

Памяти
Алексея Меркурьевича Гилярова

**Конфликт принципов в экологии и
анализ вкладов действующих
факторов как способ разрешения
этого конфликта**

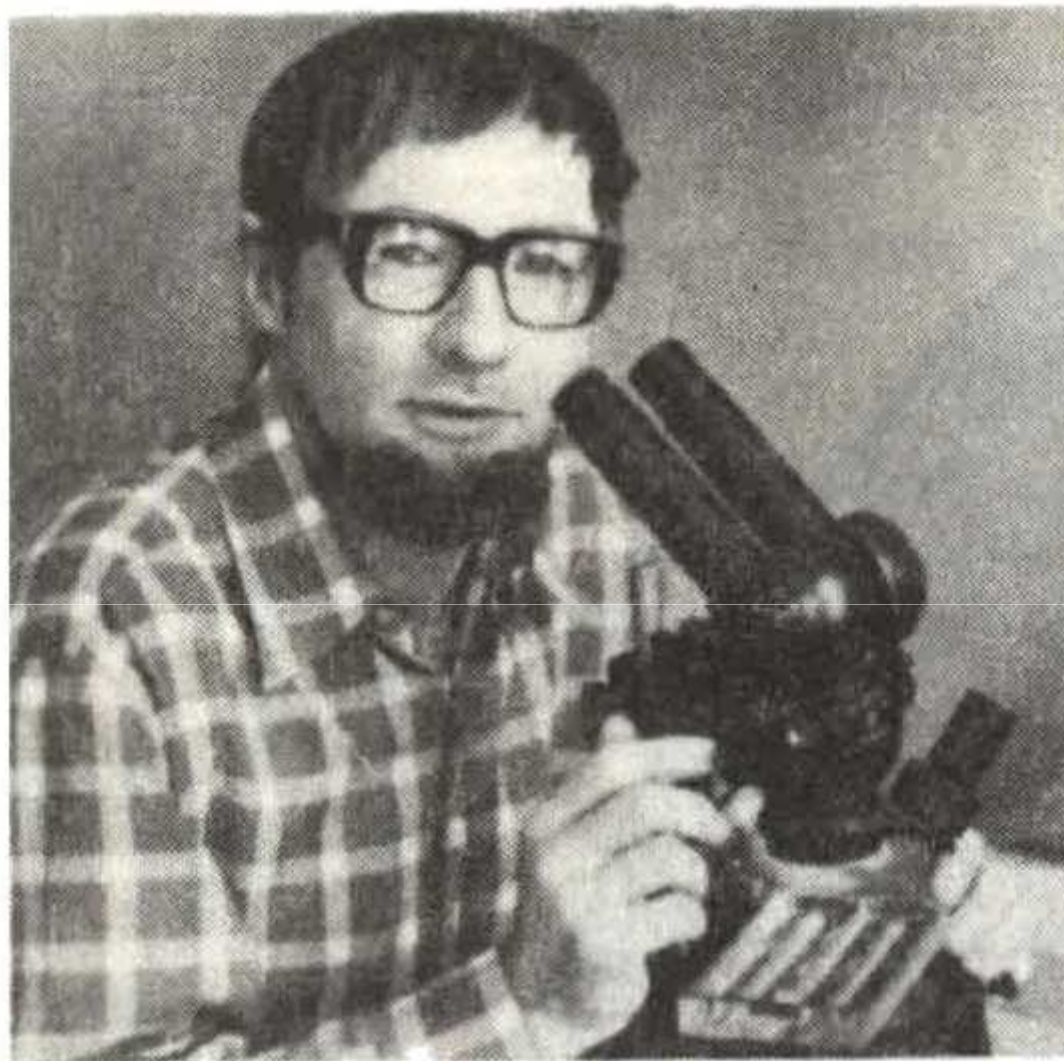
Л.В. Полищук, А.А. Каспарсон

20 ноября 2014

Содержание

- ✓ Принцип «все зависит от всего»
- ✓ Правило Либиха о единственном лимитирующем факторе
- ✓ Метод биологических испытаний как способ оценки относительной силы воздействия разных факторов
- ✓ Факторные эксперименты и дисперсионный анализ как современное воплощение метода биологических испытаний
- ✓ Анализ вкладов как альтернативный способ оценки относительной силы воздействия разных факторов
- ✓ Применение анализа вкладов (некоторые примеры)
- ✓ Оценка роли недостатка пищи и пресса размерно-избирательных хищников в динамике рождаемости ветвистоусых ракообразных с помощью анализа вкладов

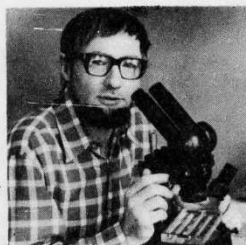
**А.М. Гиляров.
Методологические
проблемы
современной
экологии. Смена
ведущих
концепций.
Природа. 1981. №
9. С. 96-103.**



**Алексей Меркурьевич Гиляров
19.05.1943-20.10.2013**

Методологические проблемы современной экологии. Смена ведущих концепций

А. М. Гиляров



Алексей Меркурьевич Гиляров, кандидат биологических наук, зоолог, старший научный сотрудник кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Занимается изучением планктона пресных вод, а также общеэкологическими вопросами.

Слово «экология» стало очень популярным. Оно ежедневно мелькает на страницах газет и журналов, мы часто слышим его по радио и телевидению. Популярность экологии обычно связывают с угрожающим состоянием отношений между человеком и остальной биосферой, с проблемами охраны природы, или, как стало модно говорить, «окружающей среды» (что, безусловно, есть следствие влияния англоязычного термина «environment»). Повышенное внимание к экологии имеет свои положительные и отрицательные стороны. Так, например, одновременно увеличивается и число способных студентов, желающих посвятить себя изучению экологии, и число не очень добросовестных научных работников, которые хотят сделать карьеру, воспользовавшись модным направлением. Однако весь газетный шум вокруг экологии и резко возросшая ее популярность совсем не отражают глубинных процессов развития данной науки, в частности, той смены ведущих концепций, или «парадигм», если это для кого-нибудь звучит более убедительно, которая разворачивается в ее недрах, и о которой широкая публика почти не имеет никакого представления.

Экология, конечно, не есть наука об охране окружающей среды, хотя без хорошего знания экологии вряд ли возможны

крупные природоохранные мероприятия. По первому определению, данному Э. Геккелем, экология — это наука о взаимоотношениях организма и среды. Согласно (дефинициям, это наука, «изучающая организацию и функционирование надорганизменных систем различных уровней...»¹ или наука о «взаимодействиях, определяющих распространение и обилие организмов»². Последнее определение кажется излишне упрощенным, однако, если вдуматься в его смысл, оно достаточно отражает содержание тех конкретных задач, с которыми каждый эколог сталкивается в своей повседневной работе.

В чем же суть тех перемен, которые происходили и происходят поныне в экологии? Почему мы вправе утверждать, что методология современной экологии существенно отличается от методологии, господствовавшей до 50-х и даже 60-х годов нашего столетия? Если посмотреть любой учебник или сводку по экологии, написанную в 50-х годах, можно увидеть, что основные главы в этих книгах посвящены влиянию на животных или растения температуры, света, влажности, течений, солености, pH и других о т д е л ь н ы х а б и о -

¹ Гиляров А. М., Наумов Н. П. Экология, БСЭ, 3-е изд., т. 29, с. 1774.

² Krebs Ecology. N. Y., 1972.

А.М. Гиляров. Методологические проблемы современной экологии. Смена ведущих концепций. Природа. 1981. № 9. С. 96-103.

