

Задача физиологической экологии, или экофизиологии, — определить, как организмы функционируют в физических условиях их местообитания, как они адаптируются к этим условиям, как на них реагируют и как используют. Специалистов, занимающихся физиологической экологией, интересуют прежде всего те непосредственные функциональные и поведенческие механизмы, с помощью которых организмы взаимодействуют со своим абиотическим окружением. Совершенно очевидно, что физиологические механизмы должны соответствовать тем экологическим условиям, в которых существует организм, а взаимные ограничения, накладываемые на организм особенностями его физиологии и экологии, приводят к тому, что физиология и экология организмов оказываются в процессе эволюции тесно взаимосвязанными.

Одно из центральных понятий физиологии — *гомеостаз*, или поддержание относительно стабильного внутреннего состояния организма в широком диапазоне меняющихся условий окружающей среды. Гомеостаз достигается не только за счет физиологических механизмов, но также и с помощью соответствующих поведенческих реакций. Примером может служить терморегуляция, позволяющая организмам поддерживать довольно постоянную температуру тела при значительной вариабельности температуры окружающей среды. Следует заметить, однако, что гомеостаз никогда не бывает совершенно идеальным. В процессе эволюции развились самые разнообразные гомеостатические механизмы, в том числе такие, которые сглаживают существующие во внешней среде колебания влажности, интенсивности освещения, концентрации ионов водорода (рН), содержания различных веществ, например солей, и т. д. Эффективно сглаживая пространственную и временную изменчивость физической среды, гомеостаз позволяет организмам существовать и быть активными в пределах очень широкого диапазона внешних условий, увеличивая тем самым их приспособленность. Предмет экологической физиологии чрезвычайно обширен; ссылки на основную литературу приведены в конце этой главы.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ОПТИМУМ И КРИВЫЕ ТОЛЕРАНТНОСТИ

Физиологические процессы при различных условиях протекают с разными скоростями. Скорости большинства процессов, в том

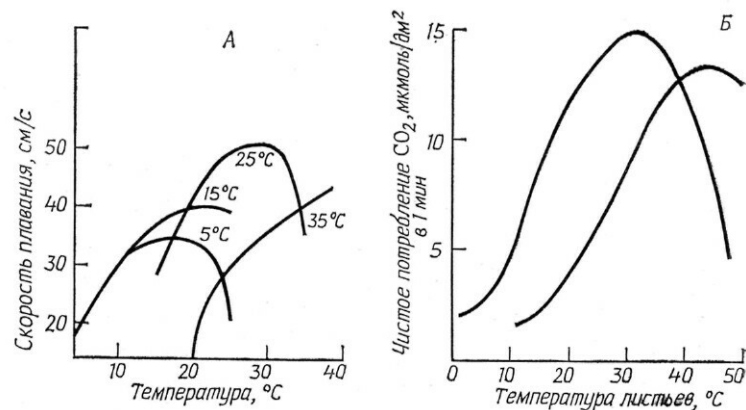


Рис. 4.1. Интенсивность двух физиологических процессов в зависимости от температуры. А. Скорость плавания золотой рыбки у особей, акклимированных к разным температурным условиям (температуры акклимации указаны около кривых). Заметно, что в большинстве случаев максимальная скорость отмечается при той температуре, к которой данные особи были акклимированы. (Из Ricklefs, 1973 по Fry, Hart, 1948.) Б. Интенсивность фотосинтеза в зависимости от температуры листьев у *Artiplex lentiformis* из двух разных местообитаний. (Из Mooney, Bjorkman, Berry, 1975.)

числе и таких, как движение и фотосинтез, зависят от температуры (рис. 4.1). Скорости других процессов изменяются в зависимости от концентрации различных веществ, например воды, двуокиси углерода, азота или ионов водорода (рН). Кривые интенсивности, этих процессов, известные также под названием *кривых толерантности* (Shelford, 1913b), обычно унимодальны и имеют форму колокола, вершина которого отвечает условиям, оптимальным для данного процесса, а хвосты соответствуют *пределам толерантности*. Для некоторых особей и видов характерны очень острые пики кривых толерантности, иллюстрирующие узкий ее диапазон, тогда как другим свойственны плавные кривые, соответствующие широкому диапазону толерантности. Широкие диапазоны толерантности обычно обозначают приставкой «эври-» (эвритермный, эвригалинный и т. д.), а узкие — приставкой «стено-» (например, стенофаг и т. д.). Сходным образом можно рассматривать использование организмами ресурсов окружающей среды, например пищи или разных микроместообитаний, а успех использования этих ресурсов оценивать количественно в понятиях выживаемости, рождаемости, эффективности добывания пищи и приспособленности.

Иногда в течение жизни особи кривые ее толерантности можно изменить, помещая особь в различные внешние условия. Кратковременные изменения физиологического оптимума называют *аккламацией* или акклиматизацией (рис. 4.1). В эволюционном масштабе кривые толерантности должны отчасти изменяться

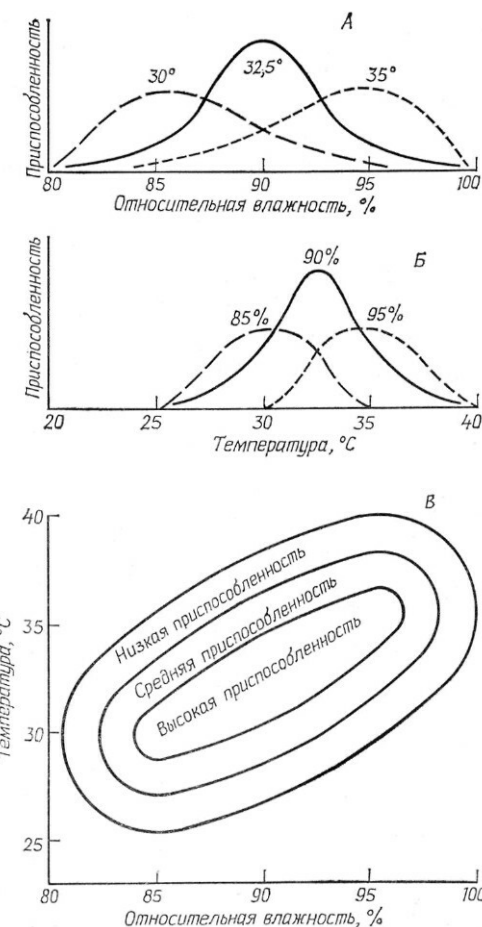


Рис. 4.2. Гипотетические кривые, показывающие, как взаимодействуют две переменные, определяя приспособленность организма. При экстремальных значениях как температуры, так и влажности приспособленность снижается, а диапазон толерантности по отношению к влажности уже при экстремальных температурах, чем при промежуточных.

(Brown, Feldmeth, 1971) по мере того, как естественный отбор приводит их в соответствие с изменившимися внешними условиями. Однако об эволюции толерантности пока известно очень мало, и большинство исследователей просто констатируют тот диапазон условий, в которых может существовать или которые может использовать тот или иной "конкретный организм. Зачастую кривые толерантности просто принимают как нечто данное и неизменное и не рассматривают экологические и эволюционные силы, которые их сформировали.

Интенсивность каких-либо процессов или их толерантность часто оказывается чувствительной к двум или большему числу факторов окружающей среды. Например, приспособленность некоего гипотетического организма к разным микроместообитаниям может зависеть от относительной влажности (или дефицита водя-

ных паров) подобно тому, как это показано на рис. 4.2, *А*. Предположим, что приспособленность данного организма варьирует также вдоль градиента температуры (рис. 4.2, *Б*). На рис. 4.2, *В* показана зависимость изменения приспособленности сразу от двух переменных — влажности и температуры (третья ось — ось приспособленности не показана на рисунке, хотя она и подразумевается). Размах температурных колебаний, выдерживаемых организмом при очень низкой и очень высокой влажности, уже, чем при промежуточных, более оптимальных ее значениях. Сходным образом диапазон толерантности данного организма в отношении влажности при крайних значениях температуры уже, чем при более близких к оптимуму. Температурный оптимум организма зависит от условий влажности, и наоборот. Приспособленность достигает своего максимума при промежуточных значениях температуры и влажности. Следовательно, в данном примере толерантность организмов к температуре и толерантность к относительной влажности взаимосвязаны. Концепция единственного фиксированного оптимума представляет собой артефакт, обусловленный тем, что в каждый конкретный момент времени рассматривают только одно измерение окружающей среды.

