На правах рукописи
УДК 591.5+577.3

КРЯЖИМСКИЙ ФЕДОР ВИКТОРОВИЧ

ЭКОЛОГО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ ГОМОЙОТЕРМНЫХ ЖИВОТНЫХ

03.00.16 - экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Екатеринбург
1998

Работа выполнена в лаборатории функциональной биоценологии Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук.

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор В.Р. Дольник,
Доктор биологических наук, профессор Ю.И. Новоженов,
Доктор биологических наук А.Г. Васильев.

Ведущая организация: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии Наук.

Защита состоится "17" марта 1998 года в 13^00 часов на заседании диссертационного советап Д.002.05.01 в Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан "10" февраля 1998 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук М.Г. Нифонтова

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

1.1. ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ РАБОТЫ.

Целью работы являлось построение теоретической концепции, описывающей закономерности распределения потребляемой гомойотермными животными энергии на различные нужды под влиянием факторов среды, которая дала бы возможность интерпретации широкого круга явлений, относящихся к разным сторонам взаимодействия животных со средой. В качестве исходной посылки принято, что структура энергетических бюджетов должна отвечать требованию оптимальности, вытекающему из представлений об их адаптивном характере.

Первой задачей, которую следовало решить для достижения поставленной цели, являлся выбор и обоснование критериев, позволяющих считать структуру энергетического бюджета оптимальной. Для этого было необходимо рассмотреть современные представления о системных свойствах организмов, а также проанализировать существующие теоретические построения в области экологии животных, основанные на принципах оптимальности.

Второй задачей работы было построение и верификицация математической модели, описывающей распределение энергии на разные нужды, а также связанные с ним реакции животных на воздействие основных средовых факторов. Построив и проанализировав модель, следовало сопоставить ее предсказания с эмпирическим материалом (прежде всего, основываясь на литературных данных).

Самостоятельной задачей работы была интерпретация ряда эффектов, наблюдаемых при изучении роста и развития гомойотермных животных в условиях действия средовых факторов, а также их связи с демографическими характеристиками популяций животных. Эта задача решалась на основании собственных данных по динамике населения и индивидуальным характеристикам грызунов.

Задачей работы было также теоретическое рассмотрение функционального значения внутрипопуляционного разнообразия с энергетических позиций.

1.2. АКТУАЛЬНОСТЬ РАБОТЫ

В последние годы в экологии оформился ряд направлений, развивавшихся в рамках экологических приложений концепции приспособленности (Fisher, 1930). К ним относятся прежде всего теория оптимального питания (Mangel, Clark, 1986; Stephens, Krebs, 1986) и теория

оптимальных жизненных циклов (Stearns, 1976: 1977: 1980; 1992; Charnov, 1991; Harvey, 1991 и др.). Тем не менее, теоретические построения в этой области по-прежнему недостаточно соотносятся с фактами, добытыми в процессе кропотливой работы натуралистов. До сих пор соответствующими реальной ситуации в науке остаются слова Г. Селье (1987, с. 126-127): "...по части анализа причинных связей биология отстала от своих же собственных достижений в области анализа материи физическими и химическими методами.

Несмотря на широко декларируемое признание важности общего естественнонаучного подхода к описанию живых систем, фундаментальные законы природы (такие как, например, начала термодинамики) редко используются в конструктивном смысле; их чаще всего рассматривают лишь как ограничения, накладываемые на поведение биологических систем (Margalef, 1985).

На необходимость разработки интегрирующих концепций указывает также противоречивость истолкования эмпирических данных с точки зрения формально сосуществующих концептуальных позиций. Так, представления об относительном постоянстве энергетических бюджетов (Дольник, 1982) сосуществуют с представлениями о зависимости потребления энергии от обилия кормовых ресурсов (Ивлев, 1955; Rashevsky, 1959; Holling, 1965), Популярная концепция r- и K- отбора (MacArthur, Wilson, 1967, Pianka, 1970) сосуществует с данными о константности в соотношении энергии, идущей на продукционные процессы, с величиной базального метаболизма (Stearns, 1977; MacNab, 1980; Grodzinski, Weiner, 1985). Перечень подобных двусмысленностей, существенно затрудняющих развитие направлений, претендующих на обобщение (таких как, например, теория оптимальных жизненных циклов) можно было бы продолжить.

Все это свидетельствует об актуальности сформулированной выше основной цели работы и решения задач, направленных на ее достижение.

1.3. НАУЧНАЯ НОВИЗНА, ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ПРАКТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ

В работе предлагается новая концепция распределения потоков энергии в организме животных, исходящая из представления о стремлении сохранить максимально возможную эффективность метаболизма, которая рассматривается в качестве компонента приспособленности.

На этой основе построена формальная модель структуры энергетического бюджета, представляющая бюджет энергии не как простую сумму "статей расхода", а как их целостную систему. Данная модель позволила описать, предсказывать и интерпретировать с единых концептуальных позиций

различные реакции животных на комплексное действие основных средовых факторов (температуру среды, обилие корма, плотность и структуру населения).

Дается интерпретация представлений об альтернативных типах роста грызунов с эколого-энергетических позиций; предложена схема "переключения" этих путей, обусловленного комплексным влиянием факторов среды.

По-новому объясняется взаимосвязь ряда популяционных характеристик с размерами и скоростью роста животных. Применение энергетического подхода впервые позволило выявить экологическое значение внутрипопуляционного разнообразия и на примере грызунов показать функциональн ую роль дифференциации населения животных и неравномерности их пространственного распределения.

Практическая значимость результатов связана с возможностью применения разработанной эколого-энергетической модели для расчетов, связанных с оценкой функциональной роли различных компонентов экосистем.

1.4. АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ.

Результаты работы докладывались на VIII IX и X Всесоюзных симпозиумах по биологическим проблемам Севера (Апатиты, 1979 г.; Сыктывкар, 1981 г.; Магадан, 1983 г.), на V, VI и VII Всесоюзных совещаниях по грызунам, (Москва, 1980 г.; Ленинград, 1984 г.; Нальчик, 1988 г.), на III съезде Всесоюзного териологического общества (Москва, 1982); на Третьем международном териологическом конгрессе (Хельсинки, Финляндия, 1982), на Всесоюзном совещании "Растительноядные животные в биогеоцнозах суши" (Валдай, 1984 г.), на Всесоюзной конференции "Оптимальные местообитания растительноядных животных" (Красноярск, 1985 г.), на Всесоюзной конференции по математическому моделированию в биогеоценологии (Петрозаводск, 1985 г.), на Советско-финском симпозиуме "Факторы динамики численности растительноядных животных" (Новосибирск, 1986), на Всесоюзном совещании "Экологическая энергетика животных". (Суздаль, 1988 г.), на конференции Уральского отделения Всесоюзного териологического общества (Свердловск, 1989), на Международной конференции "Популяционная экология животных" (Новосибирск, 1990), на 4-й Международной конференции "Грызуны и пространство" (Миколайки, Польша, 1993), на Международной конференции "Популяционная экология в решении проблем охраны и восстановления биологического разнообразия" (Екатеринбург, 1994 г.), на Втором Европейском териологическом конгрессе (Саутгемптон, Великобритания, 1995 г.), на региональном семинаре "Стратегические направления экологических исследований на Урале и экологическая политика". (Екатеринбург, 1996 г.), а также на научных семинарах Института экологии растений и животных УрО

РАН (Екатеринбург, 1976 - 1991 гг.), Зоологического института Университета Осло (Осло, Норвегия, 1986 г.), Норвежского сельскохозяйственного университета (Ас, Норвегия, 1986 г.), Пиренейского института экологии (Хака, Испания, 1987 г.) и Зоологического факультета Оксфордского университета (Оксфорд, Великобритания, 1993 г.),

1.5. ПУБЛИКАЦИИ

Материалы диссертации опубликованы в 54 работах.

1.6. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ РАБОТЫ, ВЫНОСИМЫЕ НА ЗАЩИТУ

1) Распределение энергии на различные нужды в организме животных представляет собой систему взаимозависимых потоков; энергетический бюджет, таким образом, представляет собой не просто линейную комбинацию потоков энергии, а отражает системные свойства организмов, проявляющиеся в упорядоченности его структуры.

2) Структура энергетических бюджетов животных имеет адаптивный характер, выражающийся в стремлении сохранить максимально возможную при данных условиях эффективность энергетического обмена (отношение прихода энергии с пищей к ее расходу). Адаптивная структура, в силу взаимозависимостей компонентов энергетического бюджета, требует одновременной максимизации основных его составляющих и, соответственно, потока энергии через организм животных.

3) Построенная на основе представлений об адаптивном характере энергетических бюджетов теоретическая модель предсказывает определенные соотношения между различными составляющими энергетического баланса (расходом энергии на различные нужды), а также их изменения в зависимости от действия средовых факторов и специфических характеристик животных, соответствующие эмпирически наблюдавшимся. Адаптивные реакции животных на действие различных факторов среды проявляются в перестройках энергетических бюджетов и связанных с ними бюджетов времени, обеспечивающих максимально возможную при данных условиях эффективность метаболизма.

4) Модель адаптивной структуры энергетического бюджета позволяет дать непротиворечивое объяснение для целого ряда явлений и процессов, относящихся к разным сторонам жизнедеятельности животных и наблюдающихся как на уровне организма, так и на групповом уровне, с единых концептуальных позиций.

1.7. СТРУКТУРА И ОБЪЕМ РАБОТЫ

Работа состоит из введения, девяти глав, заключения и приложения. Она изложена на 318 страницах машинописного текста, включает в себя 17 таблиц и 53 рисунка. Список литературы состоит из 457 наименований.

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.

Методологической базой работы был подход к рассматриваемым проблемам с позиций системного детерминизма, диктуемый целью и вытекающими из нее задачами работы. Основным средством системного анализа является формализация представлений о характеристиках изучаемых систем, т. е. описание их в виде математической модели. Эта модель, составляющая стержень работы, базируется на балансовом принципе и представляет собой результат решения двухступенчатой оптимизационной задачи, которая, в свою очередь, сформулирована на основе представления об эффективности метаболизма как компоненте приспособленности.

Верификация модели проводилась в первую очередь на основе литературных данных, которые в ряде случаев были подвергнуты дополнительной обработке. Всего были проанализированы данные по 59 видам млекопитающих и 173 видам птиц.

Собственный материал (используемый для интерпретации более тонких эффектов) включал в себя данные по индивидуальному росту, пространственному распределению, возрастному составу, плотности населения и другие характеристики отдельных индивидуумов и населения двух видов грызунов полевок-экономок из луговых местообитаний Южного Ямала и рыжих полевок из елово-березовых лесов Среднего Урала, - полученные в за период с 1977 по 1992 гг. методом мечения и повторных отловов. Всего было помечено 407 полевок-экономок (произведено более 1500 их поимок) и 675 рыжих полевок (более 1800 поимок) с регистрацией массы тела, пола, возрастной группы, репродуктивного состояния. Привлекались также материалы по динамике населения красных полевок из пойменных лесов Южного Ямала (более 2000 поимок 694 особей). Кроме того, в 1986 г. проводили наблюдения за круглосуточной активностью 20 самцов рыжих полевок, содержавшихся в группах и по-одиночке при разных условиях кормообеспеченности. Для оценки влияния структуры населения на индивидуальный рост полевок был разработан показатель, характеризующий как интенсивность использования участка обитания данного зверька другими особями, так и разнообразие последних. Радиусы индивидуальной активности и размеры участков обитания оценивали методами, основанными на подсчете моментов площади, рассчитываемых по

координатам поимок животных (Calhoun, Casby, 1958; Calhoun, 1963; Dixon, Chapman, 1980), в том числе и с помощью оригинальных компьютерных программ. Обработка данных проводилась стандартными методами.

3. ПРЕДПОСЫЛКИ ПОСТРОЕНИЯ КОНЦЕПЦИИ АДАПТИВНОЙ СТРУКТУРЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БЮДЖЕТА

3.1. ТЕНДЕНЦИИ В ИЗУЧЕНИИ СЛОЖНЫХ СИСТЕМ.

В современном естествознании накопилось множество фактов, которые заставляют пересматривать превалировавшие ранее механистические воззрения. Внимание исследователей переключается на объекты, обладающие организованной сложностью. Поведение таких объектов не может быть описано терминах линейных причинно-следственных рядов и потребовало развития системной методологии. Это дало важные результаты, приведшие к появлению новых подходов и целых направлений естествознания.

3.2. БИОЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД.

Представление о биологических объектах как об энергетических машинах, несмотря на очевидную ограниченность, обладает важными достоинствами: (1) Оно опирается на фундаментальное естественнонаучное основание. (2) Рассматривается одно из главнейших свойств живого вещества - способность совершать работу. (3) Живые системы рассматриваются в их динамическом, функциональном аспекте. (4) Появляется возможность описывать разные явления и процессы в универсальных единицах и терминах. (5) Описания динамики экологических систем в энергетических терминах легко поддаются формализации, что позволяет применять для ее анализа мощный арсенал математических методов и строить логически выверенные теоретические схемы.