«... Методологическую основу, которая господствовала в экологической науке до 50-х годов [XX века], ... до некоторой степени условно [...] можно назвать **аутэкологическим редукционизмом** (выделено А.М. Гиляровым – ЛП). Суть аутэкологического редукционизма состоит в негласном признании того, что все явления, касающиеся распространения и численности каких-либо организмов, могут быть полностью объяснены на основе известной реакции на те или иные абиотические факторы. ... Однако видимая простота аутэкологического редукционизма по мере накопления информации стала оборачиваться все большей сложностью. Стало казаться, что «**все от всего зависит**» (выделено нами – ЛП) и многие конкретные вопросы типа: «почему какой-либо вид обитает в точке А, а в точке В не встречается?» или «почему численность какого-либо вида в точке С выше, чем в точке А?» - оставались без ответа.» (Гиляров, 1981, с. 97, 98)

Принцип «все зависит от всего» и определение экологии

Известные определения экологии, такие как экология – наука о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой (Эрнст Геккель) или экология – наука о «взаимодействиях, определяющих распространение и обилие организмов» (Charles Krebs), подчеркивают **роль в экологии многообразных и сложных взаимодействий.**

Принцип «все зависит от всего» в популярной литературе

Четыре закона экологии Барри Коммонера
(Barry Commoner, 1917-2012)

1. **Everything Is Connected to Everything Else** (все связано со всем, или все зависит от всего)
2. **Everything Must Go Somewhere** (все должно куда-то деваться)
3. **Nature Knows Best** (природа знает лучше)
4. **There Is No Such Thing as a Free Lunch** (ничто не дается даром)

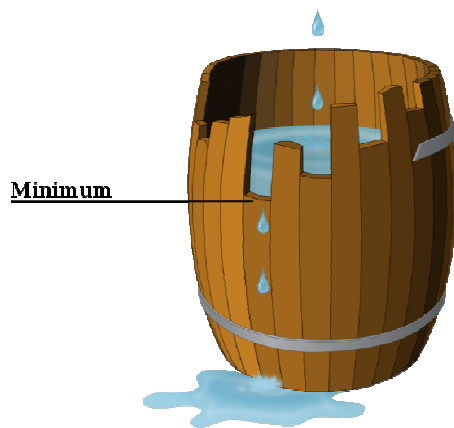
Источник: https://en.wikipedia.org/wiki/Barry_Commoner
https://ru.wikipedia.org/wiki/Коммонер,_Барри

«Всё зависит от всего» vs. правило Либиха

Закон минимума Либиха

Поведение системы управляется фактором, который находится в **наибольшем недостатке**.

В данной точке пространства и на относительно коротком отрезке времени этот фактор, как правило, **ОДИН**.



Задача состоит в том, чтобы выявить этот единственный управляющий фактор

Рисунок: http://en.wikipedia.org/wiki/Law_of_the_Minimum

«Всё зависит от всего» vs. правило Либиха

Как примирить эти принципы?

Или, наоборот,

надо признать, что один из них неверен?

Для ответа на эти вопросы необходимо оценивать относительную силу воздействия разных факторов в конкретных условиях.

Ясно, что «принцип все зависит от всего», будь он неограниченно верен, просто бы обезоруживал исследователя. Например, в системе из 10 видов может быть 55 парных (межвидовых и внутривидовых) взаимодействий – слишком много для детального изучения всех взаимодействий. Однако, то, что этот принцип верен не всегда (хотя бы в силу правила Либиха), не означает, что он всегда неверен. Поскольку правило Либиха тоже может быть верным не всегда.

Методы оценки относительной силы воздействия разных факторов

Метод биологических испытаний:

Сдвиг фактора → Ответ системы



Аэрофотоснимок озера № 226 (август 1976 г.), находящегося на «Экспериментальной озерной территории» (Канада). Озеро было поделено на две части пластиковой перегородкой, и в северо-восточную часть (она *внизу снимка*) добавляли фосфор, что вызвало массовое развитие фитопланктона. Изображение и текст с сайтов:

www.cbc.ca и <http://elementy.ru/news/431887> (А.М. Гиляров)

Недостатки метода биологических испытаний в его классическом варианте

- ✓ Отсутствие математического аппарата для количественного описания ответа системы на изменение фактора
- ✓ Неопределенность **величины сдвига**
- ✓ Неучет разной **чувствительности** системы к изменению факторов

Дисперсионный анализ как математический аппарат для количественного описания ответа системы на изменение фактора

**Современное воплощение метода биологических испытаний:
факторные эксперименты (factorial design experiments)
и дисперсионный анализ (anova)**

Одним из методов оценки силы влияния нескольких факторов является постановка факторных экспериментов и обработка их результатов методом дисперсионного анализа

**Схема факторного
эксперимента**

		P		
		P1	P2	P3
N	N1	n replicates	n replicates	n replicates
	N2	n replicates	n replicates	n replicates
	N3	n replicates	n replicates	n replicates

Дисперсионный анализ не устраняет два других недостатка метода биологических испытаний

- ✓ ~~Отсутствие математического аппарата для количественного описания ответа системы на изменение фактора~~
- ✓ Неопределенность **величины сдвига**
- ✓ Неучет разной **чувствительности** системы к изменению разных факторов

NB В чью пользу склоняют чашу весов результаты дисперсионного анализа: в пользу принципа «все зависит от всего» или в пользу правила Либиха о единственном лимитирующем факторе?

Альтернативный метод оценки относительной силы воздействия
разных факторов

Метод, или анализ, вкладов (contribution analysis)

Ecological Modelling, 46 (1989) 221–237

221

Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam – Printed in The Netherlands

ANALYSIS OF LIFE TABLE RESPONSE EXPERIMENTS I. DECOMPOSITION OF EFFECTS ON POPULATION GROWTH RATE

HAL CASWELL

Biology Department, Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, MA 02543 (U.S.A.)

(Accepted 14 February 1989)

Реакция системы (популяции, сообщества, экосистемы) на изменение фактора и ее компоненты

Ответ системы = Чувствительность системы ×

Реальное изменение фактора

$$z = f(x) \Rightarrow \Delta z = \frac{df}{dx} \Delta x$$

Ответ системы Чувствительность Сдвиг фактора

Δz - ответ системы = сила реакции системы

Δx - изменение фактора = сдвиг фактора

 $f'(x)$ или $\partial f / \partial x$ -

чувствительность системы к изменению фактора =

ответ системы на единичное изменение фактора

$$z = f(x, y) \Rightarrow \Delta_x z = \frac{\partial f}{\partial x} \Delta x$$

Ответ на сдвиг x Сдвиг x
 Чувствительность отн. x

$$z = f(x, y) \Rightarrow \Delta z = \Delta_x z + \Delta_y z = \boxed{\frac{\partial f}{\partial x} \Delta x} + \boxed{\frac{\partial f}{\partial y} \Delta y}$$

ИТОГОВЫЙ ОТВЕТ

Вклад x

Вклад y

Примеры применения анализа вкладов:

- (1) Зависимость риска вымирания от массы тела и эффективности отбора против слабовредных мутаций
- (2) зависимость видового разнообразия фитопланктона от силы и частоты нарушений
- (3) динамика массы тела дафний в градиенте концентрации пищи
- (4) роль недостатка пищи («эффект снизу») и пресса размерно-избирательных хищников («эффект сверху») в динамике рождаемости ветвистоусых ракообразных
 - (а) в эксперименте
 - (б) в природе

Зависимость риска вымирания P_{EN}/P_{LC} от массы тела W и эффективности отбора против слабовредных мутаций (Ka/Ks)

$$\ln\left(\frac{P_{EN}}{P_{LC}}\right) = -0.74 + 0.22 \cdot \ln W + 0.88 \cdot \ln\left(\frac{K_a}{K_s}\right)$$

Вклад переменной = произведение коэффициента наклона (то есть **чувствительности** функции риска по отношению к изменению переменной) на **характерное реальное** изменение переменной, мерой которого выбрано среднее квадратическое отклонение σ

