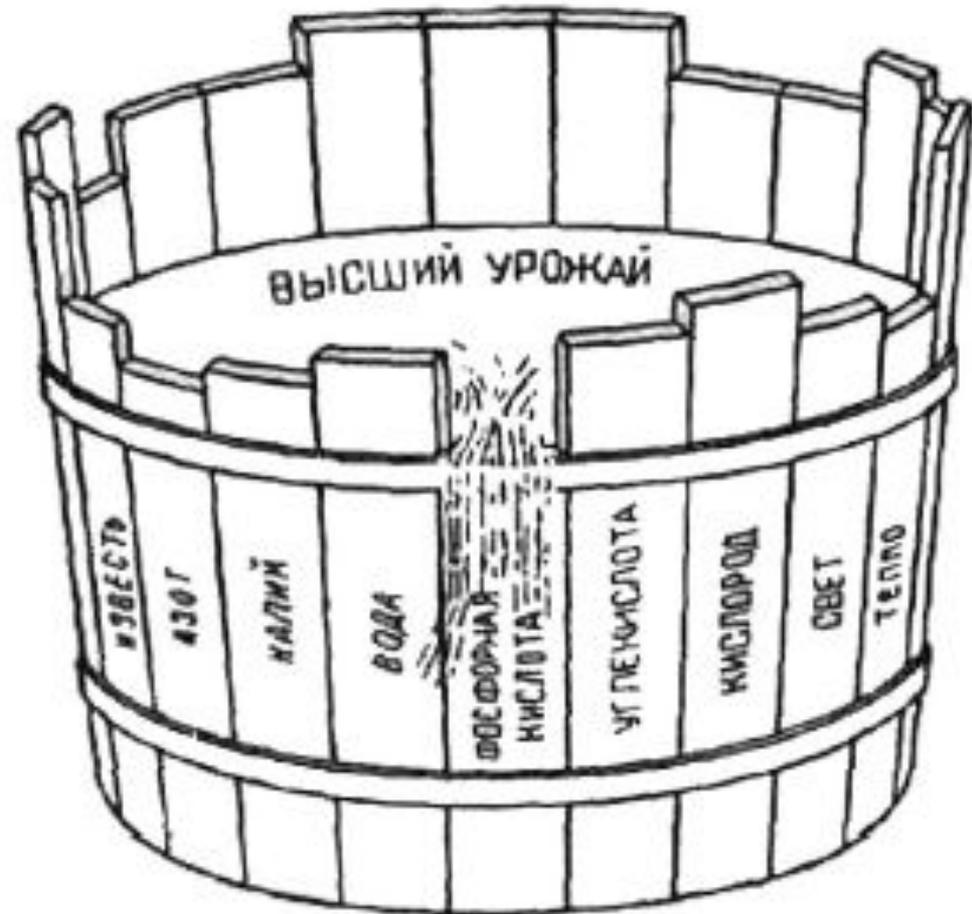


Зависимость фотосинтеза и дыхания от температуры

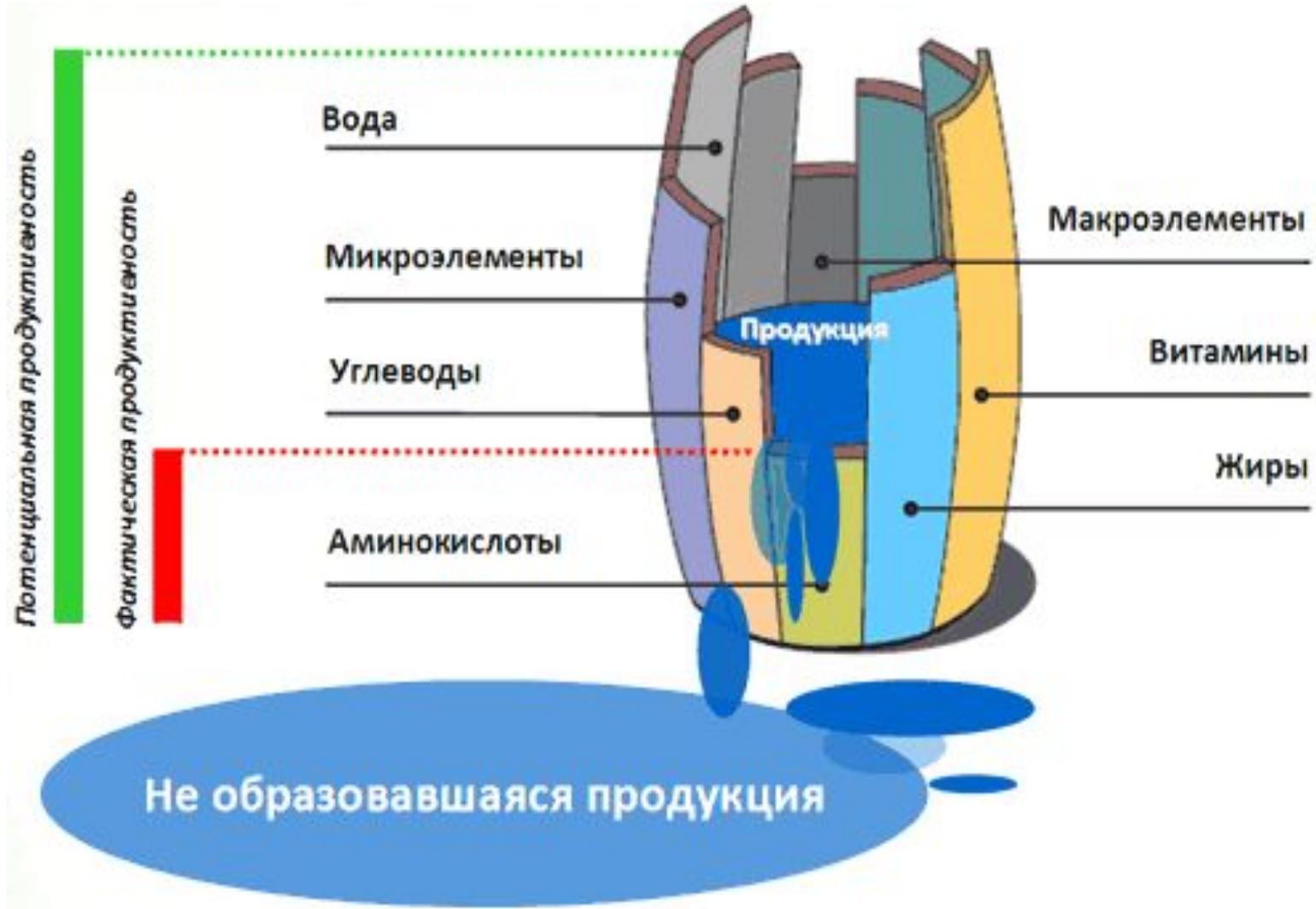
**Закон ограничивающего (лимитирующего) фактора, или Закон минимума Либиха** — один из фундаментальных законов в экологии, гласящий, что **наиболее значим для организма тот фактор, который более всего отклоняется от оптимального его значения.** Поэтому во время прогнозирования экологических условий или выполнения экспертиз очень важно определить слабое звено в жизни организмов. Именно от этого, минимально (или максимально) представленного в данный конкретный момент экологического фактора зависит выживание организма. В другие отрезки времени ограничивающим могут быть другие факторы. В течение жизни особи видов встречаются с самыми разными ограничениями своей жизнедеятельности. Так, фактором, ограничивающим распространение оленей, является глубина снежного покров; бабочки озимой совки (вредителя овощных и зерновых культур) — зимняя температура и т. д.



