

## ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ АМФИБИЙ В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ

© 2014 В.Л. Вершинин<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

<sup>2</sup> Уральский Федеральный университет, ИЕН, кафедра зоологии, г. Екатеринбург

Поступила 22.06.2014

В статье проводится анализ многолетних данных по функциональной экологии сообществ амфибий, в градиенте урбанизированной среды. Оценивается ряд функциональных параметров, характеризующих устойчивость биоты на разных иерархических уровнях организации (особей, популяций, сообществ). Оценивается преадаптивное значение физиологической стороны популяционного полиморфизма, ряд особенностей трофических связей урбоценозов, роль репродуктивных особенностей в диверсификации морфогенеза рассматриваемых видов, синергические эффекты.

**Ключевые слова:** урбанизация, амфибии, функциональная специфика, экофизиология, морфогенез, жизненная стратегия.

Экологическая компонента оказывает влияние на состояние всех функциональных связей в разнородной структуре биоты. Отражение состояния средовой компоненты неизбежно проявляется в особенностях использования пищевых ресурсов, физиологии, состоянии репродуктивной системы, уровне воспроизводства, генетической структуре и качестве новой генерации.

Наблюдаемые нами трансформации биогеоценозов в измененной человеком среде и примеры быстрой эволюции популяций показывают, что происходящие процессы, строго говоря, нельзя называть деградацией, т.к. эти изменения представляют собой естественную реакцию сообществ на флуктуации среды. Новые сообщества наиболее соответствуют созданной среде.

Урбанизированные территории - уникальные ландшафтные образования, состояние которых поддерживается искусственно человеком. Своеобразие городских экосистем обусловлено тем, что действие многих естественных факторов ослаблено или замещено деятельностью человека. Поэтому исследование биоты урбанизированных территорий приносит разностороннюю обширную информацию о структурно-функциональных преобразованиях сообществ при антропогенных воздействиях.

Видовой состав и структура популяций и сообществ, складывающихся на урбанизированных территориях, не случайны и наиболее соответствуют условиям среды антропогенно преобразованных территорий. Они определяются естественной (широтной и высотной) зональностью и степенью антропогенной трансформации среды (уровнем, характером загрязнения, фрагментацией местообитаний и синергетикой действующих факторов).

Процесс урбанизации приводит к появлению обширных территорий, специфика которых свя-

зана, как с фрагментацией некогда единых территорий естественных местообитаний, так и с формированием средового градиента (химического, температурного). Градиент абиотических параметров определяет наличие биотического градиента по структуре и составу растительных и животных сообществ.

Амфибии уникальный объект для экологических исследований, т.к. являясь первичноводными животными, выступают связующим звеном между пресноводными и наземными экосистемами суши. Весь процесс развития земноводных, от зиготы до дефинитивного облика, протекает во внешней среде и в значительной мере зависит от абиотических факторов. Общий план строения высших позвоночных и амфибий делает их незаменимыми при оценке здоровья среды и экстраполяции данных для понимания отдаленных последствий этих изменений для человека.

Материал собран в 26 местообитаниях амфибий на территории городской агломерации Екатеринбурга и в 23 км от нее в период с 1977 по 2013 г. Для проведения сравнительного анализа на основании литературных [14, 15, 16] и оригинальных данных разработана типизация городских ландшафтов [3]. В пределах крупного промышленного города выделены четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных. Зональная принадлежность конкретного местообитания определяется главным образом его топографическим положением, а степенью суммарной антропогенной трансформированности данного участка территории [8].

I зона. Центральная часть города с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы. В данной зоне амфибии отсутствуют.

II зона. Районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, пустырями, участка-

ми с открытыми почвами, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности.

III зона. Малоэтажная застройка, в основном районы, занятые домами частного сектора с садами и огородами, пустыри, парки. Нередко биотопы этой зоны примыкают к лесопаркам.

IV зона. Лесопарковый пояс города. Местобитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки.