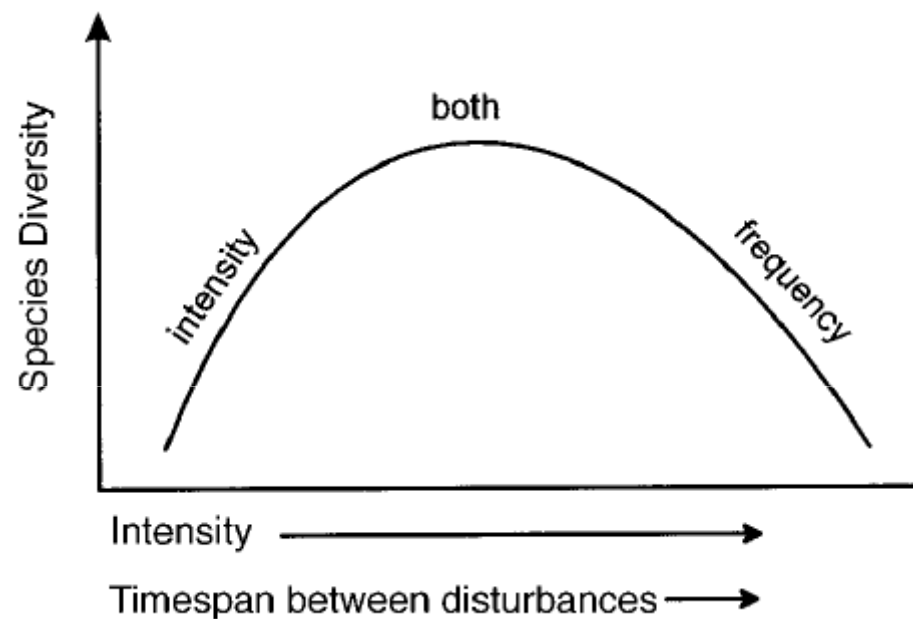
$$\sigma_{\ln W} = 3.75, \sigma_{\ln(Ka/Ks)} = 0.58$$

$$\text{W - effect} = \frac{0.22 \cdot 3.75}{0.22 \cdot 3.75 + 0.88 \cdot 0.58} = 0.62$$

$$\text{Ka/Ks - effect} = \frac{0.88 \cdot 0.58}{0.22 \cdot 3.75 + 0.88 \cdot 0.58} = 0.38$$

Источник: Polishchuk L.V., Popadin K.Y., Baranova M.A., Kondrashov A.S. A genetic component of extinction risk in mammals. Oikos. 2014 (accepted)

Зависимость видового разнообразия фитопланктона от силы и частоты нарушений



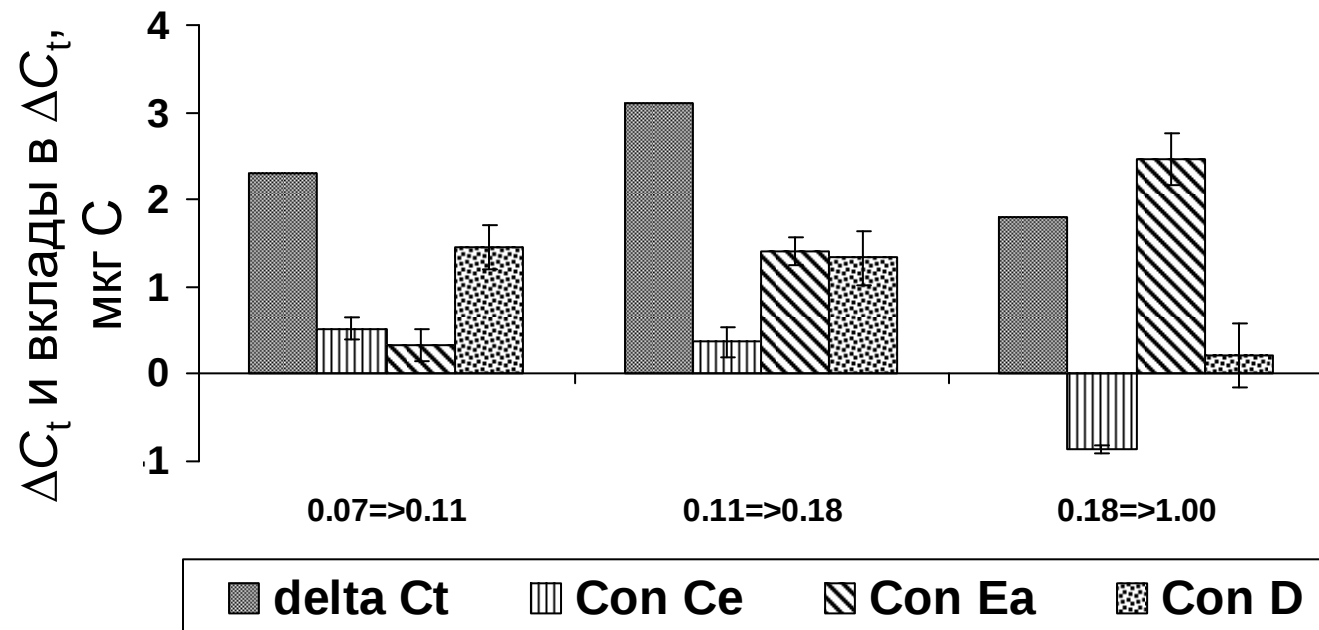
Нарушения частые,
сила нарушений мала

Нарушения редкие,
сила нарушений велика

Источник: Polishchuk L.V. Contribution analysis of disturbance-caused changes in phytoplankton diversity // *Ecology*. 1999. V. 80. No. 2. P. 721-725.

Динамика массы тела дафний в градиенте концентрации пищи

Вклады в изменение массы тела ΔC_t



0.07, 0.11, 0.18, 1.00 мг С л⁻¹ – концентрация пищи (Scenedesmus)

Источник: Polishchuk L.V., Vijverberg J. Contribution analysis of body mass dynamics in *Daphnia* // *Oecologia*. 2005. V. 144. P. 268-277.

Роль недостатка пищи («эффект снизу») и пресса размерно-избирательных хищников («эффект сверху») в динамике рождаемости ветвистоусых ракообразных

Популяция дафний как бы «зажата» между хищниками (рыбами-планктофагами) и пищей (планктонными водорослями)

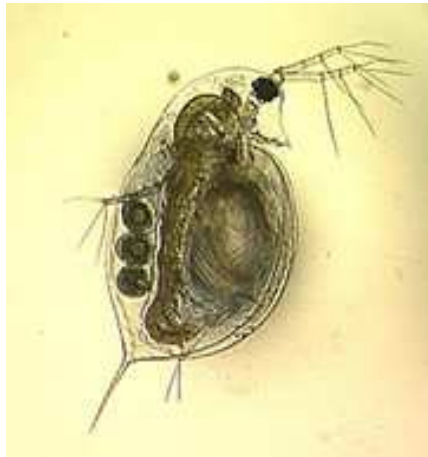
Как сравнить
силу воздействия
со стороны
хищников
(top-down effect)
с силой воздействия
со стороны
пищи
(bottom-up effect)?



Как выявить, какой
фактор является
ведущим
(если он вообще
есть)
- недостаток пищи
или пресс
хищников?