Этот закон учитывается в практике сельского хозяйства. **Немецкий химик Юстус фон Либих (1803—1873)** установил, что продуктивность культурных растений, в первую очередь, зависит от того питательного вещества (минерального элемента), который представлен в почве наиболее слабо. Например, если фосфора в почве лишь 20 % от необходимой нормы, а кальция — 50 % от нормы, то ограничивающим фактором будет недостаток фосфора; необходимо в первую очередь внести в почву именно фосфорсодержащие удобрения.

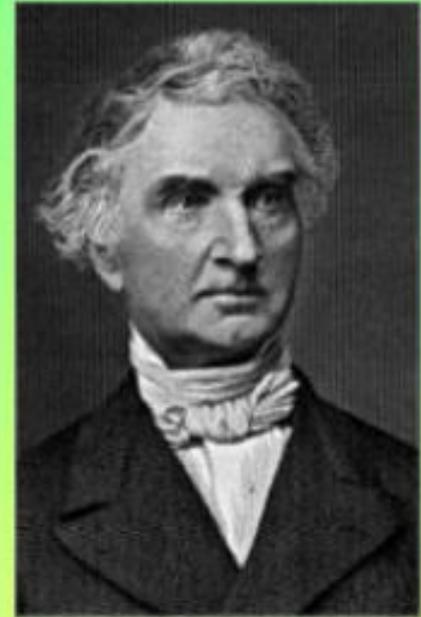


По имени учёного названо образное представление этого закона — так называемая «бочка Либиха». Суть модели состоит в том, что вода при наполнении бочки начинает переливаться через наименьшую доску в бочке и длина остальных досок уже не имеет значения. **Лимитирующие факторы обычно обуславливают границы распространения видов.**

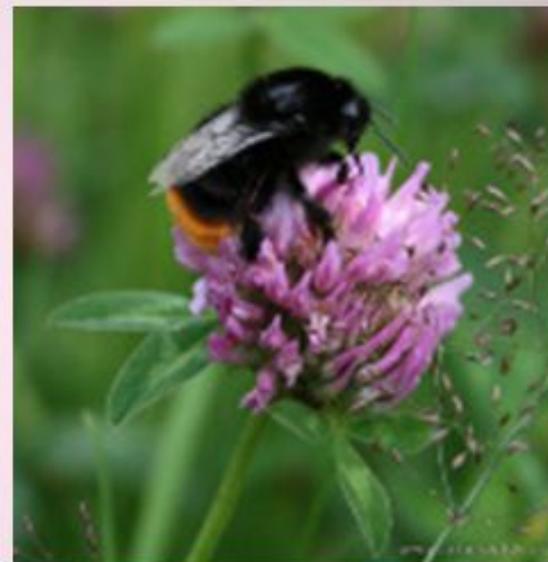


# Правило «лимитирующего фактора», 1840 г.

- **Закон (правило) минимума Либиха - «бочка Либиха» -** относительное действие отдельного экологического фактора тем сильнее, чем в большей степени по сравнению с другими ощущается его нехватка.