Основой биоэнергетики организма является балансовый принцип, вытекающий из закона сохранения энергии (первого начала термодинамики). В середине текущего столетия энергетический подход стал применяется и при изучении надорганизменных систем, прежде всего для описания трофических взаимоотношений в экосистемах и их биологической продуктивности (Lindeman, 1942; Odum, 1968).

В то же время в развитии экологической энергетики видны определенные пробелы. Прежде всего, в современной экологической энергетике недоучитываются взаимозависимости потоков энергии, что препятствует дальнейшему развитию такого направления как, например, балансовая теория роста организмов (Заика, 1985). В то же время установлено,

что соотношения различных компонентов энергетического бюджета животных, независимо от видовой принадлежности, подчиняются определенным и четким закономерностям (Brody, 1945; Banse, Mosher, 1980; MacNab, 1980; Western, 1983; Grodzinski, Weiner, 1985; Stearns, 1977; 1980; Lavigne, 1982; Дольник, Дольник, 1981; 1982; Дольник, 1995). Поэтому крайне важно понять, почему структура энергетических бюджетов такова, какова она есть.

3.3. ОРГАНИЗМ КАК ОТКРЫТАЯ ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИ НЕРАВНОВЕСНАЯ СИСТЕМА.

Организм является открытой системой, поведение которой подчиняется первому и второму началам термодинамики. Протекание необратимых процессов, сопровождающихся диссипацией энергии, определяет динамическое состояние живого вещества, постоянный синтез новых биологических структур взамен распадающихся (Брода, 1978). Подобное состояние требует пространственной и временной организации и поддерживается за счет притока энергии из среды (Тимофеев-Ресовский, 1970; Брода, 1978; Шноль, 1979 и др.). При этом система удерживается вдали от термодинамического равновесия (теплового хаоса). Термодинамическая неравновесность как одна из самых существенных характеристик живого вещества была впервые отмечена Э.С. Бауэром (1937).

Мерой удаленности открытых систем от термодинамического равновесия, их упорядоченности, выступает интенсивность потока энергии, который сопровождается образованием диссипативных структур (Гланздорф, Пригожин, 1973), возникающих и существующих за счет убыли (диссипации) свободной энергии (Коноплев, Зотин, 1975; Зотин, Коноплев, 1976; Коноплев, Зотин, 1976; Зотин и др., 1982). Накоплены данные, показывающие связь морфофизиологического прогресса животных с интенсивностью энергетического обмена (Ивлев, 1959; 1963; Дольник, 1968), на которую указывал еще А.Н. Северцов (1925).

3.4. ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОСТИ В БИОЛОГИИ И ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЛОЖЕНИЯ.

В естественных науках особое место занимают экстремальные (вариационные) принципы или принципы оптимальности, которые пронизывают всю современную научную картину мира. Кроме того, для соблюдения принципов оптимальности в биологических системах имеются основания, вытекающие из селекционистских представлений (D'Arcy Thompson, 1942; Rensch, 1960; Росс Эшби, 1966; Розен, 1969).

В современной экологии животных идея оптимальности структуры и функции оформилась в виде двух основных концепций - концепции максимальной удельной скорости роста популяции и концепции максимального выигрыша

3.4.1. МАКСИМАЛЬНАЯ СКОРОСТЬ РОСТА ПОПУЛЯЦИИ И ТЕОРИЯ ОПТИМАЛЬНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ.

Концепция максимальной скорости роста популяций получила распространение среди исследователей, имеющих дело с экологическими системами популяционного уровня организации, Они исходят из того, что селективное преимущество должны иметь те популяции, которые обладают большей удельной скоростью роста. Приверженцы данной концепции оперируют главным образом с демографическими параметрами - возрастным составом, соотношением полов, плодовитостью и выживаемостью, опираясь на основное демографическое уравнение Эйлера-Лотки.

На этой основе в последние годы развивается теория оптимальных жизненных циклов. Разработки, выполненные в ее русле, сводятся к поиску демографических "стратегий", обеспечивающих максимально возможную скорость роста популяции в разных условиях (Stearns, 1976; 1992). Развитие демографической теории оптимальных жизненных циклов встречает много препятствий, связанных с односторонним (чисто демографическим) рассмотрением сложных явлений (Hengeveld, 1990; Stearns, 1992; McNamara, Houston, 1996).

3.4.2. КОНЦЕПЦИЯ МАКСИМАЛЬНОГО ВЫИГРЫША И ТЕОРИЯ ОПТИМАЛЬНОГО ПИТАНИЯ.

Концепция максимального выигрыша получила распространение главным образом в среде исследователей, имеющих дело с поведением и (или) физиологией животных. Согласно этой концепции, селективное преимущество должны иметь те организмы, которые получают больше "выгод" с меньшими "затратами". В терминах энергетики это означает, что разница между получением энергии с пищей и ее расходом должна быть максимально возможной.

Наиболее полное развитие идея максимального выигрыша энергии получила в рамках теории оптимального питания - одного из самых популярных экологических приложений принципа оптимальности, которому за последние десятилетия посвящены сотни работ. Суть данной теории - объяснение целого ряда экологических явлений как проявлений оптимальной "стратегии" добывания пищи. Отношение разных исследователей к теории оптимального питания варьирует от ее абсолютизации до полного неприятия (Krebs at al.,

1983; Pyke, 1984; Foraging behaviour, 1987). Основные недостатки теории оптимального питания видят прежде всего в излишней упрощенности и жесткой аксиоматике (Pyke, 1984; Reiss, 1987; Pasquet, 1987). Однако самодостаточность распространенной механистической трактовки принципа "максимального выигрыша", целиком заимствованной из экономики и технологии, вызывает сомнения и сама по себе, поскольку она подразумевает либо независимость составляющих энергетического бюджета друг от друга, либо, в лучшем случае, линейность этих связей. Если же рассматривать организм как целостную систему, то все энергозатраты должны иметь определенное функциональное значение и являются взаимодополняющими, находящимися в определенных упорядоченных отношениях (Межжерин, 1987; 1989). Такой взгляд нашел отражение, например, в принципе оптимального фенотипа С.С. Шварца (1968).

3.4.3. ДРУГИЕ КОНЦЕПЦИИ, ИСХОДЯЩИЕ ИЗ ПОНЯТИЯ ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ

Недавно появился ряд работ, связывающих два описанных выше подхода. Было показано, что, поскольку демографические характеристики зависят от распределения энергии, получаемой особям, составляющими популяцию, на различные нужды, то при различных условиях оптимальными будут являться различные размеры тела и (или) время созревания (Ziolko, Kozlowski, 1983; Kozlowski, Uchmanski, 1987; Houston, MacNamara, 1990). В частности, было продемонстрировано, что такой синтетический подход позволяет предсказать наблюдаемые явления лучше, чем использование довольно неопределенных понятий "репродуктивного усилия" или "цены репродукции" (Kozlowski, 1991; 1992).

Другой подход заключается в замене традиционного демографического подхода, ориентированного на чисто возрастную структру популяции, ее разбиением на классы по состоянию особей. Он позволил интерпретировать такие явления как неодновременное вступление особей одной когорты в размножение, неежегодное участие в размножениии и некоторые другие (McNamara, Houston, 1996).

В рамках теории питания недавно также наметился новый подход к идее оптимальности, развиваемый специалистами, работающими главным образом с сельскохозяйственными животными и обладающими огромным фактическим материалом. Этот опыт свидетельствовал о том, что при кормлении ad libitum животные потребляют энергии меньше, чем это потенциально возможно. Такая ситуация была проанализирована Б. Толкампом и Я. Кателаарсом (Tolkamp, Katelaars, 1992 1994). Они, опираясь на современные данные о связи

процессов старения с накоплением в организме свободных радикалов (Rose, 1991; Rusting, 1992; Orr, Sohal, 1994, Barja et al., 1994), показали, что селективное значение имеет скорее не абсолютная величина чистого прихода энергии, а эффективность метаболизма (отношение метаболизируемой энергии к катаболизированной).

4. ПРИНЦИПЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ АДАПТИВНУЮ СТРУКТУРУ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БЮДЖЕТА.

4.1. СТРУКТУРА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БЮДЖЕТА

Существует целый ряд схем, представляющих потоки энергии через организм животных (Kendeigh, 1944; 1949; Harris, 1960; King, Farner, 1961; Дольник, 1968; 1975). В большинстве из них компоненты бюджета энергии выделяются, исходя из возможности измерения последних. Однако кроме такого (феноменологического) подхода возможно разделение потоков энергии по их функциональному назначению. Подобный подход полезен для понимания общей картины распределения энергии на различные нужды, несмотря на то, что некоторые из выделенных компонентов бюджета энергии не поддаются непосредственному измерению.

Метаболизируемая энергия E_m может быть подразделена на составляющие ("статьи расхода") по-разному. Во-первых, можно выписать уравнение, лежащее в основе балансовой теории роста организмов:

$$E_m = E_c + E_w, \qquad (4.1.1)$$

где E_c катаболизированная энергия, а E_w величина энергетического дисбаланса (энергия, аккумулирующаяся в новых тканях).

Во-вторых, величину E_m можно подразделить на ту ее часть E_a, которая расходуется на локомоторную активность (связанную, прежде всего, с добычей корма) и часть, которая расходуется на поддержание динамического состояния организма, продукционные процессы и развитие так называемый чистый приход энергии E_n:

$$E_m = E_a + E_n \qquad (4.1.2)$$

Это уравнение является основным при конструировании оптимизационных моделей типа "затраты - выигрыш".

В третьих, E_m можно представить в виде суммы составляющих, одна из которых используется на процессы жизнедеятельности, необходимые для

существования животного E_e, а другая (E_p) используется для образования продукции и развития:

$$E_m = E_p + E_e \qquad (4.1.3)$$

Катаболизированная энергия E_c включает в себя затраты на активность E_a и суточную величину обмена в покое E_r:

$$E_c = E_a + E_r \qquad (4.1.4)$$

В свою очередь, E_r можно представить как сумму энергии, затрачиваемой на поддержание стационарного состояния организма E_o и энергию E_h, которая расходуется при продукционных и развитийных процессах, включая так называемую "энергию скрытых процессов" (Дольник, 1982):

$$E_r = E_o + E_h \qquad (4.1.5)$$

Величина чистого прихода энергии E_n складывается из энергии, накапливаемой в новых тканях (E_w) и энергетических затрат в покое (E_r):

$$E_n = E_w + E_r \qquad (4.1.6)$$

Величина E_p, которую можно назвать "продуктивной энергией", включает в себя ту энергию, которая накапливается во вновь образуемой биомассе (E_w) и энергетические затраты, связанные с синтезом новых тканей и развитием (E_h).

$$E_p = E_w + E_h \qquad (4.1.7)$$

Величина E_e близка к тому, что называют "энергией существования" или "энергией самоподдержания" (Kendeigh, 1970 ; Дольник, 1995). Ее можно разделить на энергозатраты, требуемые для поддержания жизнедеятельности организма в покое E_o и дополнительные затраты, связанные с локомоторной активностью E_a:

$$E_e = E_o + E_a \qquad (4.1.8)$$

Таким образом, различные разбиения бюджета энергии дают "пересекающиеся" компоненты, что приводит к иерархической схеме, синтезирующей все три перечисленных подхода (рис.1).

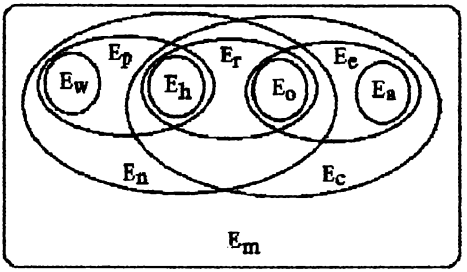

Рис. 1.
Структура бюджета энергии. Объяснения в тексте.

4.2. ПРИНЦИПЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ АДАПТИВНУЮ СТРУКТУРУ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БЮДЖЕТА.

4.2.1. ЭФФЕКТИВНОСТЬ МЕТАБОЛИЗМА И ПОТОК ЭНЕРГИИ ЧЕРЕЗ ОРГАНИЗМ.

Кажется само собой разумеющимся, что наибольшая эффективность метаболизма достигается при максимальной скорости поступления энергии и минимальной скорости ее расхода. Однако при более внимательном рассмотрении, учитывая неизбежность затрат энергии для ее получения с пищей, оказывается, что эффективность метаболизма должна зависеть от его интенсивности более сложным образом, чем это представляется на первый взгляд: она возрастает как с увеличением E_n, так и с ростом E_c.