ЭНЕРГЕТИКА МЕТАБОЛИЗМА И ДВИЖЕНИЯ

Общее количество энергии, необходимое организму в единицу времени для поддержания своего существования, возрастает с увеличением веса тела (рис. 4.3). Однако, поскольку у мелких животных отношение поверхности тела к объему довольно велико, они обычно характеризуются значительно более высокой интенсивностью обмена и соответственно большими потребностями в энергии *на единицу веса тела*, чем крупные животные (рис. 4.4). Животные, поддерживающие внутреннюю температуру тела на относительно постоянном уровне, называются *гомойотермными*, а животные, у которых внутренняя температура тела широко варьирует в зависимости от температуры окружающей среды, — *пойкилотермными*. Эти два термина иногда путают с двумя другими, также употребляемыми терминами. Любой организм, получающий свое тепло из наружной среды, называют *эктотермным*, а организм, производящий большую часть собственного тепла в результате протекающего в его теле окислительного метаболизма, называется *эндотермным*. Все растения и подавляющее большинство животных относятся к эктотермным организмам, а настоящие эндотермные организмы — только птицы и млекопитающие, но даже среди них многие в определенный период являются эктотермными. Существуют такие пойкилотермные животные (крупные пресмыкающиеся и некоторые быстро плавающие рыбы, например тунец), которые временами, по крайней мере частично, становятся эндотермными. Некоторые эктотермные животные (многие ящерицы и

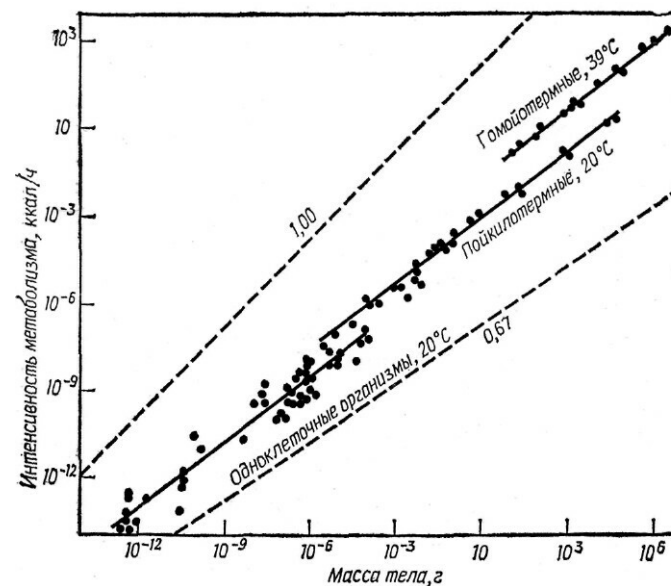


Рис. 4.3. Интенсивность метаболизма у различных организмов разных размеров (логарифмические шкалы по обеим осям). Видно, что общее потребление кислорода возрастает с увеличением размеров тела. (Из Schmidt-Nielsen, 1975.)

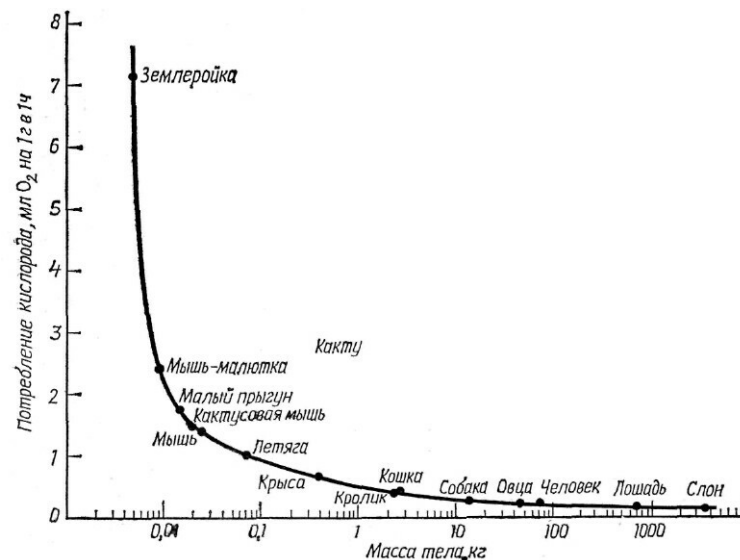


Рис. 4.4. Интенсивность потребления кислорода на единицу массы тела (логарифмическая шкала) для обширной выборки млекопитающих разного размера. (Из Schmidt-Nielsen, 1975.)

летающие насекомые умеренной зоны), находясь в активном состоянии, довольно эффективно регулируют температуру тела при помощи поведенческих реакций. Таким образом, эктотермные организмы иногда могут быть гомойотермными. Температура тела у находящихся в активном состоянии шмеля или пустынной ящерицы может достигать такой же величины, как у птицы или млекопитающего (и следовательно, употребляемые неспециалистами термины «теплокровные» и «холоднокровные» лишь вводят в заблуждение и поэтому должны быть отброшены). Поскольку для поддержания постоянной температуры тела требуется энергия, эндотермные животные характеризуются более высокой интенсивностью обмена и большими потребностями в энергии, чем эктотермные животные такого же веса. Существует четко выраженный нижний предел размеров тела для эндотермных животных, близкий к размерам мелкого колибри или мелкой землеройки (2–3 г). В самом деле, и колибри и землеройки характеризуются необычайно высокой интенсивностью обмена и вследствие этого довольно «рискованными» энергетическими соотношениями, ставящими их в тесную зависимость от постоянного снабжения энергетически полноценной пищей. Мелкие колибри могли бы умереть от голода во время холодных ночей, если бы температура их тела не снижалась и они не впадали бы в состояние оцепенения.

Размер тела, рацион и движение сложным образом взаимосвязаны с энергетикой обмена. Для поддержания своего существования крупным животным требуется большее количество веще-

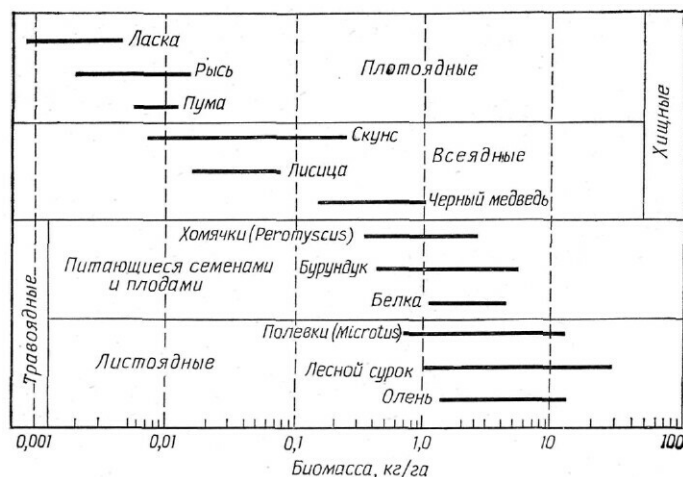


Рис. 4.5. Биомасса (в кг/га) различных млекопитающих, ранжированных в соответствии с типом их питания. Хотя размеры млекопитающих изменяются в пределах класса на пять порядков, различия между видами, потребляющими сходную пищу, значительно меньше. Плотность плотоядных и всеядных во много раз меньше, чем травоядных. (Из Odum, 1959 по Mohr, 1940.)