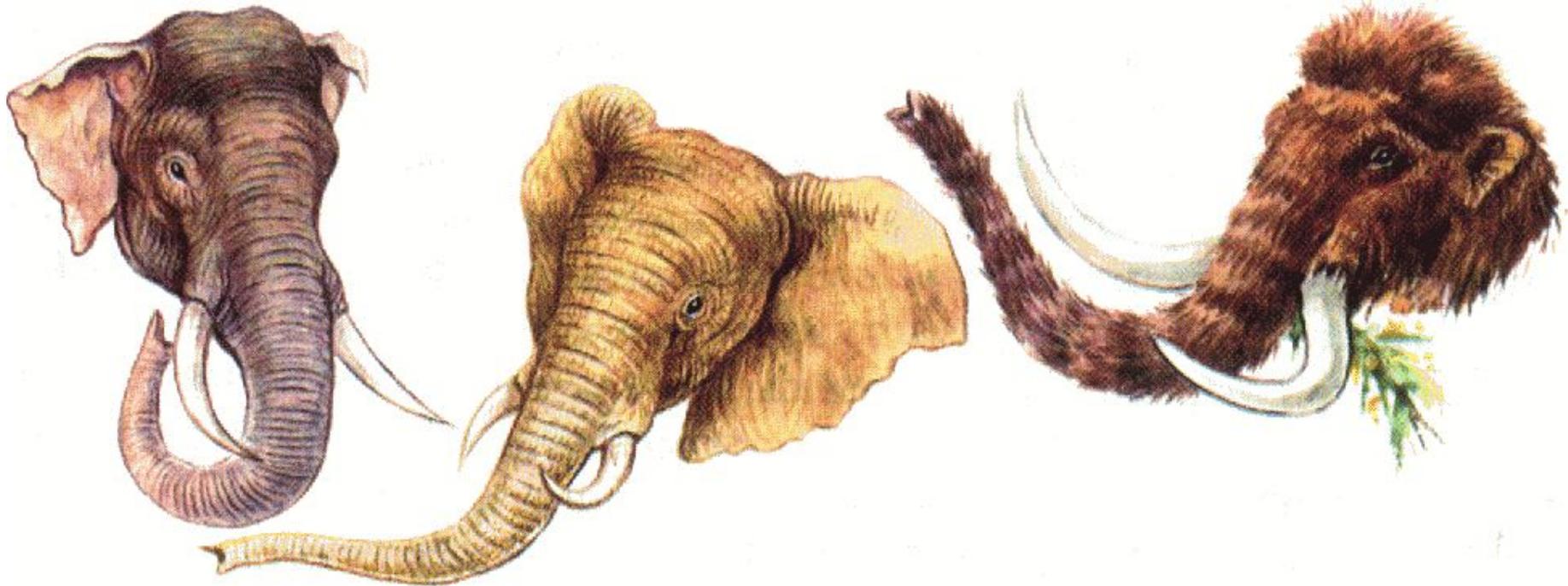
Юстус Либих (1803—1873) -  
немецкий химик



Так, фактором (абиотическим), ограничивающим распространение оленей, является глубина снежного покрова.

Распространение бобовых в Арктике ограничивается (биотическим фактором) распределением опыляющих их шмелей. На острове Диксон, где нет шмелей, не встречаются и бобовые, хотя по температурным условиям существование там этих растений еще допустимо.

**Правило Бергмана** — экогеографическое правило, сформулированное в 1847 г. немецким биологом Карлом Бергманом. Правило гласит, *что среди сходных форм гомойотермных (теплокровных) животных наиболее крупными являются те, которые живут в условиях более холодного климата — в высоких широтах или в горах.* Если существуют близкие виды (например, виды одного рода), которые существенно не отличаются по характеру питания и образу жизни, то более крупные виды также встречаются в условиях более сурового (холодного) климата.



# Правило Бергмана, 1847 г.

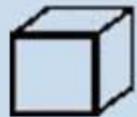
- Карл Георг Лукас Кристиан Бергман — немецкий биолог, физиолог и анатом, долгое время занимался сравнительной анатомией. Но известность ему принесло именно описание экогеографической закономерности, которую впоследствии назвали его именем.
- Знаменитая фраза из книги Бергмана «О связи экономии тепла у животных с их размерами», которая вышла в 1847 году, звучит так: **«Если существует род, виды которого отличаются только величиной, тогда более мелкие виды этого рода будут тяготеть к более теплему климату, причем в точном соответствии с их массой».** (Подтверждается в 50% случаев у млекопитающих и в 75–90% случаев у птиц.)
- Теплокровным животным с постоянной и притом высокой температурой тела в жарком климате полезно излучать, а в холодном, наоборот, удерживать тепло. По мере же увеличения размеров животного поверхность тела возрастает в квадрате, а его объем - в кубе. Следовательно, поверхность крупного животного сравнительно меньше, чем у мелкого. Отсюда следует простой вывод, что теплокровным животным, населяющим холодные страны, полезно быть крупными, а животным, населяющим теплые страны, - мелкими. Последующие наблюдения показали, что правило Бергмана соблюдается лишь в пределах подвидов одного вида или близких видов. При этом имеют значение не среднегодовые, а минимальные температуры, т. е. средние значения температур самого холодного месяца. Конкретным примером соблюдения правила Бергмана может служить изменение размеров бурого медведя: к северо-востоку Азии он становится все крупнее. Белый медведь крупнее бурого, а бурый - крупнее гималайского.