Модель Эдмондсона-Палохеймо
как основа для оценки вкладов в динамику рождаемости
планктонных ракообразных

$$b = V \ln(1 + FA)$$



Демографические показатели, влияющие на
рождаемость b :

$V = 1/D_e$ – скорость развития яиц, сут⁻¹

$F = E/N_a$ – плодовитость

(отношение числа яиц к числу взрослых)

$A = N_a/N$ – доля взрослых особей

(от общей численности популяции)

Фото с сайта www.biologie.uni-muenchen.de

©Wilfried Gabriel

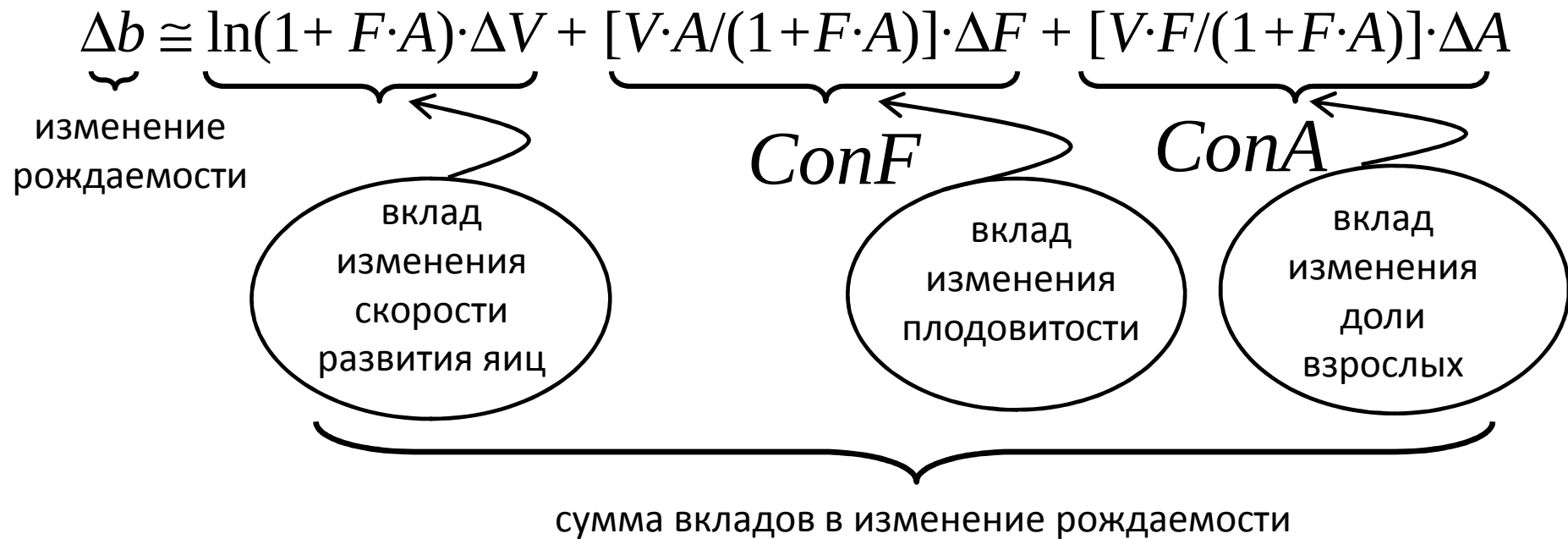
Оценка роли V, F и A с помощью метода вкладов

$$y = f(x_1, x_2, \dots, x_n)$$

$$\Delta y \cong \sum (\partial y / \partial x_i) \Delta x_i$$

$$b = V \ln(1 + F \cdot A)$$

$$\Delta b \cong (\partial b / \partial V) \cdot \Delta V + (\partial b / \partial F) \cdot \Delta F + (\partial b / \partial A) \cdot \Delta A$$



Отношение вкладов в рождаемость R

$$R = \frac{ConA}{ConF}$$

Сводка результатов лабораторных и компьютерных экспериментов по применению отношения вкладов в рождаемость R к популяциям *Daphnia galeata*

NR (no removal) – режим конкуренции

RS (removal-of-small) – элиминация молоди дафний («пресс беспозв. хищников»)

RL (removal-of-large) – элиминация взрослых дафний («пресс рыб»)

Treatment	Microcosm experiments				Computer simulations			
	F (SE)	A (SE)	$\ln\left(\frac{ ConA }{ ConF }\right)$ (SE)	$R = \frac{ ConA }{ ConF }$	F (SD)	A (SD)	$\ln\left(\frac{ ConA }{ ConF }\right)$ (SD)	$R = \frac{ ConA }{ ConF }$
NR	1.28 (0.08)	0.14 (0.009)	-0.35 (0.18)	0.70	1.22 (0.13)	0.30 (0.02)	-0.60 (0.50)	0.55
RS	2.05 (0.12)	0.23 (0.012)	0.75 (0.32)	2.12	2.35 (0.36)	0.27 (0.03)	-0.29 (0.48)	0.75
RL	3.22 (0.05)	0.12 (0.008)	0.78 (0.24)	2.18	3.39 (0.30)	0.17 (0.03)	0.72 (0.51)	2.05

Источник: Polishchuk L.V., Vijverberg J., Voronov D.A., Mooij W.M. How to measure top-down vs bottom-up effects: a new population metric and its calibration on *Daphnia* // *Oikos*. 2013. V. 122. No. 8. P. 1177-1186.

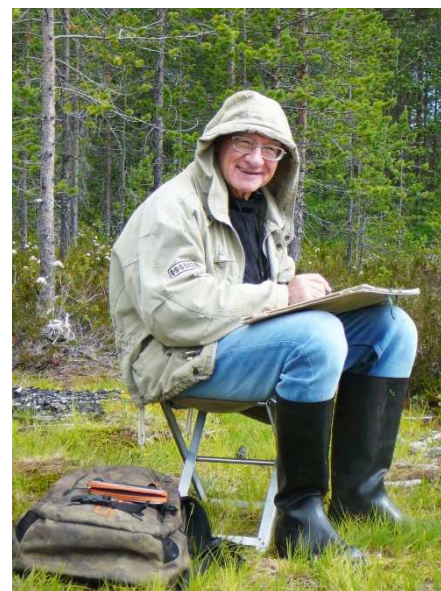
Теперь необходимо проверить, приложим ли это отношение вкладов к **природным популяциям**. Если да, то:

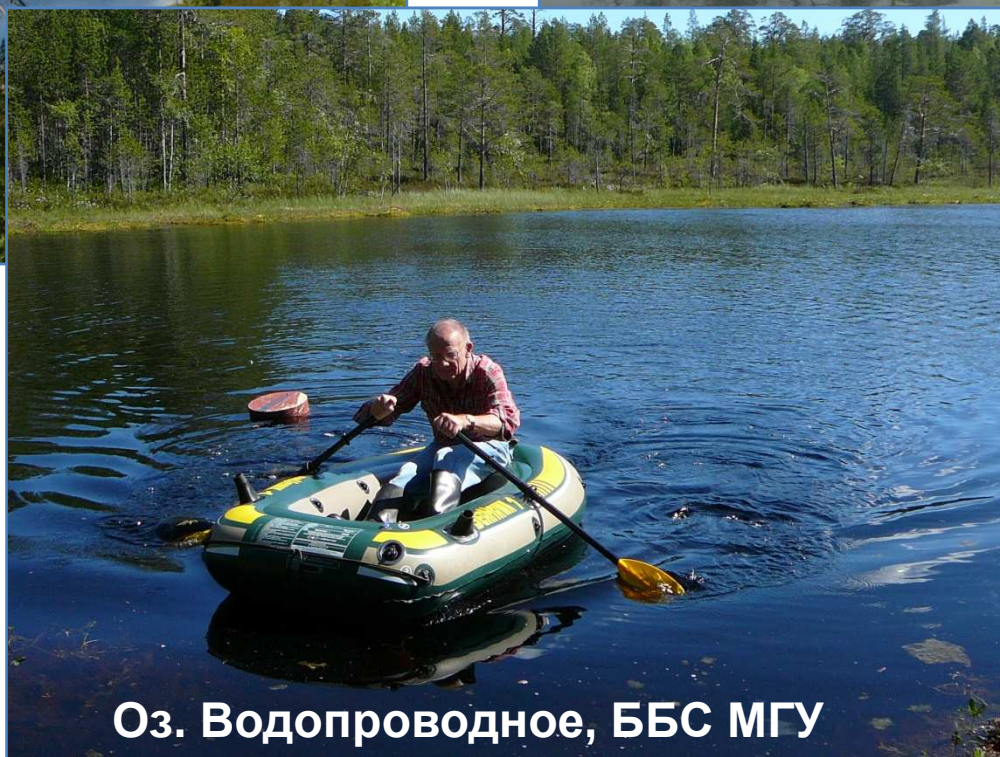
Мы пришли на берег водоема, бросили планктонную сеть, подсчитали плодовитость и долю взрослых особей в популяции ветвистоусых ракообразных и ... определили, есть ли **ведущий** фактор динамики рождаемости этих рачков и **какой** он - недостаток пищи (возможно, с «примесью» беспозвоночных хищников) или пресс рыб (опять же, возможно, с «примесью» беспозвоночных хищников).