Таким образом, задача построения модели максимально эффективного метаболизма сводится к поиску такой структуры энергетического бюджета, которая обеспечивала бы одновременно максимизацию чистого прихода энергии и общей величины энергетических затрат. Очевидно, что возрастание эффективности метаболизма за счет одновременного увеличения E_c и E_n имеет следствием ускорение образования продукции E_w и рост величины метаболизируемой энергии E_m. Следовательно, при одновременном повышении скорости поступления энергии из среды и интенсивности ее расхода должны повышаться как скорость, так и эффективность образования продукции.

4.2.2. ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА, ПРОЦЕССЫ РАЗВИТИЯ И УРОВЕНЬ УПОРЯДОЧЕННОСТИ.

Продукционные процессы не сводятся только к увеличению некоторой однородной биомассы. Для того, чтобы организм был способны к

размножению, требуется как достижение определенных размеров, так и формирование определенных структур (созревание), которые требуют затрат энергии для своего поддержания и образования. Процессы развития должны сопровождаться интенсификацией энергетических затрат, что подтверждается при исследованиях эмбриогенеза, дифференцировки и регенерации (Wolsky, 1941; Samson et al., 1960; Faustov, 1969; Mackler et al., 1971 и др.). Следовательно, чем интенсивнее протекают процессы развития, тем больше энергии затрачивается на образование внутренних структур. Такая работа являются составной частью энергии E_h (рис. 1), которая, наряду с затратами на поддержание стационарного динамического состояния организма E_o (отражающей его имманентные свойства), формирует обмен покоя E_r. Увеличение E_r означает при прочих равных условиях одновременное повышение E_n и E_c (рис. 1), что, в свою очередь, является условием повышения эффективности образования продукции.

Таким образом, повышение эффективности метаболизма сопряжено с развитием, повышением пространственно-временной упорядоченности.

4.2.3. МНОЖЕСТВЕННОСТЬ КРИТЕРИЯ ОПТИМАЛЬНОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БЮДЖЕТА.

Структура энергетического бюджета животных, обеспечивающего наибольшую эффективность метаболизма, должна отвечать ряду требований, которые, в силу действия законов термодинамики и функциональных связей между различными энергетическими потребностями, оказываются неразделимыми и взаимообусловленными. Иными словами, критерий оптимальности структуры энергетического бюджета является множественным - если последняя оптимальна, то такие характеристики как скорость потребления энергии, чистый приход энергии, продуктивность, скорость потока энергии через организм, эффективность образования продукции, общие затраты энергии и расход энергии на процессы развития одновременно принимают максимально возможные при данных внешних условиях и базовых внутренних свойствах организма (определяющих уровень обмена поддержания E_o) значения.

5. ЭКОЛОГО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ.

5.1. ФОРМУЛИРОВАНИЕ ОПТИМИЗАЦИОННОЙ ЗАДАЧИ.

Поскольку количество потребленной пищи зависит от интенсивности поиска и потребления корма (E_m увеличивается с ростом E_a), то отношение

чистого прихода энергии к метаболизируемой энергии $\omega = 1 - E_a/E_m$ является некоторой функцией $y(E_a)$ и наоборот, $E_a = y_a(\omega)$. Тогда чистый приход энергии E_n можно представить как функционал $\Phi_n(y_a)$.

Катаболизированная энергия E_c, является суммой чистых затрат на активность E_a, обмена поддержания E_o и энергии E_h, расходуемой в процессе роста и развития. Последняя, в свою очередь, зависит от соотношения энергии, накапливаемой в новообразованных тканях к общему количеству энергии, которое направляется на рост и скрытые процессы $\sigma = E_w/(E_n - E_o)$. Следовательно, ω можно представить как функцию этого соотношения $\omega = y_b(\sigma)$, а E_c - как функционал $\Phi_c(y_b)$.

Таким образом, задача построения модели оптимального бюджета энергии может быть решена как последовательность двух взаимодополняющих оптимизационных процедур:

(1) Нахождение величины $y_a(\omega) = E_a$, которая максимизирует функционал $\Phi_n(y_a) = E_n$:

$$\Phi_n(y_a) \rightarrow \{ \max \}; \qquad (5.1.1)$$

(2) Нахождение величины $y_b(\sigma) = \omega = E_n/E_m$, которая максимизирует функционал $\Phi_c(y_b) = E_c$ при условии, что величина E_a такова, что выполняется условие (5.1.1):

$$\Phi_c(y_b) \rightarrow \{ \max \}; \qquad (5.1.2)$$

5.2. ОПТИМИЗАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ СТРУКТУРЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БЮДЖЕТА.

Энергия, содержащаяся в пище, включается в метаболизм посредством комплекса ферментативных реакций, скорость которых связана с концентрацией субстрата нелинейной зависимостью, описываемой уравнением Михаэлиса-Ментен. В частности, уравнение такого вида хорошо описывает зависимость скорости переваривания пищи животными от скорости ее поступления в пищеварительный тракт (Коштоянц, 1951; Мак-Дональд и др., 1970; Melchior, 1972; Абатуров, Кузнецов, 1976; Абатуров, 1984). Если средняя скорость поступления энергии с пищей пропорциональна затратам энергии на активность, то функцонал $\Phi_n(y_a) = E_n$, может быть представлен как:

$$\Phi_n(y_a) = E_a \left(\frac{E_{max}}{\mu (1 - \omega) E_s + E_a} - 1 \right), \qquad (5.2.1)$$

где E_{max} максимально возможное значение E_m; E_s некоторый аналог константы Михаэлиса; μ коэффициент усвоения энергии из пищи. Оптимальное значение E_a, при котором Φ_n максимально, достигается при $E_a = E_{max}\,\omega\,(1 - \omega)$.

Если обозначить отношение энергии, аккумулируемой в новых тканях (E_w) к продуктивной энергии (E_p) как σ, то, с учетом (5.2.1) получим:

$$E_c = (1 - \sigma)\,E_m + \sigma\,E_e = E_{max}\,\omega\,(1 - \omega\,\sigma) + \sigma\,E_o \quad (5.2.2)$$

Максимальная величина E_c достигается, если $\omega = 1/(2\,\sigma)$.

Эти построения приводят к простой модели, описывающей ожидаемые соотношения компонентов энергобюджета, обеспечивающие максимальную эффективность метаболизма при данных E_o и E_{max}:

$$\begin{cases} E_m = E_{max}/(2\,\sigma) \\ E_w = E_{max}/(4\,\sigma) - \sigma\,E_o \\ E_a = E_{max}\,(2\,\sigma - 1)/(4\,\sigma^2) \\ E_h = (1 - \sigma)\,[E_{max}/(4\,\sigma^2) - E_o] \end{cases} \quad (5.2.3)$$

Легко показать также, что наибольшая эффективность метаболизма при отсутствии продукционных процессов при минимально возможной величине $E_c = E_b$ (основной обмен) достигается, если максимально возможная величина метаболизируемой энергии превосходит энергию основного обмена в четыре раза ($E_{max} = 4\,E_b$). Если структура бюджетов энергии близка к оптимальной, то рост и развитие животных оказываются неразделимыми процессами: в соответствии с моделью, увеличение скорости роста неизбежно сопровождается относительным увеличением энергетических затрат на скрытые процессы (при уменьшении σ). Потоки энергии, направляемые на различные потребности оказываются взаимообусловленными и зависящими от величины E_{max}, которая, в свою очередь, пропорциональна E_b.

5.3. АДАПТИВНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БЮДЖЕТА В ОТВЕТ НА ВОЗДЕЙСТВИЯ ОСНОВНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

5.3.1. РЕАКЦИИ НА ИЗМЕНЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ.

Реакция стандартного обмена (измеряемого у голодных особей, находящихся в состоянии покоя), на изменения температуры среды описывается

с помощью известной модели П. Шолендера с соавторами (Scholander et al., 1950). Важный шаг на пути осмысления взаимосвязи теплоотдачи и теплопродукции с другими энергетическими характеристиками гомойотермных животных был недавно сделан В.М. Гавриловым (1994 - 1996), который, проанализировав большой фактический материал по птицам, объяснил сохранение уровня стандартного обмена в зоне термонейтральности усилением неиспарительной теплоотдачи на фоне снижения максимально возможного ее уровня. В рамках модели оптимальной структуры энергетического бюджета это обстоятельство означает, что в отличие от стандартного обмена, величина метаболизируемой энергии в пределах термонейтральной зоны должна снижаться по мере повышения температуры, поскольку она, в соответствии с (5.2.3), должна быть пропорциональна E_{max}.

Условие сохранения постоянной температуры тела с учетом того, что в естественных условиях тепло образуется как при совершении биохимической работы по поддержанию динамического состояния и образованию новых структур, так и при мышечной работе, с учетом (5.2.3) дает:

$$h_r(T^o_b - T^o_a) = \frac{E_{max}}{4\sigma^2}[1 - \sigma + \kappa(2\sigma - 1) + \sigma E_o] \qquad (5.3.1)$$

где κ - коэффициент пропорциональности, показывающий долю тепла, выделяющегося при совершении мышечной работы и работы скрытых роцессов, которая используется для терморегуляции, h_r - коэффициент теплоотдачи в покое, T^o_a и T^o_b - температуры среды и тела, сответственно.

5.3.2. РЕАКЦИИ НА ИЗМЕНЕНИЯ КОРМООБЕСПЕЧЕННОСТИ.

Количество потребленной в течение естественного цикла (например, суток) пищи (E_g) пропорционально времени, затраченному на питание, которое, в свою очередь, можно представить как долю φ общего периода активности τ:

$$E_g = \varphi \tau f. \qquad (5.3.2)$$

где f - коэффициент пропорциональности, зависящий от "площади выявления" корма животным (s), вероятности потребления единицы корма (ρ) при данном его обилии, выраженном в энергетических единицах (F).

Уравнение (5.3.2), представляющее собой наиболее общее описание так называемой функциональной реакции потребителя на плотность ресурсов (Holling, 1965), широко применяется в различных областях экологии, а его

справедливость показана во многочисленных экспериментальных исследованиях на разных видах животных (Johnston-Wallace, Kennedy, 1944; Ивлев, 1955; Rashevsky, 1959; Holling, 1959a; 1959b; 1965). Так как $E_m = \mu E_g$, то из (5.2.3) и (5.3.2) следует, что:

$$\sigma = \frac{E_{max}}{2\mu \varphi \tau f} \qquad (5.3.3)$$

Из (5.2.3) и (5.3.2) получим также:

$$\sigma = \frac{\mu \varphi f}{2 (\mu \varphi f - R_a)}, \qquad (5.3.4)$$

где $R_a = E_a/\tau$ (средняя интенсивность дополнительных энергозатрат в период активности. Эти соотношения описывают связь величины и структуры бюджетов энергии и времени с кормообеспеченностью в двух крайних случаях при фиксированном времени активности τ (5.3.3) или фиксированном значении интенсивности дополнительных затрат энергии при активности (5.3.4).

5.3.3. БЮДЖЕТ ВРЕМЕНИ И ИЗМЕНЕНИЯ ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ.

В естественных условиях одним из важнейших факторов среды, влияющих практически на все стороны жизнедеятельности животных, является плотность их населения. Это положение находится в центре внимания одной из наиболее обширных и интенсивно разрабатываемых отраслей экологии, изучающей разнообразные проявления популяционной саморегуляции. При разработке модели был учтен лишь один аспект этой сложнейшей проблемы, лежащий на самой ее поверхности - возможное влияние плотности на структуру энергетического бюджета через изменения структуры бюджета времени из-за необходимости уделять внимание присутствию других особей. Для описания таких изменений мы следовали логике, примененной К. Холлингом (Holling, 1965) при построении его классической модели функциональной реакции потребителя на плотность ресурса. Зависимость доли φ времени активности, которая тратится на питание (параметра, определяющего структуру и величину энергобюджета), от плотности населения животных будет иметь вид:

$$\varphi = \frac{1}{1 + c\,N} - \nu \qquad (5.3.5)$$

где ν - доля периода активности, в течение которой животное не кормиться и не взаимодействует с другими особями, N плотность населения, а c коэффициент пропорциональности, имеющий смысл меры "чувствительности" к присутствию других особей (произведение квдрата дистанции обнаружения других особей на среднее время, затрачиваемое на один "контакт").

5.3.4. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ И ПУТИ ОПТИМАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ БЮДЖЕТОВ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ.

На основании выражений (5.3.3 5.3.5) можно описать комплексное воздействие биотических факторов среды на бюджеты энергии и времени при условии стремления к оптимальному распределению энергии на различные нужды. При этом выявляются два основных пути сохранения подобной оптимальности:

(1) Изменение характеристик бюджета времени по мере изменения биотических факторов при сохранении постоянной структуры и величины бюджета энергии.

(2) Адаптивное изменение энергетических характеристик при сохранении их соотношений, обеспечивающих максимально возможную эффективность метаболизма.