В качестве контрольного была выбрана лесная территория в 23 км от г. Екатеринбурга, населенная сибирским углозубом, обыкновенным тритоном, серой жабой и остромордой лягушкой.

Ландшафтная типизация подтверждена гидрохимическими анализами нерестовых водоемов за период с 1980 по 2013 г. Пробы отбирали в период икрометания и во время метаморфоза. Анализы выполнены в Институте водного хозяйства и охраны водных ресурсов в Екатеринбурге проанализированы воду в 1980-81 и 1987-1989 гг., в Уральском научно-исследовательском институте водных биоресурсов и аквакультуры, в 2003-2008 гг., а также в лаборатории физико-химических анализов, Уральского государственного горного университета в 2009-2013 годах. Осуществлялся контроль за динамикой температурного режима водоемов (температура измерялась ртутным термометром с ценой деления 0,5°C). В анализе использованы многолетние (1977 - 2013 гг.) данные по качественным особенностям морфологии 5 видов амфибий (*Salamandrella keyserlingii*, *Lissotriton vulgaris*, *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *Pelobates ridibundus*; всего 29162 экз.) на территории естественных и антропогенных ландшафтов Урала. Также изучалось питание *P. ridibundus* и *R. arvalis* на урбанизированной территории. Одновременно проводились учеты численности почвенных беспозвоночных. При каждом учете брали 6 кернов почвы площадью 0,045 м<sup>2</sup> и толщиной 0,05 м.

В зависимости от уровня изменений (от начального до существенного), происходящих в градиенте урбанизации, стадийные сообщества отличаются по видовому богатству, сложности, согласованности и соотношению в них основных функциональных блоков.

Проведена оценка влияния особенностей среды на видовой состав, структуру сообществ и фенооблик популяций через специфику функциональных взаимосвязей на разных иерархических уровнях организации.

1. Изменение видового состава и пространственной структуры сообществ и популяций (общее сокращение численности, исчезновение стено-топных видов, фрагментация местообитаний и инсуляризация сплошных ареалов, разрушение и трансформация коэволюционных связей, появление видов-вселенцев, изменение трофических связей за счет преобразований основной триады: продуценты – консументы - редуценты).

Доля микроартропод, среди которых доля редуцентов – коллембол, играющих важную роль в почвообразовательных процессах, заметно выше в городских биоценозах (11,4-34,3% против 11,1-13,2%). Напротив, гамма-клетей больше в лесных сообществах – 37,2-57,9 против 13,1-28,4 в урбаноценозах. В лесных сообществах с этими компонентами биогеоценоза связаны сеголетки остромордой лягушки в начальный период наземной жизни в питании которых присутствует 11,3-14,2% коллембол и 11,7-24,3% клещей. На урбанизированных территориях эти величины составляют 4,7-28,5% и 4,2-14,2% соответственно. В условиях городских экосистем происходит постоянная аккумуляция минеральных и органических веществ, что обуславливает важную роль минерализующих мертвую органику организмов-деструкторов. В то же время потребление фитофагов сеголетками *R. arvalis* на селитебных территориях составляет 30,8 – 51,2% против 28,1-32,2% в лесных биоценозах.

Распространение озерной лягушки за пределы естественного ареала на восточном склоне Среднего Урала стало возможно исключительно благодаря хозяйственно-производственной деятельности человека и наличию связанных с ней локальных термальных аномалий. Первое размножение вида-вселенца - озерной лягушки - было отмечено в 1980 году и ранее происходило не каждый год - за 37 лет наблюдений – 28 раз. Включение вида-вселенца - озерной лягушки в структуру водных и околоводных сообществ, привело к возникновению новых трофических связей между наземными и водными экосистемами, т.к. доля водных форм в пищевом спектре сеголеток *P. ridibundus* может достигать 22%. В спектре питания взрослых озерных лягушек на урбанизированных территориях отмечены позвоночные (рыба, грызуны, насекомоядные, птицы, отмечен канибализм).