Оз. Верхнее, ББС МГУ

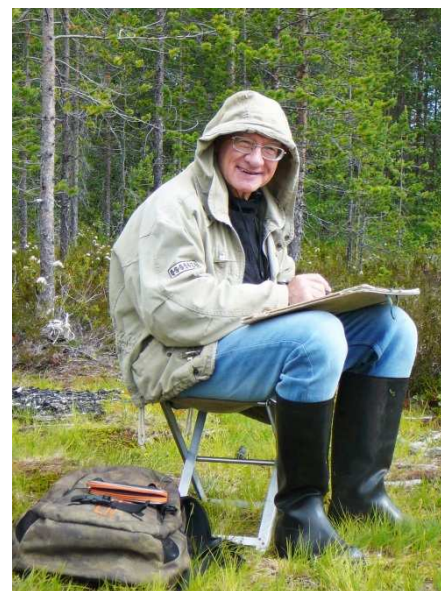


Оз. Верхнее, ББС МГУ



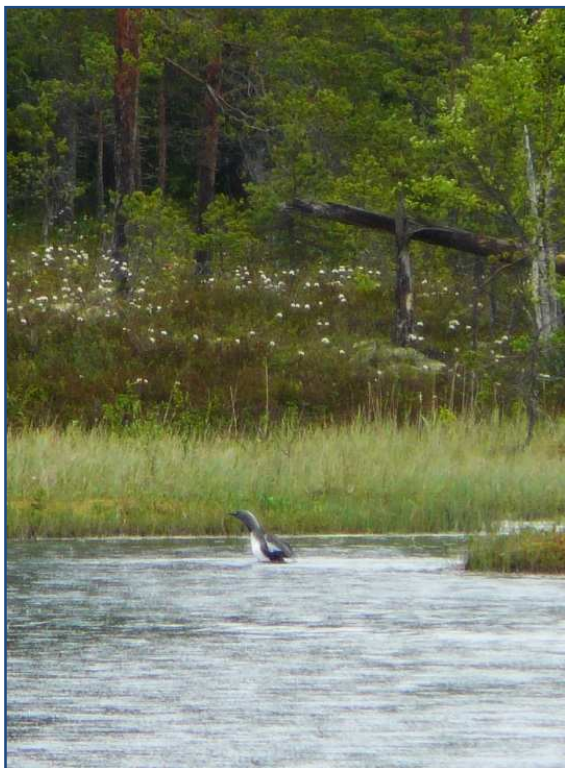


Оз. Водопроводное, ББС МГУ



- Оценка с помощью анализа вкладов воздействий, определяющих динамику природных популяций;
- Пригодность метода для изучения природных популяций оценена на примере популяции *Bosmina longirostris*, входящей в простую экосистему северного водоёма.

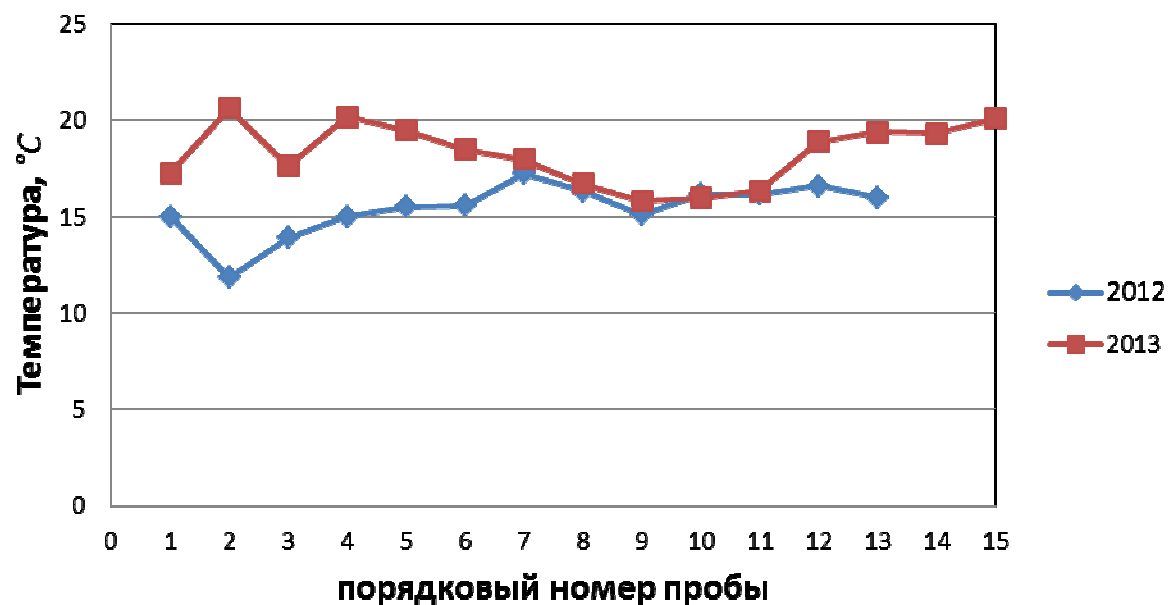
Характеристика водоёма



оз. Водопроводное,
ББС МГУ

- Босмина – единственный массовый вид кладоцер;
- Мало рыб, которые практически не питаются босминой;
- Низкая концентрация и бедный видовой состав фитопланктона.