# Правило Бергмана

*Если существует род, виды которого отличаются только величиной, тогда более мелкие виды этого рода будут тяготеть к более теплomu климату, причем в точности в соответствии с их массой.*

Карл Бергман, 1847

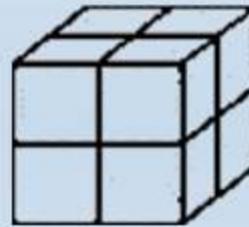
Отношение объема к поверхности (= теплопродукции к теплоотдаче):



$$S_1 = 6a^2$$

$$V_1 = a^3$$

$$T_1 = \frac{V_1}{S_1} = \frac{a^3}{6a^2} = \frac{a}{6}$$



$$S_2 = 6(2a)^2 = 24a^2$$

$$V_2 = (2a)^3 = 8a^3$$

$$T_2 = \frac{V_2}{S_2} = \frac{8a^3}{24a^2} = \frac{a}{3}$$



У теплокровных животных при продвижении на север отмечается увеличение средних размеров тела, что уменьшает относительную поверхность и теплоотдачу.

a	1	2	3	4	5	6
$S=6a^2$	6	24	54	96	150	216
$V=a^3$	1	8	27	64	125	216
$S/V$	6	3	2	1,5	1,2	1



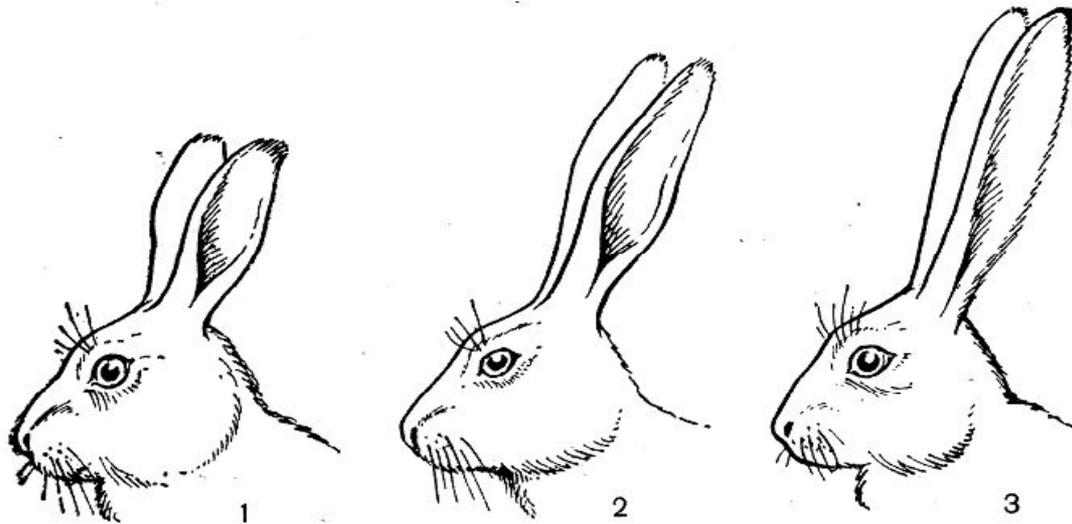


***Охотники утверждают, что наиболее крупные экземпляры волка встречаются в северных районах его ареала. Это наблюдение согласуется с экологическим правилом Бергмана;***

Согласно «[правилу энергетической эквивалентности](#)» крупные организмы не могут быть столь же многочисленны, как мелкие. Слонов в расчете на единицу площади их местообитания существенно меньше, чем антилоп, а антилоп меньше, чем мышей - полевок.