ства и энергии, чем мелким, и чтобы получить это количество, они вынуждены перемещаться по более обширным пространствам, чем потребляющие сходную пищу животные небольших размеров. Характер питания также влияет на передвижение животного и величину используемой им территории. Поскольку пища травоядных животных, поедающих зеленые части растений (тех, которые пасутся, объедая траву или ошипывая листья с деревьев), обычно имеется в избытке, они, как правило, не занимают большие территории. В отличие от них хищники и те травоядные, которые вынуждены искать свою пищу (например, питающиеся семенами и плодами), часто тратят много времени и энергии на поиски, перемещаясь при этом по большим пространствам. Мак-Нэб (McNab, 1963) назвал первую группу животных «жнецами», а вторую — «охотниками». «Жнецы» обычно используют пищу, имеющуюся в изобилии, а «охотники» специализированы на добывании более редкой пищи. «Охотники», как правило, территориальны, тогда как «жнецы» редко защищают свою территорию. «Жнецы» и «охотники» не образуют дискретных групп, а связаны на самом деле постепенным переходом (рис. 4.5). Животное, ошипывающее листья с какого-либо редкого дерева, с большим основанием может быть отнесено к «охотникам», чем животное, питающееся семенами какого-нибудь обычного растения. Однако подобные промежуточные типы настолько редки, что в большинстве случаев упомянутое разделение следует считать весьма полезным для различных целей. На рис. 4.6 показана корреляция между величиной территории и весом тела для различных видов млекопитающих, разделенных на «жнецов» и «охотников». Аналогичные линии регрессии, но с разным угловым коэффициентом и (или) свободным членом были получены для птиц и ящериц (Schoener, 1968b; Turner, Jennrich, Weintraub, 1969). Очень подвижные животные, например птицы, обычно перемещаются по большим территориям, чем менее подвижные, например наземные млекопитающие и ящерицы. В районах низкой продуктивности, таких, как пустыни, животные, для того чтобы найти достаточное количество пищи, как правило, вынуждены передвигаться по большим пространствам, чем в районах высокопродуктивных. Обширные индивидуальные участки или территории обычно способствуют поддержанию низкой плотности, которая в свою очередь заметно ограничивает возможности развития общественного образа жизни. Последнее обстоятельство особо подчеркивает Мак-Нэб (McNab, 1963), указывая, что сложное общественное поведение обычно появляется в процессе эволюции у «жнецов» и (или) у исключительно подвижных «охотников».

Метаболическая стоимость движения зависит как от его способа, так и от размера тела животного. Цена перемещения единицы веса тела на некоторое стандартное расстояние для крупных животных в действительности меньше, чем для мелких (рис. 4.7).

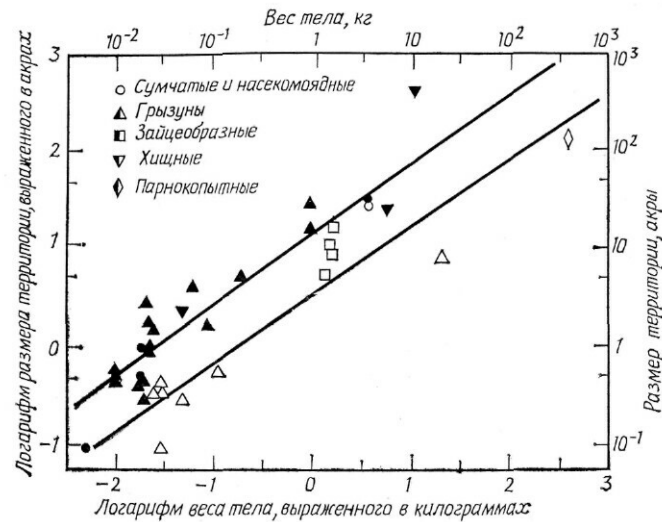


Рис. 4.6. Сопоставление (в логарифмических масштабах) среднего размера территории, занимаемой видом, с его средним весом для ряда млекопитающих, разделенных на «жнецов» (светлые условные знаки и нижняя линия регрессии) и «охотников» (темные условные знаки и верхняя линия регрессии). (Из McNab, 1963.)

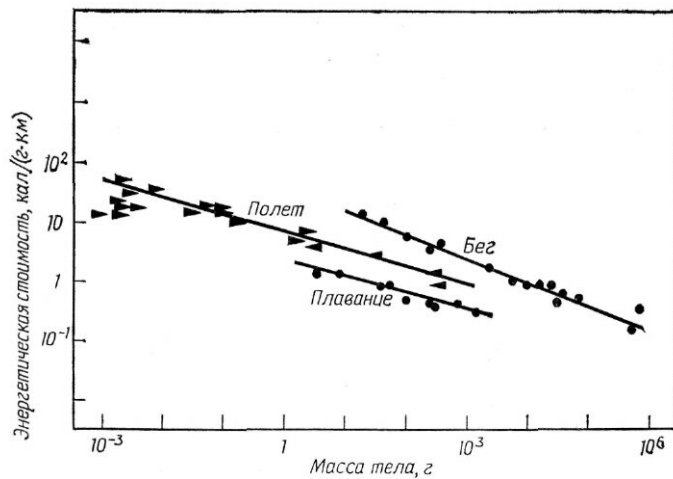


Рис. 4.7. Сравнение энергетической стоимости перемещения единицы веса тела на 1 км при различных способах передвижения. (Из Schmidt-Nielsen, 1975.)

Передвижение по суше требует наибольших затрат, полет характеризуется некоторой средней величиной энергетических затрат, а плавание при условии удлинённой веретеновидной формы тела и нейтральной плавучести наиболее экономично (рис. 4.7).

Физиологи обнаружили множество корреляций между изменениями органов и особенностями метаболизма. Например, у млекопитающих, сильно различающихся по своим размерам, вес сердца всегда составляет около 0,6% общего веса тела, а на объем крови почти неизменно приходится 5,5% массы тела (так как степень развития этих систем органов прямо пропорциональна размеру). Другие физиологические параметры, например площадь поверхности легких у млекопитающих, непосредственно зависят от интенсивности обмена, а не от размеров. Однако объем некоторых органов, например почек или печени, прямо не связан ни с размером тела, ни с интенсивностью обмена (Schmidt-Nielsen, 1975). Подобные «физиологические правила», очевидно, диктуют возможные пути для физиологических изменений, накладывая определенные ограничения на возможные экологические адаптации.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БЮДЖЕТ И ПРИНЦИП ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ

Каждый организм располагает определенным ограниченным количеством доступной энергии, которую он может израсходовать на рост, поддержание обмена и размножение. То, каким образом организм подразделяет эту энергию и другие ресурсы для удовлетворения разных, противоречащих друг другу потребностей, представляет для исследователя чрезвычайный интерес, поскольку знание такого подразделения помогает полнее понять проблему взаимоотношения организма с окружающей средой. Кроме того, поскольку любой организм имеет конечный энергетический бюджет, его способность к регуляции и гомеостазу жестко ограничена. Организмы, доведенные до стрессового состояния действием какого-либо фактора, способны выдержать меньший диапазон изменений других факторов (см. рис. 4.2). На разнообразные кривые толерантности или кривые интенсивности физиологических процессов, по-видимому, накладываются определенные ограничения (Levins, 1968). Так, например, их ширина (дисперсия) обычно не может увеличиваться без одновременного уменьшения их высоты и наоборот. Это полезное понятие выменивания, известное как принцип подразделения (allocation), может помочь в понимании и интерпретации многочисленных экологических явлений.

В качестве примера, иллюстрирующего принцип подразделения, представьте себе животное некоторого размера с ротовым аппаратом определенного строения. Часть имеющегося набора жертв является для данного животного оптимальной, а другие менее оптимальны, поскольку они слишком велики или слишком малы,

чтобы их можно было успешно поймать и проглотить. Каждое животное имеет свою «кривую использования», показывающую фактическое число жертв разного размера, съеденных в единицу времени при определенных внешних условиях. В идеализированной абсолютно стабильной и бесконечно продуктивной среде для кривой использования типичен очень острый максимум (дисперсия практически равна нулю), характеризуя, таким образом, организм, использующий только самый оптимальный тип ресурсов. В действительности ограничения и изменения доступности, ресурсов как во времени, так и в пространстве приводят к образованию обычных кривых использования, имеющих определенную ширину и высоту. Согласно принципу подразделения, особь, приспособленная к питанию жертвами, размер которых широко варьирует, предположительно не будет столь эффективной в потреблении жертв постоянного промежуточного размера по сравнению с другой особью, отличающейся более специализированным питанием. Другими словами, тот, кто берется за много дел сразу, не в состоянии хорошо выполнить ни одно из них. Более подробно мы рассмотрим эту проблему в гл. 7 (с. 280—284).