динамика температуры воды

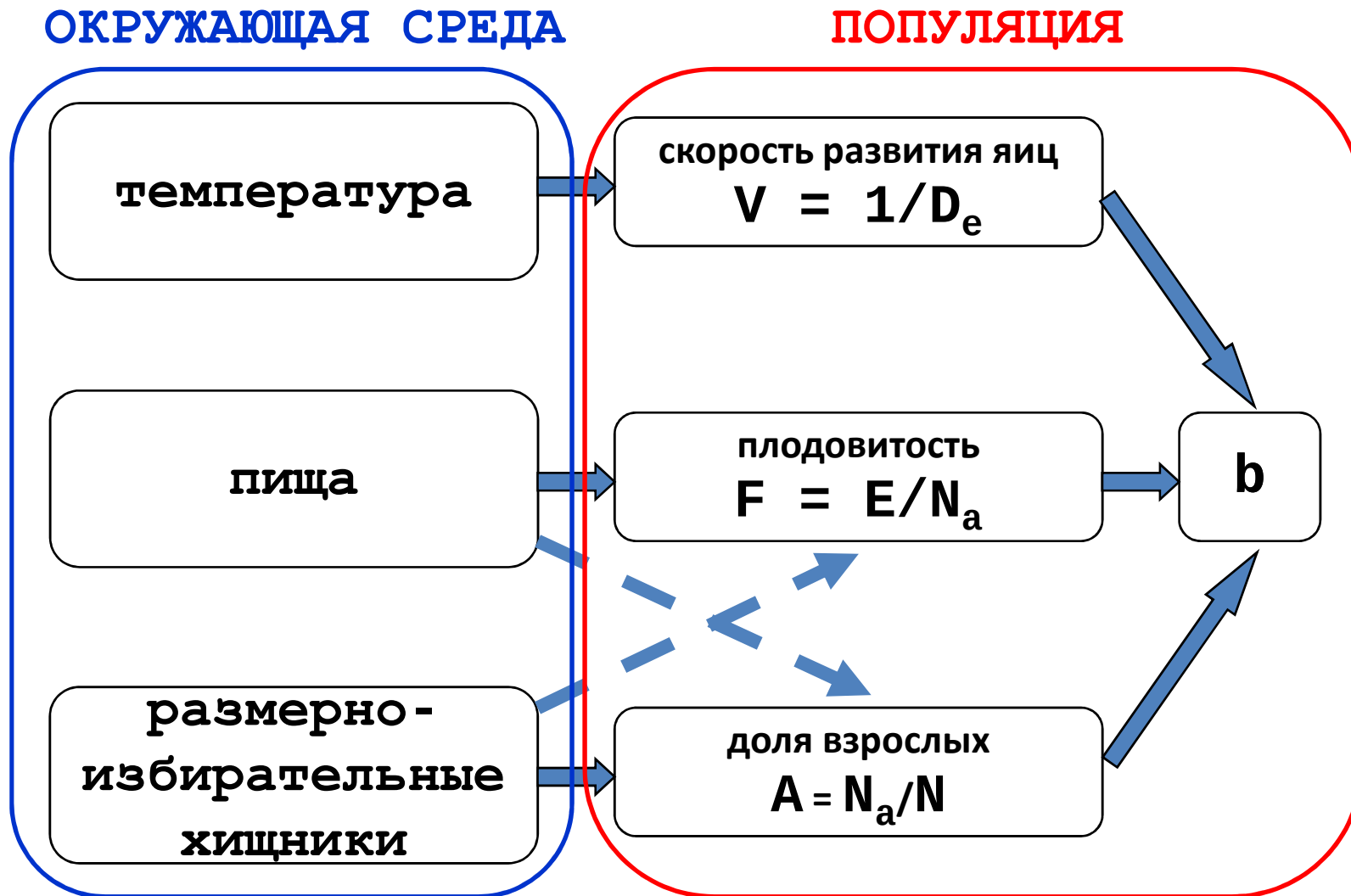


Концентрация биогенных элементов в воде оз. Водопроводного

Показатели, ед. измерений	Результаты измерений	
	02.07.2013г.	02.08.2013г.
NO_3^- , мг/дм ³	0,39	0,18
NO_2^- , мг/дм ³	0, 02	0, 012
HN_4^+ , мг/дм ³	0,68	0,25
PO_4^{2-} , мг/дм ³	< 0,004	< 0,003

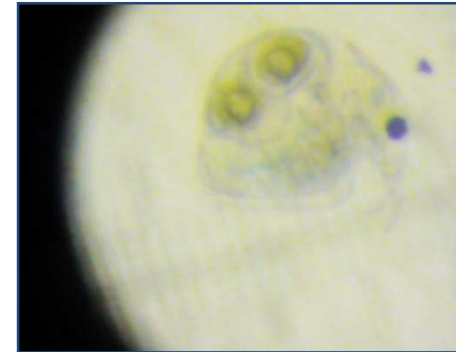
ВЛИЯНИЕ СРЕДЫ НА РОЖДАЕМОСТЬ $b = V \ln(1+FA)$

опосредовано скоростью развития яиц V ,
плодовитостью F и долей взрослых A



Материал и расчёт рождаемости

$$b = V \times \ln(1 + F \times A)$$



- **Плодовитость:**

$$F = \frac{E}{N_a}$$

E – количество яиц, N_a – число взрослых особей;

- **Доля взрослых особей в популяции A :**

$$A = \frac{N_a}{N}$$

N_a – число взрослых особей, N – общая численность;

- **Скорость развития яиц (Bottrell et al. 1976):**

$$V = \frac{1}{e^{(2.328 + 1.247 \times \ln T - 0.565 \times (\ln T)^2)}}$$



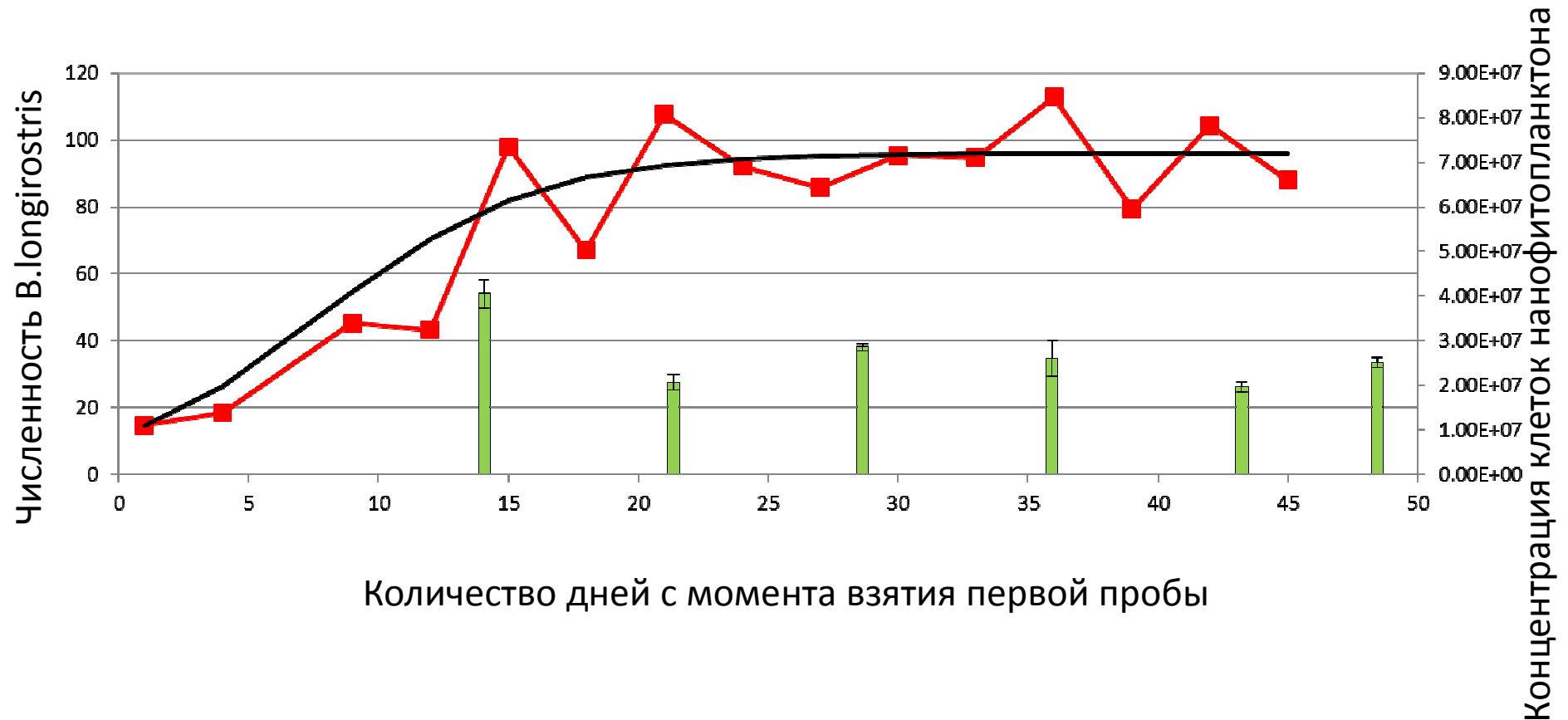
Динамика численности *B. longirostris* в 2012 году

Плотность популяции босмины и концентрация клеток
нанофитопланктона в 1 л озерной воды