При ухудшении условий существования животные должны в первую очередь стремится к "стратегии" (1), сохраняя σ на минимально возможном уровне. Это возможно, если реализуется один из трех путей, связанных с перестройками бюджета времени:

(а) По мере увеличения плотности населения и (или) уменьшения кормообеспеченности происходит увеличение суммарного времени, затрачиваемого на разные виды активности при одновременном снижении средней интенсивности расхода энергии на активность R_a. Поскольку доля суток, в течение которой животные активны, не может быть больше некоторого порога, то данный способ регуляции энергетического бюджета наталкивается на ограничения и не может быть реализован при ухудшении качества среды ниже некоторого порога.

(б) По мере увеличения плотности населения и (или) снижения кормообеспеченности уменьшается доля времени, расходуемого на виды активности, не связанные с кормлением и внутригрупповыми взаимодействиями.

Такой способ сохранения оптимальной структуры энергетического бюджета тоже имеет ограничения, поскольку величина ν не может быть ниже некоторого минимума $\nu_{min} \geq 0$:

(в) По мере ухудшения условий существования повышается "толерантность" к присутствию других особей. Как и два предыдущих, данный путь сохранения величины и структуры энергетического бюджета ограничен.

Таким образом, модель позволяет описать весьма разные реакции животных на изменения биотических факторов и их взаимодействия как стремление сохранить адаптивную структуру и величину энергетического бюджета путем перестроек бюджета времени (т.е. поведенческих механизмов). При этом всегда должен существовать порог изменения взаимодействующих факторов среды, переход через который должен приводить к "переключению" адаптивных реакций животных с чисто поведенческих на более глубокие (физиологические), приводящие к изменениям величины бюджета энергии.

6. МОДЕЛЬ ОПТИМАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БЮДЖЕТА ПРИ САМОПОДДЕРЖАНИИ И ЕЕ ВЕРИФИКАЦИЯ.

Чтобы понять, в какой степени предложенная в настоящей работе концепция оптимальной структуры энергетического бюджета животных пригодна для описания реальных процессов, полезно в первую очередь рассмотреть такое состояние организма, когда метаболизируемая энергия равна катаболизированной (стационарное состояние), т.к. в этом случае все компоненты энергетического бюджета поддаются измерению. По В.Р. Дольнику (1995), такое состояние называется "самоподдержанием". В действительности его не существует (организмы растут, развиваются и стареют), однако характеристики взрослых (достигших дефинитивных размеров) и неразмножающихся животных можно считать первым приближением к нему.

6.1. СООТНОШЕНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ПРИ САМОПОДДЕРЖАНИИ.

Согласно (5.2.3), состояние самоподдержания достигается, если

$$\sigma = 0.5\ (E_{max} / E_o)^{0.5} \qquad (6.1.1)$$

Система (5.2.3) в этом случае приобретает вид:

$$\begin{cases} E_m = (E_{max}\ E_o)^{0.5} \\ E_w = 0 \\ E_a = (E_{max}\ E_o)^{0.5} - E_o \\ E_h = 0 \end{cases} \qquad (6.1.2)$$

Минимальное значение $\sigma = 0.5$ при самоподдержании может иметь место в двух случаях:

1) В условиях пониженной температуры (и при отсутствии теплых убежищ), когда $E_o = 4\ E_b$. В этом случае величина метаболизируемой энергии также достигает предельного значения, равного $4\ E_b$, а возможности компенсации теплопотерь за счет работы мышц исчерпываются.

2) При высокой температуре среды, когда E_{max} снижается из-за теплового стресса до минимальной величины $E_{max} = E_b$, а интенсивность обмена в покое также поддерживается на минимальном уровне $E_o = E_b$ (Гаврилов, 1994; Дольник, 1995).

Максимальное значение $\sigma = 1$ достигается при некоторой оптимальной температуре, когда $E_o = E_b$, $E_{max} = 4\ E_b$ и $E_m = 2\ E_b$, т.е. дополнительные затраты на терморегуляцию не требуются, а тепловой стресс еще не выражен.

Нетрудно показать, что при понижении температуры среды до нижнего порога самоподдержания величина τ остается положительной и не превышает единицы, если

$$E_{at} = E_{max} = 4\ E_b, \qquad (6.1.3)$$

то есть если среднесуточные энергозатраты при активности в четыре раза больше величины основного обмена. Следовательно, для животных, сохраняющих оптимальную структуру энергетического бюджета, соотношения величин основного обмена, энергии самоподдержания вблизи нижней границы термонейтральной зоны, общих затрат в период активности при пониженной температуре и максимально возможного (без потери массы тела) расхода энергии (равного в этом случае величине метаболизируемой энергии) определены достаточно жестко.

Действительно, многочисленные исследования самых разных видов птиц и млекопитающих показали, что при нормальных условиях величина энергии самоподдержания превышает суточную величину основного обмена примерно в два раза, а расход энергии при умеренной ("нормальной") работе - примерно в четыре раза (Brody, 1945; Golley, 1961; Дольник, 1968; 1982; 1995; Taylor et al., 1980; Гаврилов, 1995, 1996). Величина максимально возможной величины

метаболизируемой энергии при самоподдержании превышает величину основного обмена также примерно в четыре раза (Дольник, 1968; 1982; 1995; Kirkwood, 1983; Peters, 1983; Гаврилов, 1994; 1995). Эти соотношения устойчиво воспроизводимы и имеют характер эмпирического правила. Разработанная нами эколого-энергетическая модель позволяет объяснить, почему это происходит: данные соотношения соответствуют структуре энергобюджета, обеспечивающей максимальную эффективность метаболизма.

6.2. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ НА СТРУКТУРУ БЮДЖЕТОВ ЭНЕРГИИ И ВРЕМЕНИ.

6.2.1. ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ ПРИ САМОПОДДЕРЖАНИИ.

Анализ модели позволяет сделать некоторые выводы общего характера:

1) Если структура энергетического бюджета оптимальна, то энергия самоподдержания снижается по мере повышения температуры среды. При этом существование активных животных в термонейтральной зоне возможно только тогда, когда тепло, образующееся при локомоторной активности, в этой зоне рассеивается полностью. Таким образом, в рамках модели возможность самоподдержания требует снижения эффективности использования тепла локомоции для поддержания температуры тела по мере повышения температуры среды.

2) Нижний температурный порог самоподдержания не зависит от того, какая часть тепла, образующегося при локомоторной активности, используется для нужд терморегуляции. Независимо от этого, достижение нижнего температурного порога самоподдержания сопровождается приближением уровня потребления энергии к максимально возможному (4 E_b).

Энергия самоподдержания лучше всего изучена у птиц, главным образом благодаря усилиям В.Р. Дольника и В.М. Гаврилова. Они, в соавторстве с С. Кенди (Kendeigh et al., 1977) получили большой набор линейных регрессионных уравнений, описывающих температурные зависимости для каждого вида, На рис. 2 рассчитанные по этим уравнениям значения E_m при температуре среды 0° С сопоставлены с ожидаемыми в соответствии с нашей моделью. Видно, что ожидаемые значения энергии самоподдержания довольно хорошо соответствуют полученным на основе эмпирических данных, причем это соответствие лучше, чем для величин, полученных по обобщенному эмпирическому уравнению В.М. Гаврилова (1994, 1995).

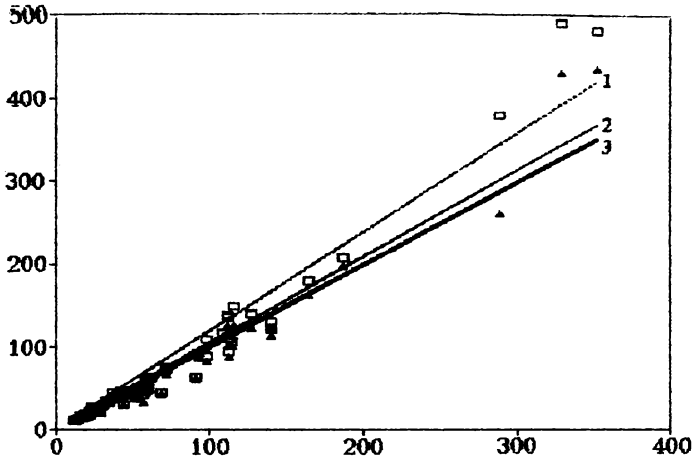

Рис. 2. Энергия самоподдержания птиц при температуре 0° С (в ккал/сутки). По оси абсцисс - данные видовых уравнений (Kendeigh et al., 1977), по оси ординат -ожидаемые в соответствии с разными моделями значения. 1 - линия регрессии для точек, рассчитанных по модели В.М. Гаврилова (светлые прямоугольники), 2 - для точек, рассчитанных по эколого-энергетической модели (темные треугольники), 3 - линия Y = X.

Модель оптимальной структуры энергетического бюджета при самоподдержании позволяет предсказать ожидаемые величины всех его компонентов, если известна зависимость стандартного обмена от температуры среды (т.е. h_r и E_b) и величина энергии самоподдержания E_m. В частности, можно предсказать зависимость к (доли тепла, образующегося при мышечной работе, расходуемой на терморегуляцию) от температуры среды - она должна нелинейно убывать по мере увеличения температуры среды от нижнего порога самоподдержания до нижней критической температуры, где она становиться равной нулю (рис. 3). Экспериментальные данные о величине к у птиц также показывают, что она снижается по мере возрастания температуры среды; при этом, как и предсказывается моделью, в нижней критической точке все тепло, образующееся при мышечной работе, полностью рассеивается (Дольник, Гаврилов, 1982; Дольник, 1995). Кроме того, модель позволяют предсказать динамику затрат на активность и терморегуляцию (т.е. структуру энергетического бюджета) при изменении температуры среды. Чистые затраты

на активность будут достигать максимальной величины при некоторой оптимальной температуре T^{o}_{p}, когда энергия самоподдержания вдвое превышает величину основного обмена. При этом величина, которую В.Р. Дольник (1982, 1995) обозначает как EM_{30} (т.е. расход энергии без учета терморегуляции) также должна достигать максимума, что соответствует эмпирическим данным (Дольник, 1995).

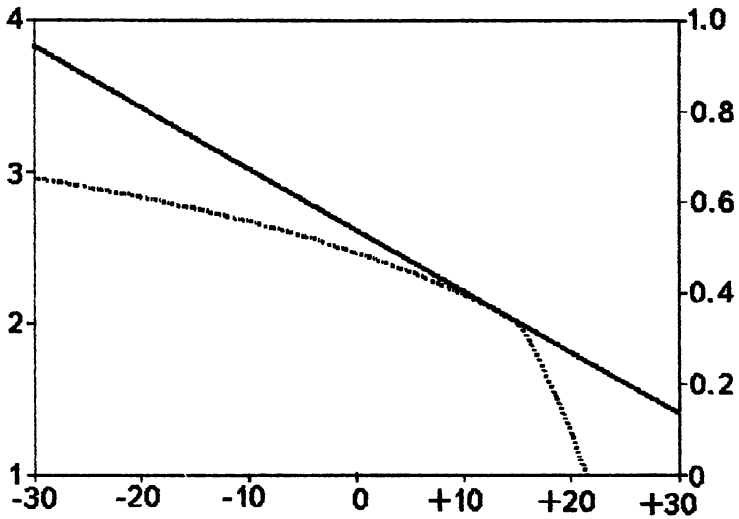

Рис. 3. Качественно ожидаемая зависимость энергии самоподдержания в единицах основного обмена от температуры среды в оС (сплошная линия,левая ось ординат) и соответствующая ей согласно эколого-энергетической модели кривая изменения использования тепла локомоции для терморегуляции (пунктирная линия, правая ось ординат).

6.2.2. ТЕПЛООТДАЧА И РАЗМЕРЫ ЖИВОТНЫХ.

Обработка многочисленных данных путем построения регрессионных моделей показывает, что коэффициент теплоотдачи при самоподдержании в зависимости от массы тела у птиц и млекопитающих имеет меньший аллометрический коэффициент, чем теплопроводность при стандартных условиях (Kendeigh et al., 1977; Peters, 1983; Дольник, 1995). Согласно нашей модели, зависимость показателя теплоотдачи от массы тела должна быть

немонотонной, представляя собой комбинацию двух аллометрических зависимостей:

$$h_e = a_1 W^{k1} - a_2 W^{k2}, \qquad (6.2.1)$$

где $k_1 < k_2$. Анализ зависимости видовых коэффициентов теплоотдачи птиц от их массы, приведенных в обзоре С. Кенди с соавторами (Kendeigh et al., 1977) действительно указывает на существование такого рода немонотонности (рис. 4), приводящей к снижению аллометрического коэффициента при построении линейной регрессии в логарифмических координатах по сравнению с таковым для h_r.