АДАПТАЦИЯ И УХУДШЕНИЕ СРЕДЫ

Организмы приспособлены к выживанию и размножению в характерной для них среде. Они должны взаимодействовать с условиями внешней среды для того, чтобы нормально существовать. Адаптация может быть определена как *соответствие между организмом и его средой*. Растения и животные адаптированы к окружающей среде посредством генетических механизмов, а также посредством более гибких физиологических, поведенческих и эмбриональных механизмов. Различают инстинктивное поведение и научение. Адаптация характеризуется многими измерениями, поскольку большинство организмов должны одновременно соответствовать многим различным аспектам своего местообитания. Таким образом, адаптация организма к окружающей среде включает не только приспособление к физическим условиям, например температуре и влажности, но также и взаимодействие с конкурентами, хищниками и жертвами. Противоречивые требования этих различных компонентов среды часто вынуждают организм принимать компромиссную тактику в процессе адаптации к действию отдельных факторов. Приспособление к любому конкретному компоненту среды требует затраты определенного количества энергии, которое, следовательно, становится уже недоступным для других процессов адаптации. Присутствие хищников, например, вынуждает животных быть крайне осторожными, что в свою очередь, вероятно, уменьшает эффективность их питания и тем самым понижает их конкурентоспособность.

Организмы могут сравнительно легко приспосабливаться к хорошо предсказуемым условиям обитания даже в том случае, если последние подвержены регулярным изменениям, не достигая, однако, при этом экстремальных значений. Адаптация к непредсказуемым условиям гораздо более затруднительна, а адаптация к крайне непостоянным местообитаниям может даже оказаться просто невозможной. У многих организмов в процессе эволюции развились покоящиеся стадии, позволяющие им переживать неблагоприятные периоды, как предсказуемые, так и непредсказуемые. Хорошими примерами могут служить распространенные повсюду однолетние растения и встречающиеся в пустынных районах жаброноги. Яйца жаброногов, находясь в соленой корке высохших пустынных озер, сохраняют **жизнеспособность** в течение многих лет. Когда редкий для пустынных районов дождь заполняет водой какое-либо из этих озер, из яиц вылупляются жаброноги, которые быстро растут, достигают половозрелости и дают снова большое число яиц. Известно, что некоторые семена, возраст которых оценивается в сотни лет, еще сохраняют свою жизнеспособность и прорастают при определенных условиях. Различные изменения местообитания, вызывающие снижение общей адаптации к нему организма, обобщенно называются «ухудшением окружающей среды». Подобные изменения служат причиной направленного отбора, в результате которого происходит приспособление к новым условиям.

Простая модель адаптации к ненаправленному ухудшению внешней среды была разработана Фишером (Fisher, 1930). Он исходил из того, что ни один организм не является «совершенно адаптированным», а на свой лад и в разной степени не соответствует окружающей его среде. Однако можно себе представить идеально адаптированный организм (фактически отражающий определенную среду) и сравнивать с этим организмом реально существующие организмы. Фишер, приводя математические обоснования, оперирует бесконечным числом «измерений» для адаптации (в нашем примере для простоты рассматриваются только три). Вообразите себе пространство адаптации в трех координатах, соответствующих конкуренции, хищничеству и физическому окружению (рис. 4.8). Положению идеального, «совершенно адаптированного» организма в этом пространстве соответствует определенная точка (например, точка *Л*), а положению какого-либо конкретного организма соответствует другая точка (например, *В*), расположенная на некотором расстоянии *d* от точки совершенной адаптации. Изменение положения точки *А* соответствует изменениям в окружающей среде, приводящим, к другому оптимуму адаптации, а изменения положения точки *В* соответствуют изменениям в самих рассматриваемых организмах, например мутациям. Расстояние между двумя точками отражает степень соответствия между организмом и средой, или иначе — уровень адап-

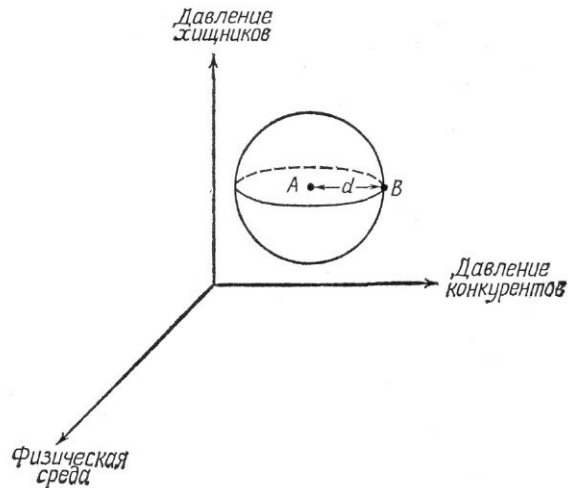


Рис. 4.8. Предложенная Фишером модель адаптации организма и ухудшения среды обитания. Точка *A* соответствует гипотетическому «идеально адаптированному» организму; реальный организм (точка *B*) никогда не адаптирован в совершенстве к своей среде и поэтому всегда располагается на схеме на некотором расстоянии *d* от точки *A*. Сферическая поверхность представляет собой геометрическое место точек, уровень адаптации которых равен уровню адаптации рассматриваемого организма. Очень незначительные ненаправленные изменения, затрагивающие или организм (точка *B*) или среду (точка *A*), могут с равной вероятностью как повысить, так и понизить уровень адаптации *a*.

тации. По мнению Фишера, существует один шанс из двух, что очень незначительные *ненаправленные* изменения, затрагивающие или организм или среду обитания, окажутся для организма полезными (т. е. сократят расстояние между *A* и *B*). Вероятность подобного улучшения связана с величиной происшедшего изменения обратной зависимостью (рис. 4.9). Очень большие перемены, касающиеся как организма, так и окружающей среды, всегда мало адаптивны, поскольку они, даже если происходят в нужном направлении, «перескакивают» через точку более оптимальной адаптации. (Конечно, есть некоторая малая вероятность того, что подобные существенные изменения во внешней среде, или «макромутации», поместят организм в совершенно новую сферу адаптации и, таким образом, поднимут его общий адаптационный уровень.) Фишер проводит здесь аналогию с настройкой микроскопа, при которой очень осторожные движения микрометрического винта в равной степени могут улучшить или ухудшить фокусировку рассматриваемого объекта, но резкие движения макрометрического винта почти наверняка выведут объект из фокуса. Можно представить себе, что организмы «следуют» за средой как в экологическом, так и в эволюционном масштабе времени, изменяясь вслед за изменениями окружающей их среды. Следовательно, если

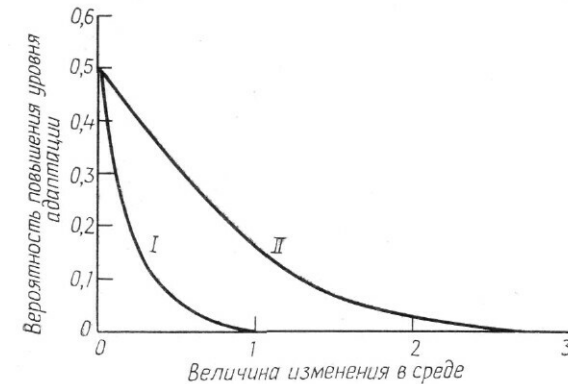


Рис. 4.9. Зависимость вероятности повышения уровня адаптации (т. е. сокращения *d*) от величины ненаправленного изменения в среде для случая большого числа переменных (измерений) среды. Кривые соответствуют двум гипотетическим организмам: высокоадаптированному специализированному (*I*), с узкой зоной толерантности, и менее адаптированному, неспециализированному (*II*), с широкой зоной толерантности и (или) с большим числом размерностей ниши. Любое случайное изменение той или иной силы с большей вероятностью вызовет повышение уровня адаптации у неспециализированного организма, чем у специализированного. (Частично заимствовано из Fisher, 1958a.)

точка *A* сдвигается из-за происходящих в среде суточных, сезонных или долгосрочных флуктуаций, точка *B* следует за ней. Подобное следование за средой может иметь физиологическую (как при акклимации), поведенческую (включая научение) и (или) генетическую (эволюционную) основу в зависимости от временного масштаба изменений, происходящих в среде.