**Правило Аллена** — экогеографическое правило, установленное Д. Алленом в 1877 г. Согласно с этим правилом среди родственных форм гомойотермных (теплокровных) животных, ведущих сходный образ жизни, те, которые обитают в более холодном климате, имеют относительно меньшие выступающие части тела: уши, ноги, хвосты и т. д.. Уменьшение выступающих частей тела приводит к уменьшению относительной поверхности тела и способствует экономии тепла.



На рисунке изображены головы трех различных видов зайцев (род *Lepus*):  
1) беляка (*L. timidus*); 2) толая (*L. tolai*); 3) калифорнийского (*L. californicus*).

**Разница в размерах ушных раковин объясняется приспособлением к обитанию в различных температурно-климатических условиях.**

# Правило Аллена

*Животные, обитающие в областях с преобладающими низкими температурами, имеют, как правило, более короткие выступающие части тела (уши, лапы, хвост, нос) по сравнению с обитателями более теплых зон и областей.*

Д. Аллен, 1877



Песец



Обыкновенная лисица



Фенек



Заяц-беляк



Толай



Американский заяц

*Размеры выступающих частей тела варьируют в соответствии с температурой среды: у видов, живущих в более холодном климате, различные придатки меньше, чем у родственных видов из более теплых мест.*



**Арктический вид**

**Температура тела 37 °С**

**Средняя температура среды 0 °С**



**Европейский вид**

**Температура тела 37 °С**

**Средняя температура среды 12 °С**



**Африканский вид**

**Температура тела 37 °С**

**Средняя температура среды 25 °С**

Различия в длине ушей у трех видов лисиц, обитающих в разных географических областях.

Антилоповый заяц *Lepus alleni*: 25% всей поверхности тела приходится на голые ушные раковины: термочувствительные нервные окончания + быстрые сосудодвигательные реакции



## Правило Бергмана



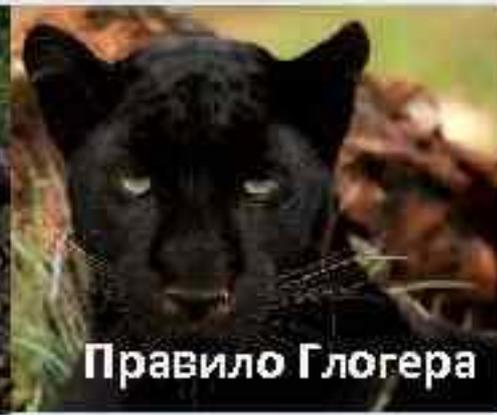
## Правило Аллена



**Правило Глогера** - среди родственных друг другу форм гомойотермных животных, те, которые обитают в условиях тёплого и влажного климата, окрашены ярче, чем те, которые обитают в условиях холодного и сухого климата, что позволяет им аккумулировать достаточное количество тепла. К примеру, большинство пустынных видов птиц окрашены тусклее, чем их родственники из субтропических и тропических лесов. Объясняться правило Глогера может как соображениями маскировки, так и влиянием климатических условий на синтез пигментов. В определённой степени правило Глогера распространяется и на пойкилотермных животных, в частности, насекомых, рептилий.



## Правило Бергмана



## Правило Аллена

**Экологическая биогеография** изучает влияние среды на распространение живых организмов и их сообществ, а также географические аспекты различных экологических явлений, таких как биологическая продуктивность, биоразнообразие, функции организмов в сообществе.

**Правило Уоллеса** – по мере продвижения с севера на юг видовое разнообразие увеличивается. Число видов обеспечивается диапазоном имеющихся ресурсов.



# *Общие закономерности действия факторов среды на организм.*

*Келин Е.А.*