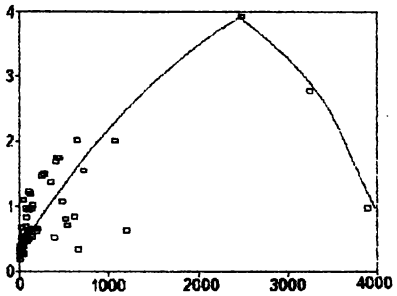

Рис. 4. Зависимость коэффициента теплоотдачи (ккал/оС в сутки) от массы тела птиц (г) по данным Kendeigh et al., 1977.

6.2.3. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ.

Если температура среды меньше нижней критической (энергия самоподдержания растет с понижением температуры), то, согласно модели, затраты энергии в период активности должны возрастать с понижением температуры среды либо за счет интенсификации мышечной деятельности, либо за счет увеличения продолжительности периода активности. В литературе имеются данные, прямо или косвенно указывающие на увеличение активности по мере снижения температуры содержания (Davis, Golley, 1963; Kendeigh, 1949; Kendeigh et al., 1977; Соколов, Кузнецов, 1978).

Однако в естественных условиях почти все млекопитающие и птицы могут экономить энергию во время пребывания в укрытиях (норах, гнездах, естественных убежищах). Если животные используют укрытия таким образом, чтобы сохранить некоторый оптимальный уровень энергии самоподдержания, то снижение температуры среды T^o_a должно при постоянной E_a приводить к уменьшению времени, проводимого вне убежищ.

Наблюдения, проводившиеся в естественных условиях, а также эксперименты, где животные имели возможность укрываться в теплых убежищах, подтверждают существование такой тенденции (Калабухов, Полузадова, 1946; Щеглова, 1953; Сегаль, 1972; Buchalczyk, 1972; Данилов, Туманов, 1976; Потапов, 1982; Churchfield, 1982; Perrigo, Bronson, 1983). На рис. 5 сравнивается ожидаемое в соответствии с нашей моделью время активности с данными многолетних наблюдений Р.Л. Потапова (1982). Видно, что эти данные достаточно хорошо укладываются в пределы, предсказываемые моделью.

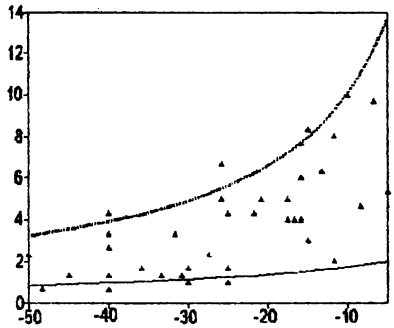

Рис. 5. Зависимость времени, проведенного вне подснежных лунок (час.) у тетеревиных птиц от температуры воздуха (оС.). Треугольники - данные Р.Л. Потапова (1982), линии - ожидаемые в соответствии с эколого-энергетической моделью значения, рассчитанные по биоэнергетическим показателям (верхняя - для белой куропатки, нижняя - для рябчика).

7. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ БЮДЖЕТЫ И РАЗМЕРЫ УЧАСТКОВ ОБИТАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.

7.1. ПРОБЛЕМА ГИПЕРМЕТРИЧНОСТИ УЧАСТКОВ ОБИТАНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ОБМЕНА.

Одной из важнейших популяционно-экологических характеристик животных является их пространственное распределение, и, в частности, размеры участков обитания отдельных особей или их группировок. Из общих соображений следует, что величина участков обитания животных должна быть прямо пропорциональна энергетическим потребностям, и обратно - кормообеспеченности (Harestad, Bunnell, 1979).

Для проверки этого соображения был проведен целый ряд исследований, в которых размеры участков обитания животных разных видов связывались с их массой. Оказалось, что размеры участков с увеличением массы тела чаще всего растут быстрее, чем интенсивность основного обмена (Armstrong, 1965; Schoener, 1968; Turner et al., 1969; Calder, 1974; Baker,

Mewaldt, 1979; Harestad, Bunnell, 1979). Для животных, различающихся по способу питания, получались разные значения аллометрических коэффициентов - для плотоядных больше, чем для растительноядных. При этом для хищных млекопитающих и птиц размеры участков обитания с увеличением размеров тела росли не только быстрее скорости обмена, но и быстрее самой массы тела (Schoener, 1968; Calder, 1974; Baker, Mewaldt, 1979; Harestad, Bunnell, 1979).

Отклонения от пропорциональности размеров участков обитания базальному метаболизму животных пытались объяснить разными причинами - "пятнистостью среды", суммарными энергетическими потребностями выкармливаемого потомства или необходимостью затрат энергии на защиту территории. Все эти объяснения имеют свои слабые стороны (Дольник, 1993).

7.2. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ НА ПЛОТНОСТЬ КОРМА И РАЗМЕРЫ УЧАСТКОВ ОБИТАНИЯ.

Существуют экспериментальные свидетельства того, что величина потребляемой энергии может зависеть от плотности доступного корма (Ивлев, 1955; Rashevsky, 1959; Holling, 1959, 1965). Данное явление известно под названием функциональной реакции на плотность корма (Holling, 1965) или трофической функции (Свирежев, Логофет, 1978). Наиболее распространенным в настоящее время формальным описанием трофической функции является уравнение Холлинга (Holling, 1965):

$$E_g = \frac{sF\varphi\tau}{1+s\tau_h F}, \qquad (7.2.1)$$

где E_g потребление энергии с пищей, s площадь, "обрабатываемая" животным за единицу времени, φ- доля времени, затраченного на поиск и поедание пищи от общей продолжительности периода активности, τ - период активности (в долях суток), τ_h- время, затрачиваемое на "обработку" (преследование, поиск, пережевывание и т.п.) единицы корма, F - плотность доступной пищи, выраженная в энергетических единицах.

Однако все эксперименты, в которых была показана зависимость потребления пищи от кормообеспеченности, проводились в условиях искусственно ограниченного времени активности (см. например, Ивлев, 1955; Holling, 1965). В естественных же условиях время активности должно изменяться таким образом, чтобы поддерживать потребление энергии на оптимальном уровне (первый из путей регуляции, описанных в разделе 5.3.4). Подтверждением справедливости такой схемы могут служить наблюдения,

свидетельствующие об увеличении времени, затраченного на добывание пищи, при снижении кормообеспеченности. Принимая величину суточного участка S_H равной произведению площади s и времени кормовой активности $\varphi\tau$, а затем решая уравнение Холлинга относительно $S_H = s\ \varphi\ \tau$ (размера участка обитания), получим:

$$S_H = \frac{E_g}{F} + s\tau_h E_g \qquad (7.2.2)$$

7.3. АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ УРАВНЕНИЯ ЭНЕРГЕТИКИ И ВЕЛИЧИНА УЧАСТКОВ ОБИТАНИЯ.

Известно, что скорость передвижения птиц и млекопитающих изменяется как масса тела в степени 1/6 (Tucker, 1973; Heglund et al., 1974; Pennicuick, 1975; Дольник, 1978; Шмидт-Нильсен, 1987). Величина территории, с которой животное может собрать корм в единицу времени, в первом приближении складывается из двух величин - скорости передвижения (v) и радиуса обследования (L) : $s \approx 2\ v\ L$ (Holling, 1965). Естественно предположить, что величина L в среднем пропорциональна линейным размерам животного, т.е. изменяется как масса тела в степени 1/3 . В таком случае связь величины участка обитания с массой тела будет описываться выражением вида :

$$S_H = a_1\ W^{0.75} + a_2\ W^{1.25}, \qquad (7.3.1)$$

где a_1 и a_2 - коэффициенты пропорциональности, имеющие определенный биологический смысл (коэффициент a_1 обратно пропорционален кормообеспеченности, а коэффициент a_2 прямо пропорционален подвижности и времени "обработки" корма). Следует ожидать, что для подвижных видов, тратящих много времени на поиск и добычу пищи (a_2 велико), участки будут увеличиваться с ростом массы тела быстрее, чем для сравнительно малоподвижных, потребляющих легко доступную, но малокалорийную пищу (a_2 мало). Таким образом, хорошо интерпретируются различия в скоростях увеличения участков по мере роста размеров, полученные, например, для хищных и растительноядных животных. Данная интерпретация не требует привлечения каких-либо специальных предположений о характере распределения кормовых ресурсов в пространстве или скорости возобновления ресурсов - она основана на хорошо известных и экспериментально подтвержденных закономерностях.

7.4. УЧАСТКИ ОБИТАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И МАССА ИХ ТЕЛА

Результаты регрессионного анализа данных о соотношениях массы тела и размеров участков обитания для 55 видов млекопитающих (Harestad, Bunnell, 1979) позволяют сделать вывод о том, что, судя по значениям коэффициентов детерминации, предложенная нами модель описывает зависимости размеров участка от массы тела по крайней мере не хуже, чем традиционные аллометрические уравнения (рис. 6).

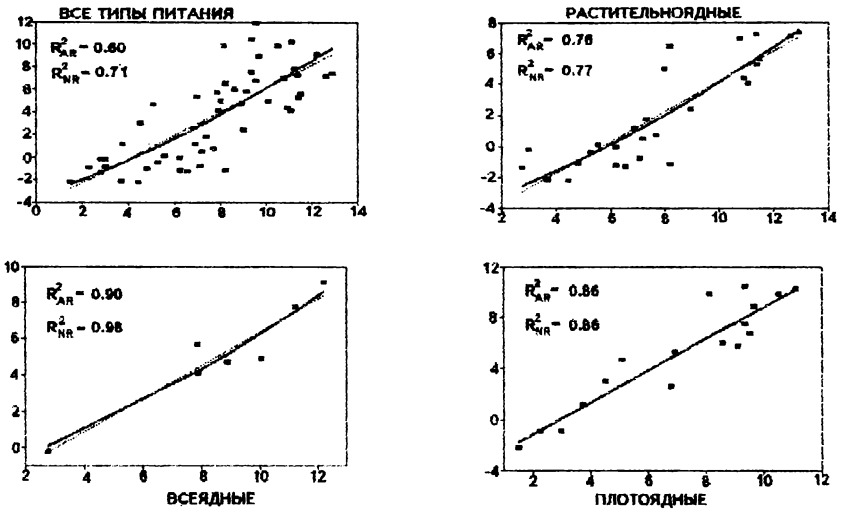

Рис. 6. Зависимости размеров участков обитания млекопитающих (га) от массы их тела (г) в логарифмическом масштабе по данным Harestad, Bunnell, 1979. Пунктир - аллометрическая регрессия (AR), сплошная линия - нелинейная регрессия (NR).

Ожидаемые из качественных представлений о плотности ресурсов, их усваиваемости, подвижности и времени, затрачиваемого на "обработку" корма для плотоядных, всеядных и растительноядных млекопитающих соотношения коэффициентов уравнения (7.3.1) получили подтверждение при обработке данных. При этом для объяснения природных явлений не привлекаются какие-либо дополнительные предположения, кроме широко известного представления о реакции на плотность корма в сочетании с представлением о регуляции энергобюджета путем перестроек бюджета времени.

8. ЭКОЛОГО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ (НА ПРИМЕРЕ РОСТА ЖИВОТНЫХ)

После того, как применимость модели была исследована для организмов, находящихся в состоянии, близком к стационарному (самоподдержание), необходимо было рассмотреть ее возможности для описания и предсказания продукционных процессов. Данная глава посвящена описанию с помощью эколого-энергетической модели растущих индивидуумов.

8.1. ОПТИМАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БЮДЖЕТА И ВОЗМОЖНОСТЬ ПРЕДСКАЗАНИЯ ЕГО КОМПОНЕНТОВ.

Уравнения (5.2.3) предоставляют дополнительные возможности для вычисления потоков энергии, направляемых на различные нужды. Согласно этим уравнениям для вычисления любых двух компонентов энергетического баланса достаточно знать два других - число "степеней свободы" различных составляющих энергетического бюджета оказывается меньше, чем это следует просто из балансового принципа, который позволяет вычислить любой из четырех компонентов энергетического бюджета, только если известны три остальных.

8.1.1. МОДЕЛИРОВАНИЕ РОСТА МЛЕКОПИТАЮЩИХ.

У растущих млекопитающих отношение величины обмена в покое к значению массы тела, возведенному в степень 0.75 , т.е. к "метаболическому эквиваленту массы тела" по М. Клейберу (Kleiber, 1965), в период роста не остается постоянным. Как правило, это соотношение по мере роста животных сначала увеличивается, а затем снова снижается (Kleiber, 1961; Poczopko, 1979; MacNab, 1988). Согласно модели, наблюдаемая величина обмена в покое (E_r) действительно должна быть выше E_b, поскольку она включает в себя величину E_h, которая больше нуля при $\sigma < 1$.