При прочих равных условиях приспособленность отдельных организмов с узкими пределами толерантности, например хорошо адаптированных специализированных форм, при ухудшении среды обычно снижается больше, чем приспособленность организмов, менее специализированных, характеризующихся более пластичными потребностями. Таким образом, формы, более специализированные и (или) имеющие ограниченные гомеостатические возможности, не могут вынести таких крупных перемен во внешней среде, которые успешно выносят формы, неспециализированные или с более развитым гомеостазом (рис. 4.9). Организмы, адаптированные лучше (*d* меньше) и (или) адаптированные к большему числу факторов среды, способны пережить более серьезные перемены во внешней среде, чем организмы, адаптированные хуже (*d* больше) или адаптированные к меньшему числу факторов среды. Модель Фишера приложима только к *ненаправленным* изменениям в любой из частей адаптивного комплекса, например мутациям, и, возможно, к определенным колебаниям климата или другим случайным событиям. Однако, по-видимому, многие перемены во внешней

среде не случайны. Изменения других организмов, связанных с изучаемым, особенно его хищников и жертв, неизменно приводят к снижению степени соответствия организма окружающей среде и, следовательно, к ухудшению этой среды (гл. 6). Направленные изменения, затрагивающие конкурентов, могут как повысить, так и понизить общий уровень адаптации в зависимости от того, будут ли эти изменения направлены на избегание конкуренции или на усовершенствование конкурентоспособности.

ТЕПЛОВОЙ БЮДЖЕТ И ТЕРМАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Усредняя данные за достаточно продолжительный период времени, нетрудно убедиться, что количество тепла, получаемое организмом, точно уравновешено количеством тепла, отдаваемым в окружающую среду; если бы этого не происходило, то растение или животное должно либо перегреться, либо охладиться (рис. 4.10). Тепловой бюджет тесным образом связан с энергетическим бюджетом, а поддержание теплового баланса организма, находящегося в условиях непостоянной внешней среды, требует выработки очень разнообразных адаптаций. В разное время суток температура окружающей среды может изменяться, будучи то слишком холодной, то слишком теплой по сравнению с оптимальной для данного конкретного организма. Животные, обитающие в жарких пустынях, должны избегать перегрева, и, следовательно, они должны быть способны эффективно рассеивать тепло и сокращать тепловые нагрузки до минимально возможных. Животные более холодных мест (например, больших высот или полярных районов), напротив, вынуждены избегать переохлаждения, и в процессе эволюции они выработали эффективные средства удержания тепла, например теплоизоляцию (жировую прослойку, перья или мех), которая уменьшает скорость теплообмена организма с внешней средой.

Как мы уже знаем из предыдущих глав, температура среды в отдельных точках земного шара колеблется по-разному как в течение суток, так и в зависимости от времени года. Если нет тенденций к долгосрочному потеплению или похолоданию, то среднегодовая температура в любой точке земли остается из года в год довольно постоянной. Напомним, однако, что диапазон колебаний средних годовых температур в высоких широтах значительно больше, чем в районе экватора (см. табл. 2.1). Животное может уравновесить свой годовой тепловой бюджет, просто позволяя температуре тела следовать за изменениями температуры окружающей среды и оказываясь, таким образом, *пассивным терморегулятором* (рис. 4.11 и 4.12). Очевидно, что это животное является также эктотермным. Другой крайний случай — поддержание абсолютно постоянной температуры тела при помощи физиологических и (или) поведенческих механизмов, которые способствуют рассеиванию

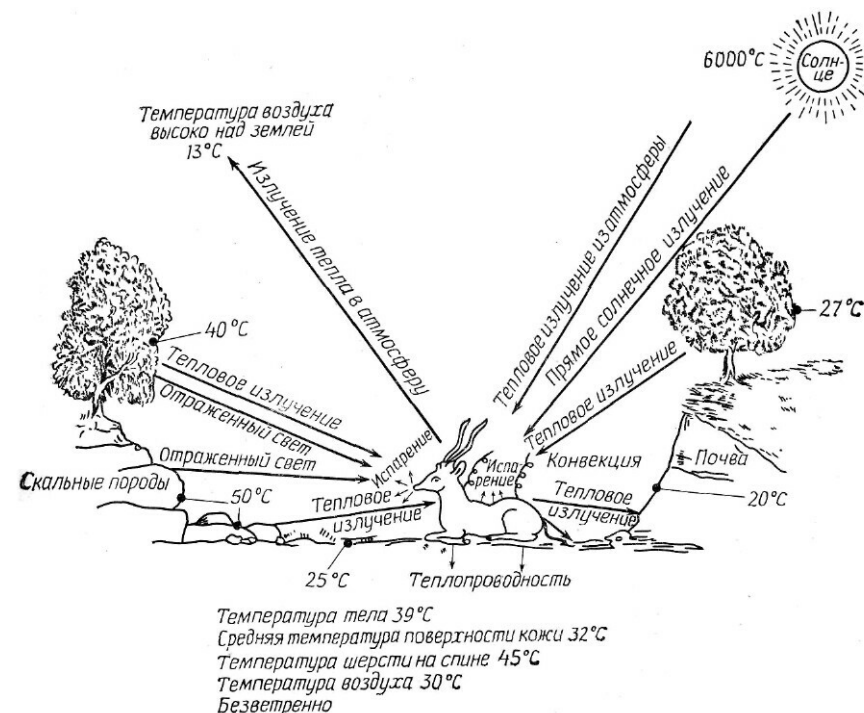


Рис. 4.10. Схема различных путей получения животным тепловой энергии из среды и ее потерь в умеренно-теплых температурных условиях. Обмен теплом между животным и средой примерно пропорционален величине поверхности тела; поскольку мелкие животные характеризуются более высоким отношением поверхности тела к его массе, они соответственно продуцируют и теряют сравнительно больше тепла, чем крупные. (Из Bartholomew, 1972. In: M. S. Gordon (ed.). *Animal Physiology: Principles and Adaptations*. Copyright 1972 by The Macmillan Co., Inc.)

избыточного тепла (или его избеганию) в теплые периоды и удержанию (или выработке) тепла в холодные. У эндотермных животных в холодное время года потребление энергии часто увеличивается, а для того чтобы покрыть возросшие тепловые потери, животные интенсифицируют обменные процессы, что приводит к повышенной теплопродукции. Животные, точно регулирующие температуру тела, являются *активными терморегуляторами* (или, иначе, гомойотермными). Напомним, что регулировать температуру могут как эндотермные, как и эктотермные животные. Конечно, абсолютный конформизм в отношении к температуре и совершенная регуляция связаны между собой промежуточными типами регуляции. Напомним еще раз, что гомеостаз никогда не бывает полным. Совершенно очевидно, что развитие регуляторных способностей имеет свои преимущества, но вместе с тем свя-

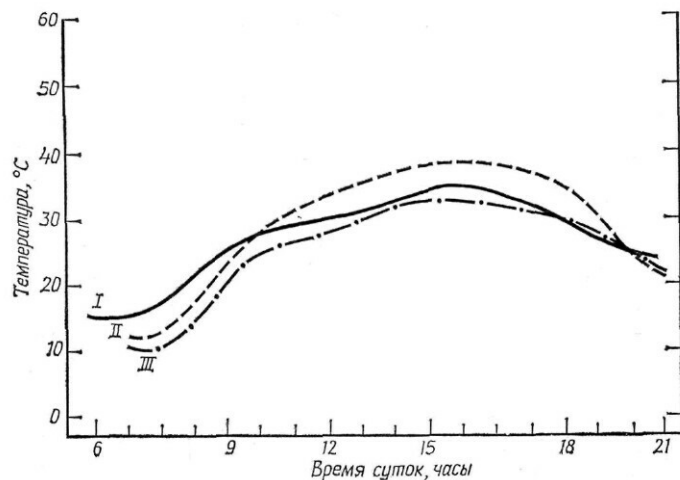


Рис. 4.11. Средняя температура листьев *Larrea divaricata* (III) и *Ambrosia deltoidea* (II) в течение трех солнечных дней в июне при слабом ветре, / — температура воздуха на высоте 30 см. (Из Patten, Smith, 1975.)