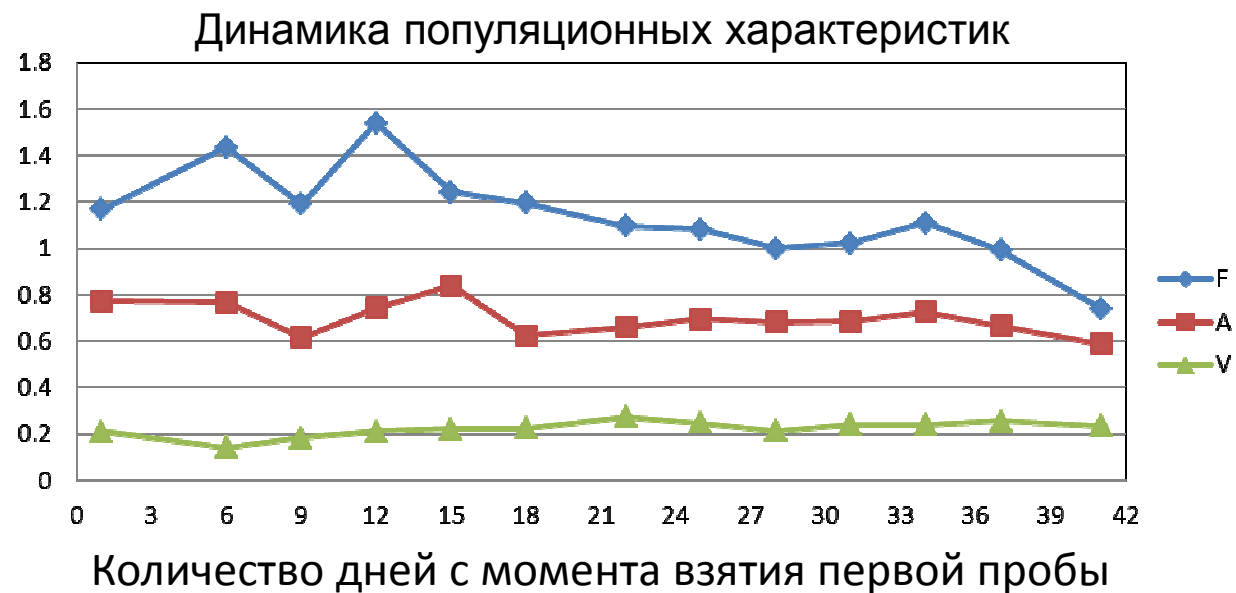


Динамика численности *B. longirostris* в 2013 году

Плотность популяции босмины и концентрация клеток
нанофитопланктона в 1 л озерной воды

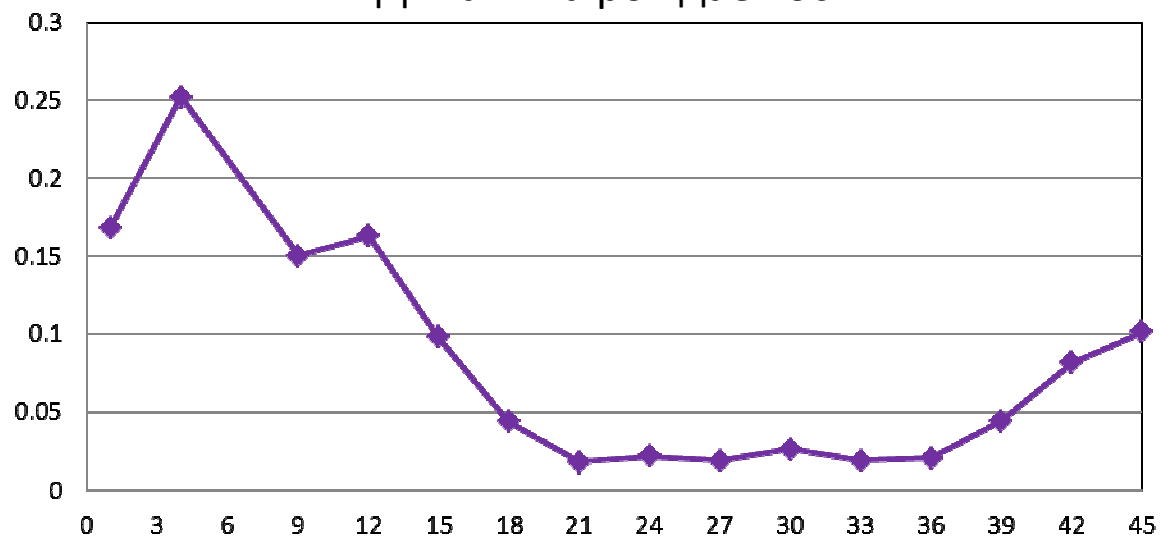


Рождаемость и определяющие её характеристики (2012 г.)

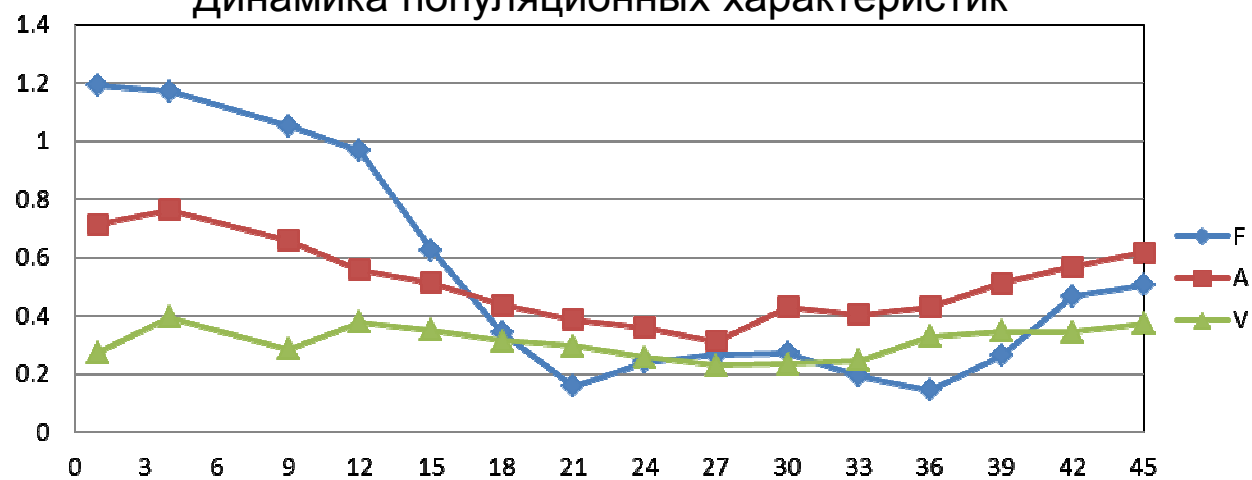


Рождаемость и определяющие её характеристики (2013 г.)

Динамика рождаемости



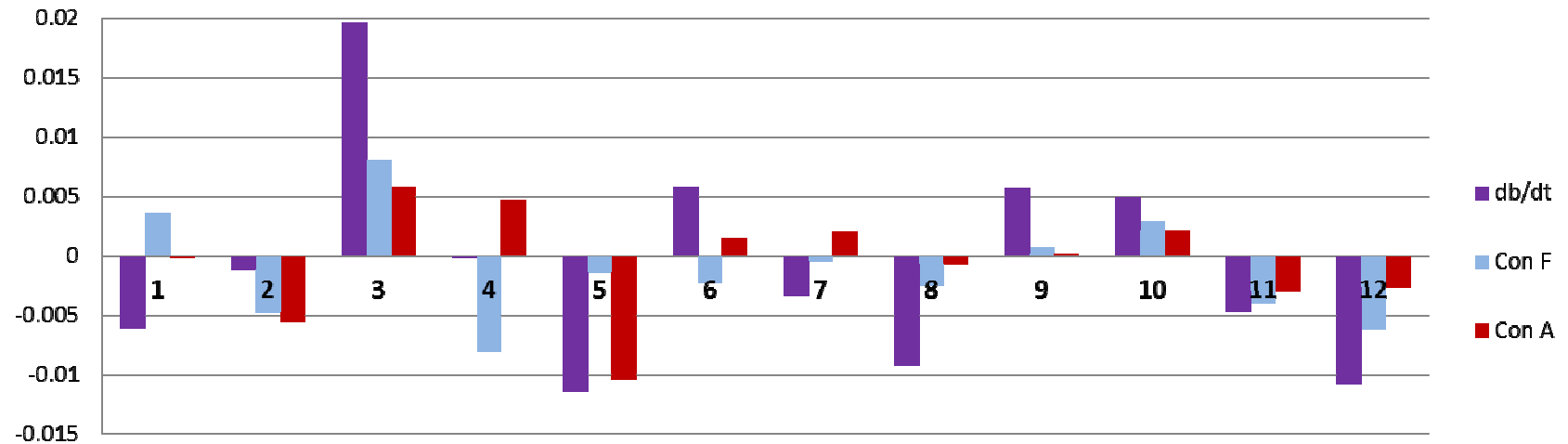
Динамика популяционных характеристик



Количество дней с момента взятия первой пробы

Анализ вкладов (2012 г.)