Поскольку соотношение $Er/Eb \approx 1$ у достигших дефинитивных размеров животных (когда $\sigma \approx 1$), то можно рассчитать значение коэффициента a в уравнении вида $Y = a X^b$, описывающем зависимость E_b от массы тела. Если этот коэффициент известен, то различия между наблюдаемым значением обмена в покое E_r и ожидаемой величиной E_b могут служить основанием для оценки скорости роста (если известна теплоемкость тканей). Для проверки были использованы приведенные П. Почопко (Poczopko, 1979) данные по интенсивности обмена растущих лабораторных крыс и домашних свиней. Результаты моделирования (рис. 7) довольно хорошо совпали с реальными

кривыми роста ($\chi^2 = 0.373$; d.f. = 12; $p > 0.995$ для свиньи, $\chi^2 = 0.338$; d.f. = 12; $p > 0.995$ для крысы).

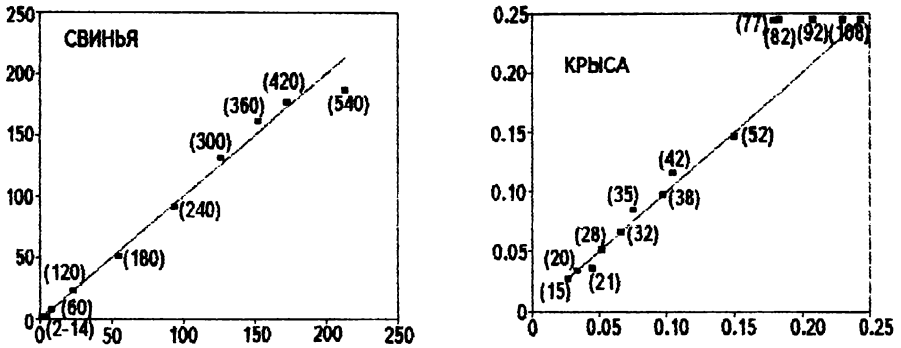

Рис. 7. Расчетные (по оси ординат) и наблюдаемые (по оси абсцисс) значения массы тела млекопитающих(кг) по данным Poczopko, 1979. Цифры в скобках - возраст в сутках. Линия соответствует уравнению Y = X.

8.1.2. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПТЕНЦОВ ЗЯБЛИКА.

Другой пример относится к изучению роста птенцов зяблика, проведенному В.Р. Дольником и М.Л. Яблонкевичем (1982). В этой работе приводятся подробные данные о потреблении энергии птенцами, энергии роста и стандартном обмене по мере роста. Используя соотношения (5.2.5) с учетом энергозатрат на поддержание взрослыми птицами (гнездо рассматривалось как единая энергетическая система), мы восстановили значения обмена в покое, исходя из уровня потребления энергии птенцами (рис. 8).

Здесь, как и в предыдущем случае, совпадение результатов наблюдалось для периода максимального роста (9 дней) и оно было бы практически невероятным, если бы не соблюдались соотношения, предсказываемые моделью.

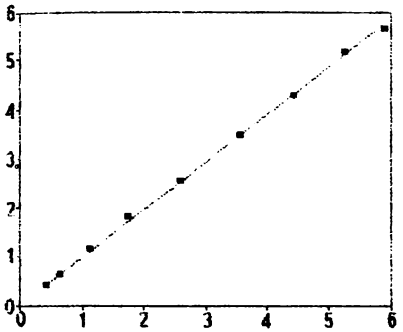

Рис. 8. Расчетные (по оси ординат) и наблюдаемые (по оси абсцисс) значения базального метаболизма (ккал / сутки) у птенцов зяблика в течение первых 9 дней после вылупления (по данным: Дольник, Яблонкевич, 1982). Линия регрессии: $Y = 0.97\ X$; $R^2 = 0.999$.

8.2. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА БЮДЖЕТЫ ЭНЕРГИИ И ВРЕМЕНИ.

В соответствии с эколого-энергетической моделью, бюджеты времени и энергии животных должны определенным образом зависеть от факторов среды. Она, в частности, предсказывает, что снижение плотности и (или) качества корма должно приводить сначала к росту времени, затрачиваемого на коромовую активность, а затем к его снижению. В литературе имеются многочисленные прямые и косвенные свидетельства увеличения активности при уменьшении кормообеспеченности (Gibb, 1956; Никитина, 1972; Gurnell, 1975; Соколов, Кузнецов, 1978 ; Smith, 1971; Добринский и др., 1994 и др). В то же время выраженная нехватка корма приводит сначала к увеличению, а затем к снижению активности животных (Gurnell, 1975).

Другое качественное предсказание модели заключается в том, что животные, имеющие оптимальную структуру энергетических бюджетов, должны увеличивать потребление энергии и образование продукции при улучшении кормовых условий, несмотря на уменьшение кормовой активности. Рост потребления корма с увеличением его плотности наблюдали для животных, относящимся к самым разным группам (Johnstone-Wallas, Kennedy, 1944; Ивлев, 1955; Holling, 1965). Повышение качества и обилия корма приводит к интенсификации роста, а снижение кормообеспеченности - к его торможению (Мина, Клевезаль, 1975). Было также продемонстрировано, что обилие пищи положительно сказывается на темпах роста млекопитающих в естественных условиях (Smith et al., 1980; Suitte, Hamilton, 1983; Sullivan et al., 1983), а эксперименты по внесению искусственной подкормки подтвердили существование положительной связи интенсивности размножения мелких млекопитающих с кормообеспеченностью (Bendell, 1959; Watts, 1970; Smith, 1971; Sullivan et al., 1983; Taitt, Krebs, 1983 и др.).

Все эти факты хорошо известны, однако их сопоставление с наблюдающимися при изменениях кормообеспеченности изменениями кормовой активности свидетельствует о том, что рост потребления энергии и ее затрат на продукционные процессы сопровождается снижением кормовой активности, что соответствует предсказаниям модели и является следствием положенного в его основу принципа оптимальности.

В опытах, проведенных на мелких млекопитающих, было показано, что при повышении численности экспериментальных групп зверьков выше определенного уровня наблюдается увеличение расхода энергии из-за повышения социальной активности (Prychodko, 1951), а величина потребления энергии при этом снижается (Springer, Gregory, 1980), что соответствует предсказаниям модели. При повышении плотности мелких млекопитающих происходит уменьшение участков их обитания и кормовой активности (Окулова и др., 1971; Smith et al.,1980 и др.), что тоже предсказывается моделью.

Отрицательная в целом зависимость интенсивности размножения от плотности населения - бесспорный факт, один из краеугольных камней теории популяционной саморегуляции. Кроме того, к настоящему времени накоплены данные о торможении роста животных при повышении плотности населения (Мина, Клевезаль, 1975).

Модель показывает, что животные, активно взаимодействующие с другими особями, могут испытывать энергетическое голодание, несмотря на кажущееся изобилие пищи, если плотность их населения достаточно высока. В литературе имеются указания на то, что такие ситуации время от времени возникают в естественных условиях (Packard, Mech, 1980; Мосин и др., 1985).

8.2.1. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КОМПЛЕКСНОГО ВЛИЯНИЯ БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ РЫЖИХ ПОЛЕВОК.

Дисперсионный анализ результатов визуальных наблюдений за активностью сеголеток рыжей полевки в экспериментах по их содержанию в группах и по одиночке при наличии избытка или недостатка корма показал, что оба фактора значимо ($p < 0.01$) влияют на суммарную величину времени, проводимого полевками в активном состоянии. При этом снижение кормообеспеченности вызывало его достоверное увеличение у зверьков, содержавшихся по-одиночке, чего не наблюдалось при содержании в группах. С другой стороны, как при избытке, так и при недостатке корма, животные, содержавшиеся в группах, были активны дольше, чем "одиночки".

Различие в реакциях на кормовой фактор в условиях скученности и при ее отсутствии может быть интерпретировано с позиций предлагаемой в настоящей работе модели. Параметры немонотонных кривых, описывающих

зависимость времени активности от плотности населения, должны различаться для животных, имеющих разную кормообеспеченность. Пик этой кривой у животных, которые получают больше корма, должен наблюдаться при плотности, большей, чем для тех, кто существует при меньшей кормообеспеченности.

8.2.2. ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ НА РОСТ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ.

Влияние плотности населения на рост животных в естественных условиях изучали на примере полевок-экономок в условиях пойменных лугов Южного Ямала. В 1977 г. плотность их населения была высока (от 73 до 127 экз. на га), а в течение лета 1978 г. она сильно сократилась (до 9 экз. на га в середине августа). Фаза пика численности характеризовалась пониженной степенью участия сеголеток в размножении, а фаза спада - сдвигом возрастного состава в сторону более старших по абсолютному возрасту зверьков. Доля быстро растущих особей среди зверьков первых генераций (когорт) была невелика (12.5 ± 6.8 %); распределение зверьков по скорости роста носило явно бимодальный характер с преобладанием четко выделявшейся группы медленно растущих особей.

Рост полевок этой группы в значительной степени определялся структурой внутрипопуляционных группировок - скорость роста сеголеток в год своего появления на свет отрицательно коррелировала с показателем использования их участков перезимовавшими (взрослыми) особями ($r = -0.46$; $n = 21$; $p < 0.05$), в то время как использовавшие одну и ту же территорию молодые полевки не оказывали сколько-нибудь заметного влияния на скорость роста друг друга ($r = 0.1$).

В год падения численности (1978) скорость роста перезимовавших полевок за лето также отрицательно коррелировала с показателем их обитания совместно с другими полевками, независимо от пола ($r = -0.58$; $n = 18$; $p < 0.05$).

Кроме того, удельная скорость роста молодых полевок-экономок оказалась связанной с величинами участков обитания - она была меньше у тех особей, которые имели большие участки ($r = -0.50$; $n=23$; $p<0.01$). Эту зависимость нельзя объяснить тем, что животные, занимающие большие участки, встречают больше "чужих" взрослых особей, поскольку достоверной корреляции индекса использования территории сеголеток взрослыми зверьками с величиной их участков обнаружено не было ($r = 0.25$). Связь скорости роста с величиной участков обитания была обнаружена и у рыжих полевок на Среднем Урале.

Таким образом, было показано, что: (1) Скорость роста полевок в естественных условиях связана с тем, насколько часты потенциальные контакты зверьков со взрослыми особями. (2) У молодых особей скорость роста отрицательно скоррелирована с величиной участка их обитания.

Эти результаты соответствуют ожиданиям, вытекающим из эколого-энергетической модели, предсказывающей, что продукционные процессы должны происходить интенсивнее у тех животных, которые меньше энергии расходуют на активность (и, следовательно, имеют меньшие участки) и реже контактируют с другими особями.

9. АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ТИПЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ ГРЫЗУНОВ: ИНТЕРПРЕТАЦИЯ С ЭКОЛОГО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ПОЗИЦИЙ.

В этой и следующей главах обсуждаются некоторые более тонкие следствия модели по сравнению с самыми общими, рассмотренными в предыдущих главах. На их основе была сделана попытка дать непротиворечивую интерпретацию ряда явлений, которые наблюдались на мелких грызунах. Эти явления невозможно связать воедино, исходя из простых "линейных" представлений без применения интегрирующего подхода, рассматривая их в отрыве друг от друга.

9.1. НЕЛИНЕЙНЫЕ ЭФФЕКТЫ, ВЫТЕКАЮЩИЕ ИЗ МОДЕЛИ.

Согласно модели, животные могут следовать одной из двух энергетических "стратегий", отвечающих требованию сохранения максимальной эффективности метаболизма. Первая связана с интенсивным потреблением и общим расходом энергии при небольших ее затратах на локомоторную активность, вторая с малым расходом и потреблением энергии при относительно больших затратах на активность. Если уровень активности отражается в размерах участка обитания, то следует ожидать, что в случае "сосуществования" альтернативных энергетических стратегий у растущих животных, принадлежащих к одной и той же популяции и имеющих одинаковые размеры тела, участки обитания должны сильно различаться по размерам. На рис. 9 изображены зависимости размеров участков полевок-экономок на Южном Ямале и рыжих полевок на Среднем Урале от массы тела зверьков. Хорошо видно, что часть зверьков резко увеличивает размеры участков по мере увеличения массы тела, в то время как размеры участков других особей возрастают гораздо медленней, что соответствует изложенным выше теоретическим соображениям.