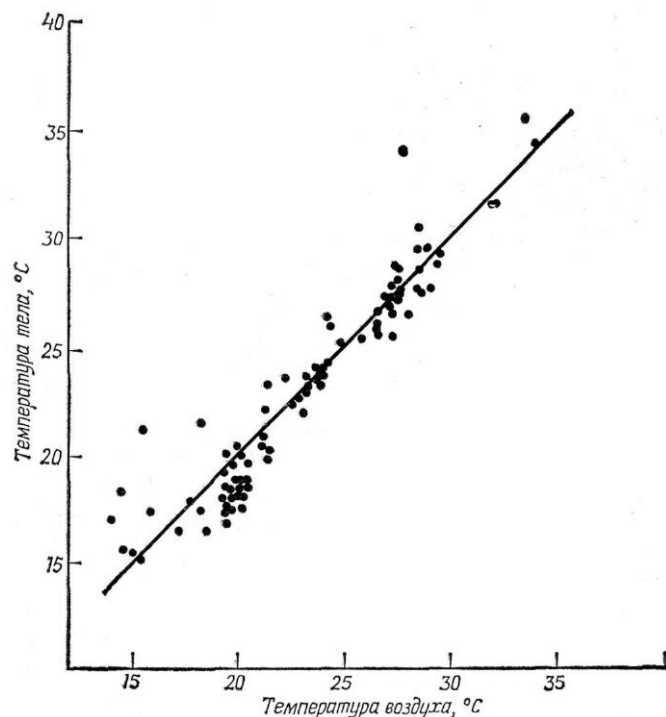


Рис. 4.12. Температура тела у 86 особей ночного вида гекконов (*Nephurus laevisimus*) в сравнении с температурой окружающего воздуха. Прямая линия соответствует температуре, равной температуре воздуха.

зано с определенными затратами и риском, поэтому оптимальный уровень регуляции, согласно существующим концепциям, зависит от точного соотношения затрат и выгод данного процесса в конкретных экологических условиях (Huey, Slatkin, 1976).

Терморегуляция часто обеспечивается не только физиологическими механизмами, но также и поведенческими реакциями. Для иллюстрации последних рассмотрим поведение типичной наземной пустынной ящерицы, ведущей дневной образ жизни. Рано утром, когда температура воздуха низкая, ящерица выбирает среди имеющейся мозаики участков с разной температурой микрообитания с наиболее теплым микроклиматом (например, небольшие углубления на открытой местности или стволы деревьев), стараясь при этом расположиться так, чтобы солнечные лучи падали на нее почти под прямым углом; тем самым максимально увеличивается количество получаемого ею тепла. По мере повышения температуры в течение дня ящерицы начинают искать более прохладные, затененные участки. Некоторые виды при повышении температуры укрываются в норах, а другие забираются повыше от поверхности земли, где прохладнее, и располагаются головой к солнечным лучам, уменьшая таким образом общее количество получаемого телом тепла. Подобное поведение позволяет ящерицам сохранять активность в течение более продолжительного периода времени, чем это было бы возможно, если бы температура их тела пассивно следовала за температурой окружающей среды. Вероятно, виды, обладающие подобными поведенческими адаптациями, являются более сильными конкурентами и могут более эффективно спасаться от хищников.

В жарких засушливых районах обычно обитает множество разнообразных ящериц, тогда как в более холодных районах, под пологом леса, число видов и особей ящериц значительно меньше. Способствуя снижению интенсивности метаболизма, наблюдаемому как в течение суток, так и в течение года, пойкилотермия позволяет ящерицам успешно использовать случайные источники пищи. Кроме того, большинство эндотермных дневных птиц и млекопитающих вынуждены на охлаждение тела в жаркое полуденное время суток затрачивать значительную часть энергии метаболизма, ящерицы же могут успешно сглаживать временную гетерогенность среды, пассивно пережидая неблагоприятные периоды под землей и снижая при этом интенсивность обмена. (Некоторые пустынные грызуны впадают в спячку, когда в окружающей среде не хватает пищи и (или) воды.) Пойкилотермностью ящериц можно, по-видимому, частично объяснить тот факт, что в засушливых районах их больше, чем птиц и млекопитающих. Леса и степи представляют собой, вероятно, слишком прохладные и затененные местообитания для эктотермных ящериц, которые не могут здесь прогреться на солнцепеке достаточно, чтобы стать активны-

ми. В противоположность этому птицы и млекопитающие чувствуют себя в умеренных областях хорошо, что в какой-то степени объясняется их эндотермной природой.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ У ПУСТЫННЫХ ОРГАНИЗМОВ

Поскольку сохранение воды — главная задача пустынных животных, их физиологические и поведенческие адаптации для получения и ее экономного расходования изучены очень хорошо. Эти интересные адаптации чрезвычайно разнообразны. Подобно энергетическому и тепловому бюджету водный бюджет также должен быть уравновешен: потери воды должны возмещаться ее поступлениями. В качестве примера механизма запасаения воды рассмотрим развитие корневой системы у растений. Как правило, пустынные растения должны иметь значительно более развитую корневую систему, чем растения относительно влажных областей. В одной из работ (Caldwell, Fernandez, 1975) было показано, что у многолетних кустарников, произрастающих в пустыне Большого Бассейна, почти 90% биомассы приходится на подземные ткани, тогда как в сухом широколиственном лесу на корни приходится значительно меньшая (около 10%) доля суммарной биомассы. Кустарники *Larrea divaricata* имеют не только поверхностные корни, но также и чрезвычайно глубокий стержневой корень, который часто достигает водоносных горизонтов. Этот длинный стержневой корень снабжает растение водой даже во время продолжительной засухи, когда поверхностные слои почвы содержат ничтожно малое количество влаги. Кактусы, напротив, имеют хорошо развитую, но относительно неглубокую корневую систему, и в засушливые периоды они используют запасенную воду. Для многих пустынных растений характерны жесткие листья ксерофитного типа, не позволяющие испаряться большому количеству влаги (вследствие этого фотосинтез протекает в них также с небольшой интенсивностью). В пустыне встречаются и мезофитные растения, причем фотосинтез протекает у них очень интенсивно, но растут они только в сравнительно влажные периоды, а в засушливые теряют листья и переходят в состояние покоя (см. с. 054—055). Помимо этого, растения могут уменьшать расход воды в полуденную жару, закрывая устьица и опуская листья. Многие пустынные растения и животные адсорбируют и используют влагу из атмосферы и (или) с субстрата. Большая часть их способна выносить значительное обезвоживание. Верблюды в период недостатка воды живут не за счет сделанных предварительно запасов воды, как это часто считают, а благодаря тому, что в связи с нехваткой влаги могут потерять до четверти своего веса (Schmidt-Nielsen, 1964). У верблюдов, как и у многих пустынных животных, сохранению воды способствует то, что температура их тела в середине дня может повышаться. Мелкие

млекопитающие, живущие в пустыне, например кенгуровые крысы, не пьют воды совсем, существуя только за счет метаболической воды, полученной при окислении потребленной пищи. В данном случае налицо взаимодействие энергетического и водного бюджетов. Большинство пустынных грызунов ведут ночной образ жизни и, следовательно, избегают расходования воды на терморегуляцию, проводя жаркие дневные часы в прохладных норах под землей, где сохраняется высокая относительная влажность, и сокращая тем самым потери воды на испарение до минимума. Характерно, что большая часть пустынных животных прибегает к охлаждению посредством различных механизмов, связанных с испарением, например при помощи учащенного дыхания, только в исключительных случаях. Моча кенгуровых крыс очень концентрированная, а фекалии их тоже содержат очень мало влаги (Schmidt-Nielsen, 1964). Многие другие пустынные животные также сокращают до минимума потери воды, связанные с экскрецией. Птицы и ящерицы в больших количествах образуют твердые продукты катаболизма, в частности мочевую кислоту, а не мочевину, уменьшая тем самым потери воды на выделение. Пустынные ящерицы сохраняют также воду, укрываясь в жаркое время суток в норах и снижая интенсивность обмена.