С появлением еще одного инвазивного вида (ротана - *Perccottus glenii* – угрожающего воспроизводству амфибий [17]) на территории 2-х городских лесопарков (Калиновские разрезы и парк Лесоводов России) связано исчезновение с 2008 года части нерестилищ сибирского углозуба.

Анализ распространения травяной лягушки (наиболее приуроченного к водной среде вида местных бесхвостых амфибий показал, что *P. ridibundus* отмечена в тех же местообитаниях, где встречалась или встречается *R. temporaria*, исчезающая последние десятилетия из антропогенно преобразованных ландшафтов.

2. Состояние репродуктивных параметров (состояние репродуктивных органов, качество гамет, плодовитость, жизнеспособность яиц и зигот, выживаемость потомства, демографическая стратегия).

Встречаемость гермафродитных особей [1] и аномальной икры и кладок амфибий составляет

доли процента, но сам факт их появления в городских популяциях свидетельствует о негативных изменениях в репродуктивных органах животных. Так, нами [4, 5, 6, 7, 8, 9, 22] отмечен ряд аномалий икры и кладок амфибий: 1 - множественное яйцо (в одной белковой оболочке находится 2-5 яиц); 2 - «четочные» яйца (яйца в кладке соприкасаются, располагаясь тяжами, и не имеют индивидуальных белковых оболочек); 3 - депигментированные (альбинистические яйца [19]); 4 - яйцо с кровью (зародыш в яйце окружен кровавой пленкой); 5 - редуцированные по размеру яйца (яйца в кладке сморщены, аномально малы и не развиваются); 6 - диспергированное вещество яйца (вещество яйца диффузно равномерно распределено в пределах наружной гелевой оболочки); 7 - кладки с аномально низким числом яиц; 8 - икринка без яйца (состоит из внешней гелевой оболочки и внутренней мембраны эмбриона); 9 - «пустые» кладки (полностью состоящие из икринок без эмбрионов или с аномально низким их количеством, см. п. 8); 10 - асимметричные кладки [2] у сибирского углозуба.

3. Качественные параметры новой генерации (уровень гомозиготности, структура популяционного полиморфизма, количественные и качественные параметры фенотипа).

Хорошим маркером степени гомозиготности популяции является депигментация радужины (обусловленная рецессивной мутацией [20], которая свидетельствует о наличии инбридинговой депрессии в городских популяциях и интенсивности мутационного процесса [10]. Ее частота в городских популяциях остромордой лягушки существенно выше ( $\chi^2=28,9$ ;  $p<<0,001$ ) чем в лесной популяции – 1,62 % и 0,39 % соответственно.

Сравнение ряда экофизиологических особенностей 4-х видов семейства Ranidae (озерной, травяной, остромордой, сибирской лягушек) показало, что ряд таких видовых особенностей, как различия в широте распространения (толерантность, эвритопность) обусловлен сходством и различием в полиморфизме, за которым стоит число инвариантных блоков (1 или 2), лежащих в его основе и определяющих специфику вариантов физиологических параметров, которые могут быть сходны или гомологичны у разных видов при близости их наследственной основы [11]. Высокие температуры и наличие сероводорода в воде городских водоемов, связанное с большим количеством органики, вызывает снижение концентраций растворенного кислорода и лишает такие виды как травяная и сибирская лягушка пригодных для зимовки мест. По нашим данным, чувствительность к антропогенной трансформации среды растет в ряду от озерной лягушки к травяной и сибирской. Высокие концентрации гемоглобина в крови таких видов, как травяная лягушка (табл. 1) не являются параметром, обеспечивающим преимущество в условиях химического и

теплогового загрязнения [12]. Это обеспечивает *P. ridibundus* преадаптивное преимущество в условиях повышенных температур и эвтрофикации и является одной из причин неконкурентного замещения озерной лягушкой исчезающих аборигенных видов.