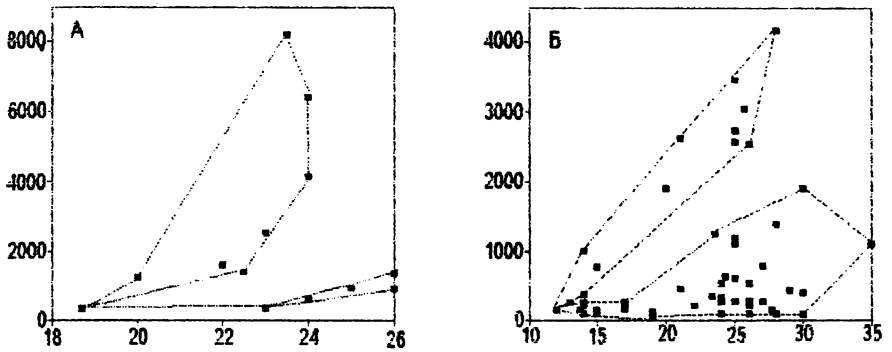

Рис. 9. Размеры участков обитания (по оси ординат, в м²) и масса тела (по оси абсцисс, в г) самцов двух видов грызунов: А) - молодые полевки-экономки на Южном Ямале, Б) - рыжие полевки на Среднем Урале. Очерчены точки, принадлежащие к разным кластерам.

Другой эффект связан с тем, что коэффициент теплоотдачи у отдельных индивидуумов должен изменяться по мере увеличения их размеров медленнее, чем величина основного обмена. Поэтому кривая зависимости скорости роста от массы тела имеет больше одного локального максимума - т.е. периоды быстрого роста должны чередоваться с его замедлениями (рис. 10).

9.2. АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ТИПЫ РОСТА ГРЫЗУНОВ.

Характерной особенностью мелких грызунов является их способность к реализации альтернативных типов роста. По достижении определенных размеров у некоторых особей наблюдается длительная остановка роста, которая обычно сменяется новым периодом быстрого увеличения размеров до более высокого уровня (двухфазный рост по Н.В. Башениной, 1977), другие же демонстрируют типичную S-образную кривую роста с быстрой стабилизацией размеров на высоком уровне (однофазный рост).

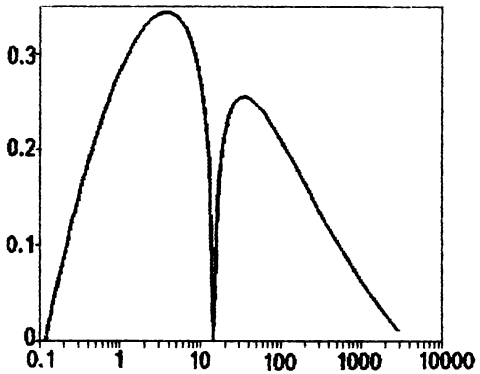

Рис. 10. Кривая зависимости величины потока энергии, направляемой на образование продукции (в единицах основного обмена) от массы тела, следующая из эколого-энергетической модели при условии постоянного использования тепла, выделяющегося при локомоторной активности, для терморегуляции и постоянства суммарных затрат энергии на активность.

Двухфазный рост чаще всего наблюдается у животных, родившихся во второй половине - конце лета, а грызуны, принадлежащие к весенним и раннелетним генерациям (когортам), обычно имеют однофазный рост. Данная схема легла в основу представлений о биологической специфике сезонных генераций грызунов, играющей важную роль в популяционной динамике (Stieve, 1923; Шварц и др., 1964; 1976; 1977; Шварц, 1980). Более детальные исследования показали, что остановка роста в "мелкой фазе" встречается не только у грызунов осенних генераций (когорт), но и у зверьков, родившихся в начале сезона размножения при неблагоприятных условиях (Кошкина, Коротков, 1975; Шилов и др., 1977; Оленев, 1979; 1981; 1982; 1991; Чернявский, Короленко, 1979; Кряжимский и др., 1979; 1980; Кряжимский, 1982; Добринский и др., 1983; Кряжимский, Малафеев, 1983; Кряжимский и др., 1985; Gliwicz, 1995).

Удельная скорость роста грызунов, как и других животных, убывает с увеличением массы тела, однако даже в случаях однофазного роста периоды относительно быстрого прироста массы тела чередуются с периодами его замедления. Другими словами, зависимость удельной скорости роста от массы тела немонотонна и имеет локальные максимумы и минимумы, что и следует из эколого-энергетической модели (рис. 10).

Важным обстоятельством является то, что помимо общего снижения скорости роста, воздействие неблагоприятных факторов (независимо от природы самого фактора) делает локальные максимумы и минимумы этой кривой более выраженными.

9.2.2. МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ АЛЬТЕРНАТИВНЫХ ТИПОВ РОСТА.

Если воздействие тормозящих рост факторов уменьшает удельную скорость роста в точке локального минимума так, что она опускается до нуля и ниже, то наряду с верхним устойчивым равновесным значением массы тела возникают еще два, одно из которых (нижнее), устойчиво, а другое (промежуточное) - неустойчиво. Зависимость равновесных значений массы тела от силы воздействия тормозящего рост фактора (рис. 11) описывается кривой AB, делящей фазовую плоскость на две части, одна из которых соответствует области положительного энергетического дисбаланса, а другая - отрицательного. По мере усиления неблагоприятного воздействия равновесное значение массы тела должно сперва плавно уменьшаться (отрезок AC), а затем, когда тормозящее воздействие достигнет критической точки U*, "появляется" новое состояние равновесия, которое в дальнейшем "разделяется" на два - устойчивое нижнее (отрезок DB) и неустойчивое промежуточное (отрезок CD). Дальнейшее усиление тормозящего воздействия приведет к "исчезновению" верхнего устойчивого равновесия (во второй критической точке U**). Когда значение фактора U близко к U*, очень небольшие различия в силе тормозящего фактора (точки 1 и 2) или массе тела (точки 1 и 3) должны приводить к "скачкообразному" усилению темпов роста.

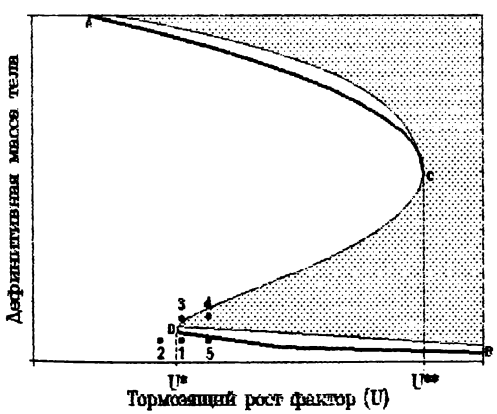

Рис. 11. Механизм формирования альтернативн типов роста грызунов. Объяснения в тексте.

Данный механизм обуславливает возможность резких различий в скорости роста животных, принадлежащих к одной генерации (когорте), но попавших в слегка различающиеся локальные условия. Тогда доля

прекращающих рост грызунов должна увеличиваться при общей неблагоприятной обстановке, так как вероятность попасть в "плохие" условия в такой ситуации увеличивается. Регулярное торможение роста у зверьков последних генераций (когорт) вызвано регулярными сезонными колебаниями условий (зима наступает каждый год). Этот механизм позволяет объяснить явление "весеннего скачка" роста зимовавших в "мелкой фазе" грызунов - постепенное улучшение условий весной в какой-то момент приводит к тому, что животные "вдруг" начинают быстро расти (Кряжимский, 1989).

10. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ СЛЕДСТВИЯ НЕЛИНЕЙНОСТИ БИОЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК.

10.1. ВЫЖИВАЕМОСТЬ ГРЫЗУНОВ И ИХ РАЗМЕРЫ.

Относительная необратимость весового роста в терминах предложенной выше схемы (рис. 11) означает, что допустимая область отрицательного роста ограничена сравнительно узкой полосой над устойчивым значением дефинитивной массы тела, переход через которую вызовет гибель из-за слишком больших потерь веса (заштрихованная область). При резких флуктуациях среды в сторону усиления неблагоприятного воздействия растущие животные имеют больше шансов просто снизить темп роста, тогда как уже достигшие дефинитивных размеров особи при равном изменении условий существования с большой вероятностью погибнут. Кроме того, вероятность гибели при резком ухудшении условий среды должна зависеть от размеров животных - чтобы значение массы тела более крупных особей попало в "область гибели", нужно более сильное изменение фактора U по сравнению с таковым, достаточных для более мелких индивидуумов.

Наши исследования, проведенные на полевках-экономках, показали, в частности, что животные первых генераций (когорт), демонстрировавшие однофазную кривую роста и достигшие к концу лета дефинитивных размеров, равных размерам перезимовавших особей, не отмечались на площадке мечения следующей весной. Кроме того, выживаемость зверьков, родившихся в начале сезона размножения в год пика численности, зависела от скорости их роста и, соответственно, размеров, которых они достигли к концу лета. Те полевки данной группы, которые пережили зиму 1977-78 гг. (т.е. были отловлены в 1978 г.) росли в целом быстрее по сравнению со зверьками, которые не отмечались в отловах 1978 г. (Кряжимский и др., 1985; Кряжимский, 1989).

Рассматриваемый механизм позволяет объяснить, почему весенний "скачок роста" грызунов часто сопровождается увеличением смертности (Krebs, Boonstra, 1978; Cockburn, 1981; Lee, Cockburn, 1985): начавшие бурный рост

зверьки должны какое-то время быть более чувствительными к флуктуациям условий среды, чем "заторможенные" особи, даже находящиеся в худших условиях (рис. 11; точки 1 - 5 и 3 - 4).

10.2. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОГО РАЗНООБРАЗИЯ.

Одно из наиболее важных свойств популяций животных - их гетерогенность (размерная, возрастная, половая, поведенческая, пространственная, генетическая и т.д.). В соответствии с эколого-энергетической моделью, большинство зависимостей, связывающих энергетические параметры с внешними факторами и массой тела, являются нелинейными.

Известно, что если две величины связаны между собой функциональной зависимостью, то среднее значение функции в зависимости от размаха изменчивости аргумента определяется тем, является ли эта зависимость выпуклой (вторая производная положительна) или вогнутой (вторая производная отрицательна). Если она выпукла, то увеличение изменчивости аргумента приведет к увеличению среднего значения функции, а если она вогнута - к уменьшению (Houston, McNamara, 1990).

10.2.1. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ ГРУПП ОСОБЕЙ И ИХ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПО РАЗМЕРАМ.

Зависимости большинства компонентов энергетического бюджета гипометричны массе тела, т.е. представляют собой вогнутые функции от последней. Пусть имеется группа из N животных со средней массой тела, равной W_a. Тогда при одной и той же численности (N) и биомассе $B = NW_a$ суммарные энергозатраты группы будут меньше, если она состоит (при всех прочих равных условиях) из различающихся по массе животных по сравнению со случаем, когда размеры всех особей одинаковы. При этом энергозатраты окажутся минимальными, если группа будет состоять только из самых крупных и самых мелких животных. Таким образом, явление дифференциации одновозрастных животных по размерам в ответ на ухудшение условий существования, получает трактовку как групповая адаптивная реакция, позволяющая снижать уровень общих энергетических затрат группы. При этом максимальный эффект наблюдается, когда выделяются дискретные размерные группы животных в соотношении, дающем максимальную меру разнообразия (индекс Шеннона-Уивера).

Вырисовывается определенный системный механизм, работающих на двух уровнях - организменном и популяционном. Ухудшение условий среды приводит к тому, что часть особей снижает скорость роста, оставаясь мелкими,

в то время как другая часть достигает относительно крупных размеров. Одновременное существование тех и других позволяет сохранить численность и общую продукцию населения грызунов с меньшими энергетическими затратами.

Наши расчеты (Кряжимский и др., 1980) показывают, что потребление энергии населением полевок-экономок на Южном Ямале в год пика и год спада численности различалась на 30 %, величина затрат энергии на дыхание - на 26 %, тогда как продукция во время спада численности снизилась на 73 %. (рис. 12). Таким образом, поток энергии, проходящий через население грызунов, изменился в гораздо меньшей степени, чем сама численность благодаря размерной дифференциации населения при высокой плотности.

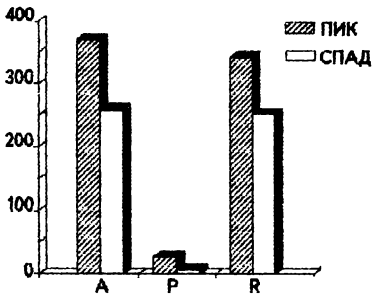

Рис. 12. Потоки энергии через население полевок-экономок в годы пика и спада численности (мДж/га). A - ассимиляция, P - продукция, R - дыхание.

10.2.2. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ НЕОДНОРОДНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НАСЕЛЕНИЯ И ЕГО ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ ГЕТЕРОГЕННОСТИ.

Известно, что плодовитость многих видов животных в зависимости от общей плотности их населения имеет вид убывающей S-образной кривой. Подобный вид кривой вполне соответствует ожиданиям, вытекающим из эколого-энергетической модели, если энергия E_w расходуется на производство потомства. При достаточно "плохих" внешних условиях эта величина обратно пропорциональна плотности населения N и времени, которое животные в среднем тратят на одно взаимодействие с другими особями, т.е. представляет собой убывающую выпуклую функцию от этих характеристик. Следовательно, дифференцировка населения по локальной плотности (неравномерность пространственного распределения) и толерантности к присутствию других особей (сосуществование агрессивных и "миролюбивых" особей) должна приводить к росту общей продуктивности популяционной группировки при одном и том же числе особей на данной территории.