ДРУГИЕ ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

Многие ионы, в том числе ионы кальция, хлора, магния, азота, калия и натрия, могут иметься в количествах, недостаточных для того или иного конкретного организма, и, следовательно, должны расходоваться экономно. Функция нервной системы у животных зависит от наличия ионов натрия, калия и хлора, которые часто бывают доступны только в ограниченных количествах. Многие травоядные млекопитающие, питаясь растительной пищей, получают мало натрия (у растений нет нервов, и натрий не имеет существенного значения для протекающих в растительном организме физиологических процессов), поэтому эти животные должны сохранять натрий и (или) найти дополнительные его источники, например солонцы. По мнению Финн (Feeny, 1975) способность растений обходиться без натрия может даже рассматриваться как своеобразная тактика защиты от травоядных. Сходным образом многим насекомым, например бабочкам *Heliconius*, не хватает аминокислот, и они дополняют свою диету богатой белками пыльцой (Gilbert, 1972).

Потребности каждого организма в биогенных элементах и витаминах в значительной степени обусловлены эволюцией его метаболических путей; кроме того, эти пути сами могут определять некоторые его пищевые потребности. В качестве иллюстрации приведем следующий пример: подавляющее большинство позво-

ночных могут самостоятельно синтезировать аскорбиновую кислоту, однако человек и некоторые приматы не обладают такой способностью и их ежедневный рацион должен включать некоторое количество аскорбиновой кислоты, известной также под названием витамина С. Среди тысяч других видов млекопитающих известны только два, утратившие способность синтезировать аскорбиновую кислоту: морская свинка и один из видов крыланов, обитающий в Индии и питающийся плодами. Некоторые виды птиц также нуждаются в том, чтобы их диета включала витамин С. Таким образом, лягушка, ящерица, воробей и крыса могут сами синтезировать аскорбиновую кислоту, но мы этого сделать не в силах. Почему естественный отбор благоприятствовал потере способности продуцировать столь важное для жизни вещество? Полинг (Pauling, 1970) полагает, что животные, утратившие способность к синтезу аскорбиновой кислоты, эволюционировали в такой среде, где большие запасы этого вещества содержались в их пище. В подобных условиях действительно целесообразно редуцировать ставшую излишней систему синтеза аскорбиновой кислоты в пользу развития каких-либо других возможностей. Напротив, отбор должен благоприятствовать способности организмов синтезировать любое необходимое вещество, если это вещество не может с гарантией быть получено из наличной пищи (конечно, организмы не способны при этом синтезировать химические элементы, например травоядные не могут образовывать необходимый им натрий).

СЕНСОРНЫЕ СПОСОБНОСТИ ОРГАНИЗМОВ И СИГНАЛЫ, ПОСТУПАЮЩИЕ ИЗ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Способности животных воспринимать окружающую среду чрезвычайно разнообразны. Большинство (за исключением некоторых обитателей пещер и морских глубин) ориентируются с помощью света. Однако видимый спектр и острота зрительного восприятия могут очень сильно различаться. Для некоторых животных, - например насекомых, ящериц и птиц, характерно цветное зрение, тогда как другим (например, большинству млекопитающих, за исключением белок и приматов) оно не свойственно. Муравьи, пчелы и некоторые птицы могут воспринимать поляризованный свет и ориентироваться по положению солнца; у голубей существует малопонятная система обратной связи, позволяющая им успешно возвращаться домой даже в том случае, когда их зрение выключено с помощью темных контактных линз. Многие виды растений и животных умеренной зоны способны предчувствовать сезонные изменения климата по изменению длины светового дня (а некоторые — по изменению атмосферного давления). У некоторых змей, например ямкоголовых и удавов, есть рецепторы, воспринимающие инфракрасные лучи, что позволяет этим живот-

ным находить и схватывать эндотермных жертв в полной темноте. Большинство животных обладают слухом, хотя чувствительность к отдельным частотам очень сильно варьирует, а некоторые виды могут воспринимать ультразвуковые сигналы. Летучие мыши и дельфины испускают ультразвуковые сигналы, которые используют в качестве эхо-локационных средств при навигации. Подобно им электрические рыбы, ведущие ночной образ жизни, исследуют свое непосредственное окружение с помощью электрических полей, которые сами генерируют. В некоторых последних работах предполагается, что птицы способны воспринимать магнитные поля.

Только немногие животные, в том числе птицы и человек, обладают довольно слабым обонянием, тогда как подавляющее большинство животных имеют очень чувствительные хеморецепторы и (или) органы обоняния. Самцы определенных видов ночных бабочек способны различать крайне малые концентрации феромонов, выделенных самкой, удаленной на километр с наветренной стороны, что весьма облегчает им поиск самок, находящихся на больших расстояниях. Сходным образом навозные жуки используют зигзагообразный полет для того, чтобы, улавливая распространяющийся по ветру запах, с поразительной точностью обнаружить фекальные массы.

Различные сигналы, поступающие из окружающей среды, снабжают животное информацией, разнообразной как в качественном, так и в количественном отношении. Одни сигналы используются для того, чтобы поймать добычу или избежать хищника, другие могут помочь согласовать сроки размножения с наступлением периода, благоприятного для воспитания молоди. Некоторые сигналы ближе к обычному шуму, и они менее важны для животного, чем другие. Способность к обработке информации, полученной из среды, ограничена реальными возможностями нервной системы. Согласно принципу подразделения и понятию выменивания, животное не может воспринимать все сигналы окружающей среды одинаково хорошо. Если способность улавливать широкий диапазон внешних стимулов действительно связана со снижением остроты восприятия каждого типа сигналов, то естественный отбор должен усовершенствовать способности восприятия некоторых критических видов информации в ущерб развитию восприятия других, менее важных стимулов. Очевидно, что эхо-локация в высшей степени необходима летучим мышам, ведущим ночной образ жизни, тогда как в зрении они нуждаются значительно меньше. Напротив, для белки, обитающей на деревьях и ведущей дневной образ жизни, относительная важность этих двух чувств находится в обратном соотношении. В пределах филогенетических ограничений, накладываемых эволюционным прошлым, сенсорные способности животных можно трактовать как своего рода биологическое испытание значимости для данного вида разных типов восприятия информации и разных сигналов.

АДАПТИВНЫЕ КОМПЛЕКСЫ

Согласно основному положению данного раздела, каждый конкретный организм обладает уникальным коадаптированным комплексом физиологических, поведенческих и экологических особенностей, дополняющих друг друга и способствующих более успешному его размножению. Подобное созвездие адаптации называли оптимальной композицией (design; Rosen, 1967) или *адаптивным комплексом* (suite; Bartholomew, 1972).

В качестве примера рассмотрим обитающую в пустыне рогатую ящерицу *Phrynosoma platyrhinos*. Различные особенности ее анатомического строения, поведения, диеты, временной активности, терморегуляции и тактики размножения, будучи проанализированы в их взаимосвязи, могут дать обобщенную картину экологии этого интересного животного (Pianka, Parker, 1975). Рогатые ящерицы специализируются на питании муравьями и обычно, кроме них, ничего не едят. Поскольку муравьи — животные мелкие и содержат много неусвояемого хитина, ящерица должна поедать их в большом количестве. Соответственно вид, специализирующийся на питании муравьями, должен обладать большим, относительно размеров тела, желудком. Вес желудка рогатой ящерицы, выраженный в долях от веса тела, составляет значительную величину (13%) по сравнению с желудками других симпатрических видов ящериц, включая травоядную игуану *Dipsosaurus dorsalis*, хотя обычно у травоядных скорость ассимиляции ниже и они имеют более крупный желудок, чем хищники. Обладание таким объемистым кишечником приводит к изменению формы тела (тело этих животных напоминает бочонок), что в свою очередь снижает скорость их движения и ограничивает способность удирать от хищников. Вследствие этого естественный отбор благоприятствовал развитию шипов на поверхности тела и скрытного образа жизни, хотя большинству видов ящериц свойственны гладкая поверхность и высокая подвижность, позволяющая быстро скрываться от врагов. Вероятность быть съеденным хищником возрастает тогда, когда животное в поисках пищи пребывает длительное время на открытых пространствах. Снижение подвижности, даже под угрозой потенциального хищника, может оказаться выгодным, так как движение привлекает внимание хищника и уменьшает преимущества, даваемые покровительственной формой и окраской тела. Подобная сниженная подвижность, несомненно, хотя бы отчасти объясняет большую изменчивость температуры тела у *Phrynosoma*, которая значительно превышает таковую у всех других симпатрических видов ящериц.