Таблица 1. Содержание гемоглобина в крови взрослых половозрелых животных

Вид	Концентрация гемоглобина (г/дл)	N
<i>P. ridibundus</i>	8,4±0,40	19
<i>R. arvalis</i>	8,6±0,22	62
<i>R. temporaria</i>	9,4±0,39	20
<i>R. amurensis</i>	10,5±0,53	11

Стабильность процессов морфогенеза амфибий - важный параметр среди критериев, характеризующих качество среды обитания. Любые исследования, использующие земноводных в качестве объектов мониторинга за состоянием среды, должны включать целый ряд различных методов, отработанных для соответствующего вида и учитывать традиционные способы оценки стабильности онтогенеза, которые обеспечивают более точную оценку степени преобразования окружающей среды, чем это позволяет флуктуирующая асимметрия. Видоспецифической особенностью для обыкновенного тритона является рост доли поли- и клинодактилии у взрослых особей на урбанизированной территории, что по-видимому связано с аномальной регенерацией в условиях загрязнения. Для сибирского углозуба характерна редукция дистальных элементов конечностей, выражающаяся в син- и олигодактилии.

Изучение специфики процессов формообразования в условиях антропогенной трансформации среды на примере особенностей изменчивости скелета сеголеток трех видов бесхвостых амфибий (*R. arvalis*, *R. temporaria*, *P. ridibundus*) и оценка ее специфики в зависимости от видовой принадлежности и в градиенте антропогенной трансформации среды позволила установить ряд закономерностей. Для каждого из изученных видов отмечены варианты девиаций, характерные лишь для урбанизированных (или селитебных в случае *P. ridibundus*) территорий. Так, у *R. arvalis* это асимметрия поперечных отростков позвонка и эктродактилия, у *R. temporaria* - брахицефалия, мандибулярная гипоплазия и асимметрия поперечных отростков позвонка, а у *P. ridibundus* - олиго- и клинодактилия.

Основной вклад в скелетные девиации у всех видов определяется аномалиями осевого скелета). Сравнимые виды имеют низкую долю аномалий периферического скелета – она не отличается у остромордой и травяной лягушек – 3% и несколько ниже у озерной лягушки – 2,2. Встречаемость отклонений осевого скелета убывает в соответствии с общей встречаемостью аномалий и аномальных особей в целом - наибольшая у *R.*

*arvalis* (41,5%), почти вдвое ниже у *P. ridibundus* – 21,4 и вчетверо меньше у *R. temporaria* – 9,0%. Для урбанизированных территорий максимальная доля аномалий осевого скелета у остромордой лягушки приходится на лесопарковую зону (49,2%) что, по-видимому, обусловлена влиянием цист трематод в сочетании с загрязнением и эвтрофикацией водоемов.

В условиях урбанизации, отмечается широкий и уникальный спектр внешних девиаций, часто содержащий высокую долю необычно пигментированных форм, выходящих за рамки «дикого» типа. Так, у сеголеток *R. arvalis* в зоне многоэтажной застройки пигментные отклонения составляют 73,6% от общего числа аномалий, а в загородной популяции – 42,5% ( $p < 0,05$ ). Установлена высокодостоверная скоррелированность ( $R=0,98$ ;  $F=44,3$ ;  $p=0,02$ ) встречаемости внешних отклонений у сеголеток *R. arvalis* с минерализацией нерестовых водоемов.

Морфооблик популяций, претерпевших процесс так называемой синурбизации, обладает существенной спецификой. Спектр морфологических отклонений имеет генетическую основу и заложен в норму реакции (у одних видов он уже, у других – шире), что свидетельствует об экологической пластичности вида.

Различия между потенциальным и реализованным спектрами скелетных девиаций тем больше, чем ниже пластичность, толерантность и соответственно, выживаемость особей новой генерации в ходе развития. Элиминацией части генерации во многом определяется разнообразие и встречаемость девиантных форм скелета метаморфизирующих сеголеток. Уровень смертности, определяемый особенностями репродуктивной стратегии каждого из видов, оказывают влияние на спектр и частоту девиантных форм скелета амфибий в природных популяциях. Благодаря эффекту своеобразного «экологического сита» изменчивость скелета сеголеток остромордой лягушки по качественным и количественным параметрам наиболее полно характеризует степень антропогенной трансформации среды.