При этом максимальный эффект достигается, когда дифференциация (при фиксированных пределах варьирования аргументов) носит крайний характер разделение населения на две группы ("агрессивных" и "миролюбивых" и на живущих скученно и живущих по одиночке). Как следует из модели, "миролюбивые" особи должны демонстрировать большую продуктивность, также как особи, живущие в условиях относительно малой локальной плотности. Действительно, на грызунах было показано, что "терпимые" к присутствию других особей зверьки имели большую скорость роста по сравнению с агрессивными (Beachem, 1979), а наши данные по исследованию скорости роста полевок-экономок, рассмотренные ранее, свидетельствуют в пользу того, что грызуны, обитавшие на территориях с меньшей локальной плотностью росли быстрее, чем те, которые находились в условиях повышенной плотности.

Увеличение гетерогенности пространственного распределения, и разделение животных на два поведенческих типа получает трактовку групповых реакций на ухудшение условий среды, связанных с оптимизацией потока энергии через население животных.

11. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

11.1. ОГРАНИЧЕННОСТЬ МОДЕЛИ И ВОЗМОЖНОСТИ ЕЕ УТОЧНЕНИЯ.

Эвристическое значение формальных построений заключается не только (и не столько) в том, чтобы с их помощью объяснять наблюдаемые явления и процессы, но и в том, что они помогают определить границы применимости предположений, лежащих в их основе и таким образом указывают на пути дальнейших исследований (Pielou, 1981). Иным словами, исследование того, что модель описать не может, не менее важно, чем поиск подтверждений ее верности. Кроме того, необходимо четко представлять себе, что было учтено при построении модели, а какие моменты (может быть очень важные) остались за рамками модели.

В главе разбирается ограниченность модели и указывается на пути дальнейшего развития эколого-энергетической концепции адаптивных реакций.

Представленное в работе формальное описание структуры энергетических бюджетов и их изменений под действием средовых факторов не может претендовать на то, чтобы быть всеобъемлющим. Скорее, его следует считать лишь первым приближением, необходимым для того, чтобы оценить возможность интерпретации наблюдаемых фактов в рамках разрабатываемой энергетической концепции адаптивных реакций животных. Однако без построения формальной модели было бы невозможно продемонстрировать, что

явления, относящиеся к разным сторонам жизнедеятельности животных, согласуются между собой в рамках единых теоретических представлений. Достаточно частое совпадение фактического материала, касающегося разнообразных явлений с тем, что ожидается в соответствии с упрощенной моделью, формализующей эту концепцию, дает основание для ее дальнейшей разработки и детализации.

11.2. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ РАБОТЫ.

В разделе обсуждаются результаты работы.

11.3. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ КОНЦЕПЦИИ.

В разделе форомулируются основные положения работы

11.4. ВЫВОДЫ

1. Предложена концепция адаптивной структуры энергетического баланса животных, основанная на представлении об энергетическом бюджете как о системе взаимозависимых потоков энергии. Адаптивность в этом контексте подразумевает стремление сохранить при изменениях внешних факторов и (или) внутренних характеристик организма максимально возможную при данных условиях эффективность метаболизма (отношение метаболизируемой энергии к катаболизированной), которая представляет собой компонент приспособленности.

2. Анализ взаимосвязей между потоками энергии позволил установить, что требование максимальной эффективности энергетического обмена выполняется, если поток энергии через организм сохраняется максимально интенсивным при данных условиях. Такой вывод согласуется с рассмотрением организмов как открытых диссипативных систем, эффективность функционирования которых связана с работой по поддержанию и развитию внутренних структур, направленной против стремления к термодинамическому равновесию.

3. На основе теоретических представлений об адаптивной структуре энергетического бюджета построена и верифицирована формализованная модель, описывающая соотношения между потоками энергии, направляемыми на различные нужды и их величины, а также связь энергетических характеристик и компонентов бюджетов времени с основными факторами среды (температурой, кормообеспеченнстью и плотностью населения). Модель показывает, что энергетические характеристики животных должны быть пропорциональны базовой величине обмена поддержания и позволяет объяснить, почему соотношения между различными компонентами

энергетического бюджета таковы, каковы они есть. Кроме того, энергетический подход позволяет оценивать комплексное действие этих факторов в сочетании и их взаимодействие с внутренними характеристиками животных (такими как интенсивность основного обмена и масса тела) и дать интерпретацию ряда эмпирически наблюдавшихся закономерностей (таких как зависимости потребления энергии при самоподдержании и ее распределения на различные нужды от температуры среды и массы тела, связь размеров участка обитания с размерами тела млекопитающих, имеющих разные типы питания, изменения времени активности в зависимости от кормообеспеченности и плотности населения и ряда других) с единых концептуальных позиций.

4. Концепция адаптивной структуры бюджета энергии животных дает возможность предсказывать величины его компонентов (потоков энергии, направляемых на разные нужды) без их непосредственного измерения, на основании получения результатов о сравнительно легко наблюдаемых энергетических характеристиках. В частности, модель позволяет реконструировать кривые роста животных на основании измерений величины обмена в покое, которая включает в себя энергозатраты на процессы роста и развития.

5. Выявлено и интерпретировано влияние локальной плотности и структуры населения грызунов на ростовые процессы в естественных условиях. Кроме того, прослежена связь скорости роста с размерами участков обитания оседлых зверьков. Обе эти закономерности соответствуют ожиданиям, следующим из модели адаптивной структуры энергетических бюджетов.

6. Предложена схема механизма формирования альтернативных типов роста и развития, наблюдающихся у грызунов, связанная с существенной нелинейностью зависимостей энергетических показателей от массы тела при условии сохранения адаптивной структуры энергетического бюджета. Согласно этой схеме, резкое торможение роста и развития части животных происходит в результате системных взаимодействий внутренних характеристик организмов с внешними факторами. Такой механизм позволяет объяснить не только регулярно повторяющуюся остановку роста зверьков, родившихся в конце сезона размножения, но и феномен появления особей, останавливающих свой рост при неблагоприятных условиях, среди животных первых когорт. Кроме того, получает объяснение феномен весеннего "скачка" роста перезимовавших зверьков и связи выживаемости с размерами и скоростью роста.

7. Предложенная в работе концепция и формальная модель, построенная на ее основе, приводят к выводу о существовании двух альтернативных путей оптимизации структуры энергетических бюджетов. Первый путь связан с повышенным как потреблением, так и расходом энергии, сопровождающимся

интенсификацией продукционных процессов (в какой-то степени аналогичный "максимизаторам энергии" теории оптимального питания или "r - стратегам" теории оптимальных жизненных циклов). Второй путь предполагает низкие потребление и расход энергии (аналог "максимизаторов времени" теории оптимального питания или "К - стратегов" теории оптимальных жизненных циклов). Таким образом, в рамках предложенной концепции представления, выработанные в рамках указанных направлений эволюционной экологии, увязываются между собой на новой основе.

8. Дифференциация населения животных по размерам получает с учетом характера связи энергетических характеристик с массой тела интерпретацию как групповая адаптивная реакция, позволяющая поддерживать как численность, так и общую биомассу группы при меньших энергетических затратах. Такая дифференциация ведет к уменьшению колебаний потока энергии через популяции животных, несмотря на значительные колебания численности и биомассы. Разнообразие животных по степени "толерантности" к другим особям, также как и гетерогенность пространственного населения животных приводит к увеличению общей продуктивности населения. Таким образом, сосуществование дискретных групп животных (внутрипопуляционное разнообразие) играет важную функциональную роль.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1) Шварц С.С., Оленев В.Г., Кряжимский Ф.В., Жигальский О.А. Исследование динамики численности и возрастной структуры популяции мышевидных грызунов на имитационной модели // Докл. АН СССР, 1976, т. 228, N 6, с. 1482-1484.

2) Шварц С.С., Оленев В.Г., Жигальский О.А., Кряжимский Ф.В. Изучение роли сезонных генераций мышевидных грызунов на имитационной модели // Экология, 1977, N 3, с. 12-21.

3) Кряжимский Ф.В., Добринский Л.Н., Малафеев Ю.М. Динамика численности и структура популяции фоновых видов грызунов в биоценозах Субарктики и их влияние на первичную продуктивность растительных ассоциаций (на примере полевки-экономки) // Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 126. - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 3-14.

4) Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М., Добринский Л.Н. Частичный поток энергии через популяцию полевок-экономок в луговых ценозах Субарктики // Грызуны. Материалы Всесоюзного совещания. - М.: Наука, 1980, с. 342-343.

5) Кряжимский Ф.В. Возрастная структура популяции полевок-экономок на разных фазах динамики их численности // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982, с. 3-8.

6) Добринский Л.Н., Давыдов В.А., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. - М.: Наука, 1983, 160 с.

7) Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. Внутрипопуляционная регуляция роста полевок-экономок в естественных условиях // Экология, 1983, N 5, с. 69-74.

8) Кряжимский Ф.В. Трофический ресурс и оптимизация бюджетов времени и энергии растительноядных животных // Оптимальные местообитания растительноядных животных (препринт). Красноярск: Институт леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1985, с. 10.

9) Кряжимский Ф.В. Энергетический обмен и дифференциация животных по размерам тела // Энергетика роста и развития животных. - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985, с. 3-10.

10) Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М., Добринский Л.Н. Рост и выживаемость полевок-экономок на разных фазах популяционного цикла // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985, с. 3-10.

11) Кряжимский Ф.В., Добринский Н.Л. Влияние кормового фактора на некоторые популяционные характеристики лесных полевок // Растительноядные животные в биогеоценозах суши. Материалы Всесоюзного совещания (Валдай, 3-6 июня 1984 г.). - М.: Наука, 1986, с. 147-150.

12) Большаков В.Н., Садыков О.Ф., Бененсон И.Е., Корытин Н.С., Кряжимский Ф.В. Актуальные проблемы популяционного мониторинга // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеоиздат, 1987, т. 10, с. 47-63.

13) Кряжимский Ф.В. Принцип оптимальности и энергия существования гомойотермных животных // Всесоюзное совещание "Экологическая энергетика животных": тезисы докл. (31 октября- 3 ноября 1988 г., Суздаль). - Пущино: ИБР АН СССР, 1988, с. 92-94.

14) Кряжимский Ф.В. Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомойотермных животных // Экологическая энергетика животных. - Свердловск: УрО АН СССР, 1988, с. 5-33.

15) Корытин Н.С., Кряжимский Ф.В., Бененсон И.Е. Исследование динамики эксплуатируемой популяции обыкновенной лисицы (Vulpes vulpes L.) на математической модели // Журн. общ. биол., 1989, т. 50, вып. 1, - с. 60-71.

16) Кряжимский Ф.В. Механизм формирования альтернативных типов роста и выживаемость грызунов // Журн. общ. биол., 1989, т. 50, вып. 4, с. 481-490.

17) Кряжимский Ф.В. Влияние кормообеспеченности и числа животных в группе на суточную активность рыжих полевок // Млекопитающие в экосистемах. - Свердловск: УрО АН СССР, 1990, с. 33-34.

18) Безель В.С., Кряжимский Ф.В., Семериков Л.Ф., Смирнов Н.Г. Экологическое нормирование антропогенных нагрузок. I. Общие подходы // Экология, 1992, N 6, с. 3-12.

19) Кряжимский Ф.В. Участки обитания животных и регуляция энергетического баланса // Экология, 1992, N 4, с. 55-66.

20) Безель В.С., Кряжимский Ф.В., Семериков Л.Ф., Смирнов Н.Г. Экологическое нормирование антропогенных нагрузок. II. Методология // Экология, 1993, N 1, с. 36-47.

21) Большаков В.Н., Кряжимский Ф.В., Павлов Д.С. Перспективные направления экологических исследований в России // Экология, 1993, N 3, с. 3-16.

22) Добринский Н.Л., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. Экспериментальная оценка роли кормового фактора в динамике населения красной полевки на северной границе ареала // Экология, 1994, N 3, с. 76-87.

23) Kryazhimskii F. Optimal regulation of energy budgets in rodents // Pol. ecol. Stud., 1994, v. 20, N 3-4, p. 387-392.

24) Большаков В.Н., Криницин С.В., Кряжимский Ф.В., Мартинес Рика Х.П. Проблемы восприятия современным обществом основных понятий экологической науки / Экология, 1996. - N 3, с. 165-170.

Подписано к печати 14.01.98 г. Формат 60 x 34 1/16
Объем 2,0 усл. печ. л. Тираж 100 экз. Заказ № 5147

ТОО "ИРА УТК"
620219, г. Екатеринбург, ул. К. Либкнехта, 42