Phrynosoma platyrhinos, активна также в течение более продолжительного времени по сравнению с другими, совместно с ней обитающими видами. Значительные колебания температуры тела рогатой ящерицы, наблюдаемые в природных условиях, вероятно,

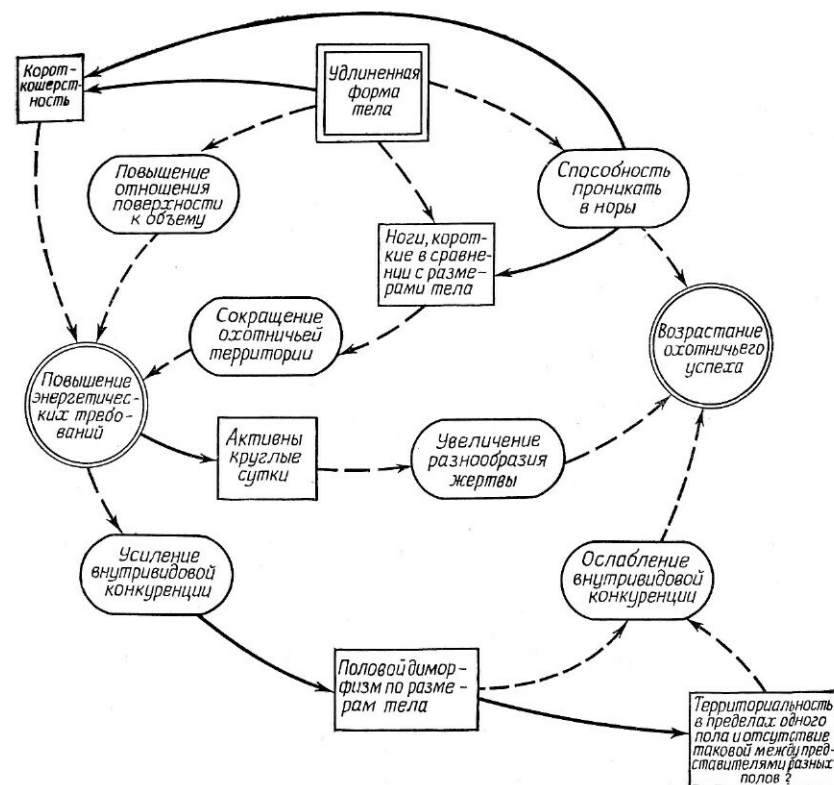


Рис. 4.13. Схема взаимодействия различных факторов, обусловивших эволюцию удлинённой формы тела у мелких куных. В кружках указаны первичные последствия появления в процессе эволюции удлинённого тела; в эллипсах — вторичные последствия; в прямоугольниках — те фенотипические признаки куных, на которые влияет развившаяся в процессе эволюции удлинённая форма тела. Сплошные линии обозначают давление отбора, а пунктирные — неизбежные причинные следствия. Изменения происходят в направлениях, указанных стрелками, до тех пор, пока отбор благоприятствует более вытянутой форме тела. (Из Brown, Lasiewski, 1972. Copyright by the Ecological Society of America.)

объясняются как большей продолжительностью периода активности, так и малыми перемещениями животных из тени на солнце и обратно (большинство встреченных особей обычно держится на солнце). Очевидно, у рогатой ящерицы имеется больше времени для такого вида активности, как питание, а видам, специализирующимся на питании муравьями, всегда требуется для этого много времени. Специализация на питании муравьями экономически оправдана только тем, что последние образуют четко выраженные скопления в пространстве и, следовательно, являются концентрированным источником пищи. Для того чтобы извлечь пользу из

питания этой сконцентрированной, но не очень питательной пищей, у *P. platyrhinos* в процессе эволюции выработался уникальный комплекс адаптации, включающих объемистый желудок, шипы на поверхности тела, продолжительный период активности и ослабленную терморегуляцию (эвритермность). То, что взрослые рога-тые ящерицы затрачивают так много энергетических ресурсов на размножение, вероятно, представляет собой прямое следствие их массивной формы тела. У тех ящериц, которые вынуждены сохранять высокую подвижность для того, чтобы убежать от хищников (как, например, у *Cnemidophorus*), вряд ли следует ожидать столь большого относительного веса яиц, как у видов, подобных *P. platyrhinos*, почти целиком полагающихся в защите от хищников на свои шипы и защитную окраску.

Энергетика обмена у мелких кунных представляет собой другой, более близкий к физиологии пример комплекса адаптации (Brown, Lasiewski, 1972). Благодаря своей удлинённой и утончённой форме тела мелкие куньи характеризуются высоким отношением поверхности к объёму по сравнению с другими млекопитающими более обычной формы и вследствие этого имеют более высокие энергетические потребности. По-видимому, преимущества, даваемые удлинённой формой тела, превышают недостатки, связанные с большими энергетическими затратами: в противном случае естественный отбор не способствовал бы возникновению в эволюции типичной формы мелкого куньего. По мнению некоторых исследователей (Brown, Lasiewski, 1972), главное преимущество удлинённой формы тела связано с возможностью проникать в норы своих жертв — мелких млекопитающих, что повышает эффективность охоты и позволяет сбалансировать свой энергетический бюджет (рис. 4.13). Другие возможности, предоставляемые удлинённой формой тела, — это выработка в процессе эволюции значительного полового диморфизма, выражающегося в различии самца и самки по размерам, что позволяет снизить пищевую конкуренцию между полами посредством использования жертв разного размера. У родственных мелким кунным скунсов и барсуков столь заметного полового диморфизма по размерам не наблюдается.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Bligh, 1973; Cloudsley-Thompson, 1971; Florey, 1966; Folk, 1974; Gates, Schmerl, 1975; Gordon, 1972; Guyton, Horrobin, 1974; Hadley, 1975; Hochachka, Somero, 1973; Levitt, 1972; Prosser, 1973; Schmidt-Nielsen, 1964, 1975; Vernberg, Vernberg, 1974; Vernberg, 1975; Wieser, 1973; Yousef, Horvath, Bullard, 1972.

Физиологический оптимум и кривые толерантности

Brown, Feldmeth, 1971; Ruibal, Philipposian, 1970; Schmidt-Nielsen, 1975; Shelford, 1913b.

Энергетика метаболизма и движения

McNab, 1963; Pearson, 1948; Schmidt-Nielsen, 1972, 1975; Schoener, 1968b; Tucker, 1975; Turner, Jennrich, Weintraub, 1969.

Энергетический бюджет и принцип подразделения

Fitzpatrick, 1973; Levins, 1968; Randolph, Randolph, Barlow, 1975.

Адаптация и ухудшение среды

Fisher, 1930, 1958a, 1958b; Henderson, 1913; Maynard Smith, 1976; Van Valen, 1973, 1974.

Тепловой бюджет и термальная экология

Bartholomew, 1972; Bartlett, Gates, 1967; Brown, Feldmeth, 1971; Brown, Lasiewski, 1972; Cowles, Bogert, 1944; Dawson, 1975; Gates, 1962; Hamilton, 1973; Heinrich, 1975; Huey, Slatkin, 1976; Porter, Gates, 1969; Porter et al., 1973; Ruibal, 1961; Ruibal, Philipposian, 1970; Schmidt-Nielsen, 1964; Schmidt-Nielsen, Dawson, 1964; Whitlow, 1970; Wiessner, 1973.

Водный режим у пустынных организмов

Cloudsley-Thompson, 1971; Folk, 1974; Gindell, 1973; Hadley, 1975; Main, 1976; Schmidt-Nielsen, 1964, 1975.

Другие лимитирующие факторы

Feeny, 1974; Gilbert, 1972; Pauling, 1970.

Сенсорные способности организмов и сигналы, поступающие из окружающей среды
Griffin, 1958; Machin, Lissmann, 1960; Schmidt-Nielsen, 1975.

Адаптивные комплексы

Bartholomew, 1972; Brown, Lasiewski, 1972; Frazzetta, 1975; Pianka, Parker, 1975b; Rosen, 1967; Wilbur, 1977.