4. Синергетические эффекты (температурный режим, эвтрофикация, поллютанты, паразитарные инвазии, периферические инфекции и пр.).

Наличие устойчивой температурной аномалии на урбанизированной территории сопровождается рядом периодических и непериодических феноменов. Поллютанты и другие стрессорные антропогенные воздействия, действуя синергически, могут приводить к ослаблению иммунной системы амфибий, таким образом, делая животное более уязвимым по отношению к заболеваниям, микробным инфекциям и паразитарным инвазиям [18, 21].

Вероятно, именно результатом сочетанного действия изменения температурного режима (табл. 2, 3), эвтрофикации, загрязнения, являются периодические пики паразитарных инвазий у се-

голеток остромордой лягушки в популяциях лесопарковой зоны города.

**Таблица 2.** Среднемесячные температуры начальных этапов развития амфибий в градиенте урбанизации (суммарно за 1977 – 2013 гг.)

Зона	Средняя температура воды (°C)	N
II	14,7±0,28	265
III	13,5±0,25	338
IV	11,7±0,23	392
K	11,7±0,33	194

**Таблица 3.** Среднемесячные температуры начальных этапов развития амфибий в градиенте урбанизации (суммарно за 1998 – 2007 гг.)

Зона	Средняя температура воды (°C)	N
II	13,9±0,41	102
III	13,1±0,28	230
IV	12,4±0,32	173
K	10,7±0,43	95

Вклад паразитарной инвазии церкариями трематоды *Holostephanus volgensis* в формирование девиантных форм скелета сеголеток остромордой лягушки составляет 69,2% в лесопарковой зоне и 29,2% в лесной популяции. Т.е., несмотря на сходную инвазированность лесных и лесопарковых популяций (31,2 против 28,3% соответственно) стабильность онтогенеза во втором случае ниже в 2,5 раза, что, вероятно, связано с сочетанным действием поллютантов и инцистированных метацеркарий [13].

В лесопарковой зоне города с 2000-х годов (также с момента изменения температурных параметров местообитаний) отмечаются грибковые поражения отдельных особей *S. keyserlingii*, *R. arvalis* и *P. ridibundus* с изъязвлением кожных покровов, ранавирусная инфекция. Как правило, подобные явления носят локальный и непериодический характер, что не ведет к вымиранию популяций, как это происходит в случае хитридиомикозов.

В условиях прогрессирующей урбанизации для сообществ земноводных, кроме общего сокращения численности популяций, характерно исчезновение лесных (таежных) видов, а также мономорфных видов, характеризующихся узкой нормой реакции.

Функциональные особенности складывающегося сообщества определяются разнообразием, видовым составом сообществ, полнотой и функциональной эффективностью основных блоков, составляющих триаду (продуценты, консументы, редуценты).

В условиях антропогенной трансформации среды состав сообществ определяется толерантностью, связанной с физиологическими параметрами

рами, как основой преадаптивной компоненты устойчивости, экологической пластичностью, спецификой видовой и популяционного полиморфизма, возможностью успешной реализации жизненного цикла. Адаптивный потенциал также обусловлен вариативностью важнейших жизненных стратегий (репродуктивной, пищевой, диверсификации морфогенеза).