Вклады плодovitости (Con F) и доли взрослых особей (Con A) в изменение рождаемости db/dt

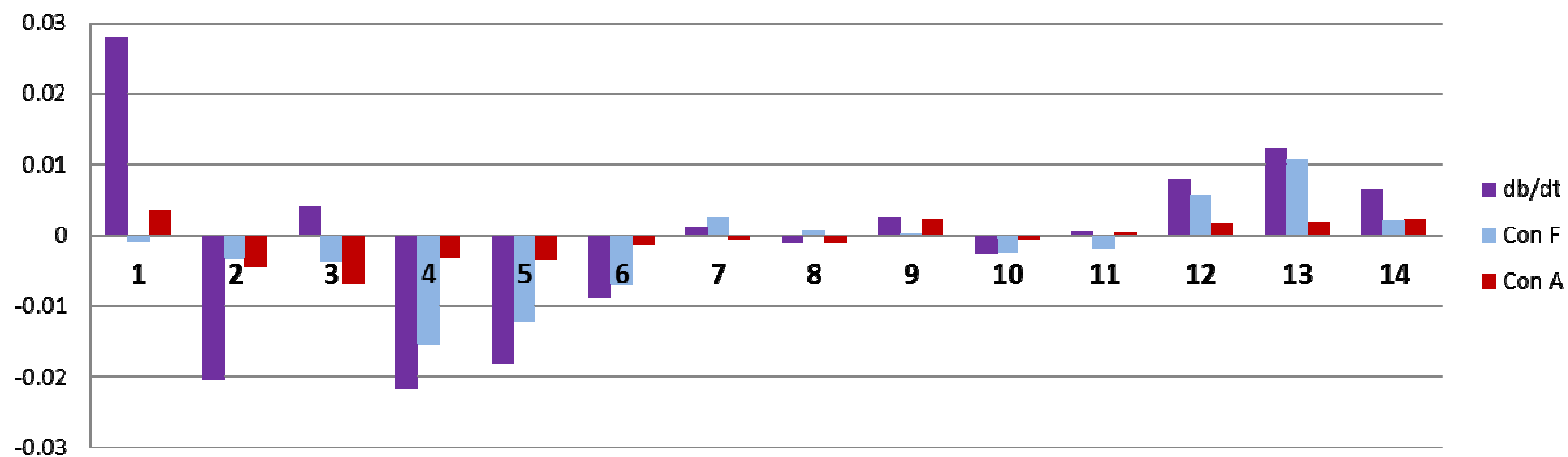


$$R = \frac{|ConA|}{|ConF|}$$

№ интервала	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
R	0.05	1.16	0.72	0.58	7.65	0.64	4.36	0.26	0.07	0.72	0.75	0.44

Анализ вкладов (2013 г.)

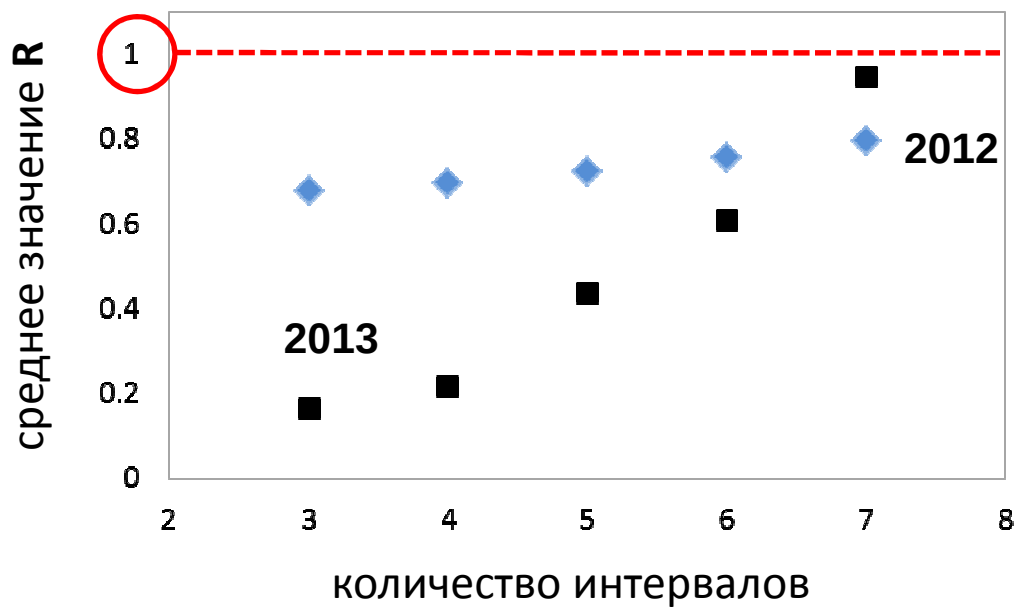
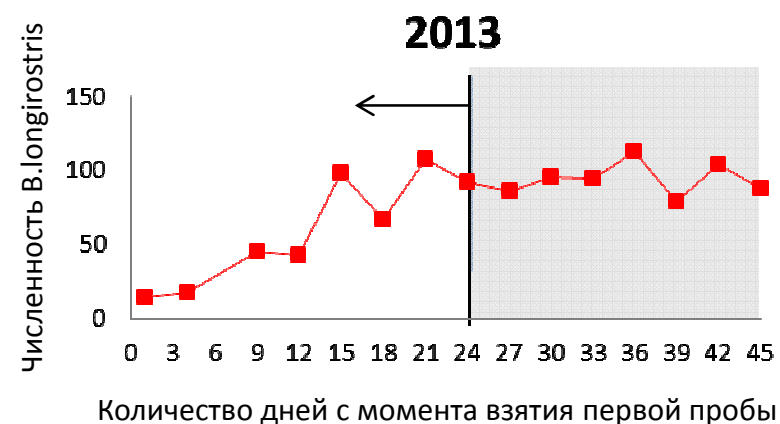
Вклады плодovitости (Con F) и доли взрослых особей (ConA) в изменение рождаемости db/dt



$$R = \frac{|ConA|}{|ConF|}$$

№ инт.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
R	3.40	1.38	1.95	0.20	0.28	0.16	0.17	1.47	13.31	0.19	0.23	0.30	0.18	1.12

Средние значения отношения вкладов в изменение рождаемости



$R < 1$ – сильное
воздействие ресурса

$R > 1$ – сильное
воздействие хищника

Выводы

1. Анализ вкладов является перспективным подходом для выявления ведущих факторов, определяющих динамику различных экологических процессов.
2. В приложении к динамике рождаемости планктонных животных анализ вкладов позволил выявить ведущую роль плодовитости и, как мы предполагаем, недостатка пищи для развития природной популяции ветвистоусого рачка *Bosmina longirostris* в условиях относительно простой экосистемы северного водоема.
3. В ситуации нарастания численности и, как следствие, пищевого лимитирования все значения R отношения вклада доли взрослых особей к вкладу плодовитости в изменение рождаемости были меньше единицы и увеличивались по мере ослабления пищевого лимитирования.
4. Полученные значения отношения вкладов R для природной популяции босмины согласуются с полученными ранее результатами экспериментов для популяций *Daphnia*, находившихся в условиях сильного пищевого лимитирования. **Это свидетельствует о том, что значение $R < 1$ может быть индикатором ведущей роли пищевого лимитирования в динамике природных популяциях ветвистоусых ракообразных.**