Формирующийся градиент условий, в зависимости от степени урбанизации, определенным образом профилирует видовой состав, функциональные взаимосвязи основных компонентов урбоценозов и морфооблик популяций.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Байтмирова Е.А., Вершинин В.Л. Оценка оплодотворяющей способности сперматозоидов и случай гермафродитизма у озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*, Pallas, 1771) в условиях антропогенно-измененных ландшафтов // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды: материалы междунар. Школы-конф., Екатеринбург, 23-26 сентября, 2013 г. / [под общ. ред. В.Л. Вершинина, А. Дюбуа, К.Хенле, М.Пуки]. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2014. С. 6-12.
2. Басарукин А.М., Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на острове Сахалин // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1984. Т.124. С. 12-54.
3. Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1980. С. 5-6.
4. Вершинин В.Л. Изменчивость числа яиц в кладках сибирского углозуба в зоне рекреации // Вопросы герпетологии. Киев, 1989. С. 45-46.
5. Вершинин В.Л. Аномальные кладки амфибий на территории городской агломерации // Экология. 1990а. № 3. С. 61-66.
6. Вершинин В.Л. Уровень рекреационной нагрузки и состояние популяций сибирского углозуба // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Свердловск: УрО АН СССР, 1990б. С.10-18.
7. Вершинин В.Л. Воздействие антропогенных факторов и охрана вида // Сибирский углозуб. Экология, поведение, охрана. Т.2. Гл.14. М.:Наука, 1995. С.191-196.
8. Вершинин В.Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий / Автореф. дис. докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 47 с.
9. Вершинин В.Л. О состоянии популяций сибирского углозуба в лесопарковом поясе Екатеринбурга // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы. Томск, 2000. Т.1. С. 88-89.
10. Вершинин В.Л. Встречаемость депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки // Экология №1. 2004. С. 69-73.
11. Вершинин В.Л., Вершинина С.Д. Сравнительный анализ содержания гемоглобина у четырех видов бесхвостых амфибий Уральской горной страны // Доклады РАН. 2013. 450, № 4. С. 488-491.
12. Вершинин В.Л., Вершинина С.Д. Физиологическое сходство морф. обусловленных гомологичными аллелями, у представителей семейства Ranidae // Успехи современной биологии. 2013. Т.113. №5. С. 516-523.
13. Вершинин В.Л., Неустроева Н.С. Роль трематодной инвазии в специфике морфогенеза скелета бесхвостых амфибий на примере *Rana arvalis* Nilsson, 1842. // Доклады РАН. 2011. Т. 440. №2. С. 279-281.
14. Гниненко Ю.И. Муравьи в населенных пунктах Урала // Проблемы промышленных городов Урала. Свердловск, 1975. С. 49-50.
15. Мильков Н.Ф. Человек и ландшафты / М.: Мысль, 1973. 224 с.
16. Мильков Н.Ф. Рукотворные ландшафты / М.: Мысль, 1978. С. 83-85.
17. Решетников А.Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Percottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Ж. общ. биол. 2001. Т.62. №4. С. 352-361.
18. Blaustein A.R., Johnson P.T.J. Explaining Frog Deformities // Scientific American. 2003. Vol. 288, № 2. P. 60-65.
19. Brigitte B. Temporärer Albinismus bei der Erdkröte (*Bufo bufo*) // Z. Feldherpetol. 1997. V. 4, № 1-2. S. 212-214.
20. Rostand J. Sur l'anomalie "iris brun" chez *Rana esculenta* L. // C. r. Acad. Sci. 1953. V.237. P. 762-764.
21. Szuroczki D., Richardson J.M.L. The role of trematode parasites in larval anuran communities: an aquatic ecologist's guide to the major players // Oecologia. 2009. Vol. 161. P. 371-385.
22. Vershinin V.L. Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas // Ecological specificity of amphibian populations. Advances in amphibian research in the former Soviet Union. Volume 7. Pensoft Publishers. Moscow-Sophia, 2002. P.1-161.

### FUNCTIONAL SPECIFIC OF AMPHIBIAN POPULATIONS IN URBANISTIC GRADIENT

© 2014 V.L. Vershinin<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg,

<sup>2</sup> Ural Federal University, Ekaterinburg

The article analyzes long-term data on the functional ecology of amphibian's communities in the gradient of the urbanized environment. Evaluated some functional parameters characterizing the stability of the biota at different hierarchical levels of organization (individuals, populations, communities). Estimated preadaptive value of the physiological background of population polymorphism, a number of the trophic links features in urbosenosis role of reproductive features in the processes of morphogenesis diversification, synergistic effects.

**Key words:** urbanization, amphibian, functional specific, ecophysiology, morphogenesis, life strategy.