

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«КАЗАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**Р.З. Гибадуллин  
А.Х. Султангареева  
В.Ю. Винлградов**

**Экология растений животных и микроорганизмов  
(ЧАСТЬ I)**

Учебное пособие

**КАЗАНЬ – 2017**

УДК 504.05/06  
ББК 20.1  
С 89

Рекомендовано к изданию  
учебно-методическим советом факультета  
лесного хозяйства и экологии КГАУ  
(протокол № 2 от 16 сентября 2015 г.)

**Рецензенты:**

доктор биологических наук, профессор кафедры прикладной экологии Казанского  
федерального университета **Н.Ю. Степанова**;  
кандидат биологических наук, заведующий отделом токсикологии и биохимии  
ФГБУ «Татарская МВЛ» **Д.Б. Матюшко**.

**Р.З. Гибадуллин.**

**С89. Экология растений животных и микроорганизмов (часть I): Учебное пособие / Р.З. Гибадуллин, А.Х. Султангареева (Казанский ГАУ), Виноградов В.Ю., (КНИТУ-КАИ). - Казань: Изд-во Казанский ГАУ, 2015.- 96 с.  
ISBN.....**

Учебное пособие разработано в соответствии с программой общего экологического образования. В материале излагаются основные концепции экологии растений животных и микроорганизмов, дается представление о методах, задачах и средствах изучения экологии растений животных и микроорганизмов.

Данное Учебное пособие предназначено для студентов вузов, экологов, специалистов по природопользованию, а также для преподавателей и аспирантов.

**УДК 504.05/06  
ББК 20.1**

**ISBN.....**

© Гибадуллин Р.З А.Х., 2017

© Султангареева А.Х.

© Виноградов В.Ю.

## СОДЕРЖАНИЕ

Наименование разделов	Стр.
Введение	4
1. Экологическая ниша	8
1.1. Концепции экологических ниш	10
1.2. Ниша использования ресурсов	
1.3. Экологические эквиваленты	
1.4. Механизмы конкуренции	
1.5. Использование ресурсов и понимание эволюции различий видов	
2. Физиологическая экология	
2.1. Руководящие концепция, сосуществования	
2.2. Производительность как интегративный показатель индивидуального совершенства	
2.3. Процесс внутренние коммуникации и регуляции физиологических функций	
2.4. Ключевые инновации	
2.5. Защита и самосохранение	
2.6. Физиология сохранения	
2.7. Перспектива изучения	
3. Сообщества и экосистемы	
3.1. Приобретение ресурсов	
3.2. Выделение и рост ресурса	
3.3. Реакция на условия окружающей среды	
3.4. Экофизиология, и распределение при глобальном изменении климата	
4. Функциональная экология	
4.1. Методика и история функциональной морфологии	
4.2. Примеры	
Глоссарий	
Литература	

## Введение.

Взаимоотношения организма с окружающей средой. Уровнем организации живого, на котором возможно наблюдать взаимодействия с косной средой, считают популяцию организмов определенного вида. Нам интересно как один вид взаимодействует с окружающей средой, если выразить это одним словом – аутоэкология? Противоположным понятием аутоэкологии является синэкология. Синэкология показывает нам, как несколько видов взаимодействуют друг с другом. Последний термин в основном согласуется с областью экологии сообщества. Сообщество - это совокупность взаимодействующих популяций, занимающих определенную территорию, живой компонент экосистемы. Сообщество функционирует как развивающаяся или не постоянная единица с различными трофическими уровнями, через него проходит поток энергии и совершается круговорот питательных веществ. Мы считаем, что экосистема состоит из двух компонентов. Один из них органический — это населяющий ее биоценоз, другой — неорганический, то есть биотоп, дающий своеобразную площадку биоценозу.

Обсуждение понятия аутоэкологии является рассмотрением концепции ниши, в смысле места которое занимает вид в системе. Эта концепция проверена временем за долгую историю экологии, а сам термин стал со временем приобретать различные значения, их мы рассмотрим ниже. В самом общем смысле, однако, мы можем думать о нише населения, как о том, как члены этой популяции взаимодействуют со своей средой, как биотической, так и абиотической. Другими словами, термин «ниша» означает, где организмы живут и что они там делают?

Рассмотрение взаимодействия организмов с окружающей их средой начинается с изучения того, как специфические фенотипические характеристики членов популяции позволяют им существовать в

определенной среде. Окружающая среда создает множество условий для организма: например, они должны иметь возможность получать и удерживать достаточное количество воды, выдерживать высокие или низкие температуры и получать достаточное количество питательных веществ для выживания. Многолетние исследования показали, что на уровне виды и даже популяции живые организмы часто точно подстраиваются под конкретные условия среды, в которых они живут. В последние годы все более точные подходы и инструменты позволили получить чрезвычайно подробное понимание физиологических основ функционирования организма.

Животные и, в некотором смысле, быстрорастущие растения - также могут влиять на то, как они взаимодействуют с окружающей средой посредством поведенческих средств. Например, животные могут выбирать среду обитания, в которой они проживают, и, таким образом, могут в определенной степени определять среду, которую они изменяют на протяжении всей своей жизни, а в определенном смысле и после на протяжении некоторого времени. Многие организмы перемещаются со своего места рождения на определенном этапе жизни; Хотя для растений и некоторых животных расселение является пассивным, другие виды активно выбирают, где поселиться. Поведение, конечно, является ключевым компонентом того, как большинство животных взаимодействует со своей средой. Почти все аспекты естественной истории животных имеют компонент поведения.

У большинства растений относительно небольшая способность влиять на условия окружающей среды, с которыми они контактируют. Но у растений часто есть еще один вариант, отличный от животных, а именно: они часто демонстрируют способность к существенной фенотипической пластичностью, что позволяет растению изменять свой фенотип в выгодном для себя виде, чтобы лучше соответствовать окружающей среде. Ученые давно отметили эту способность в растениях, а зоологи стали сравнительно

недавно осознавать, что многие виды животных также проявляют адаптивную фенотипическую пластичность.

Организмы животных приспосабливаются по-другому, нежели растения формируя свой жизненный цикл - то, что некоторые зарубежные авторы называют «жизненной историей», - к конкретной среде, в которой они живут. Таким образом, виды в средах с обильными ресурсами и широко распространенными угрозами могут иметь короткое время генерации и раннее размножение. И наоборот, в средах, где ресурсы более скудны, но угрозы не столь серьезны, более успешная стратегия может состоять в том, чтобы отложить репродукцию и вложиться в борьбу за ресурсы, задерживая репродукцию и в конечном счете производя меньше, но лучше подготовленное к жизни потомство.

Ни один вид не встречается во всем мире во всех экологических нишах. Поведенческие и физиологические возможности вида определяют, где вид может и где не может произойти, развиваться и размножаться. За последние несколько лет прогресс в области технологий дистанционного зондирования дал возможность визуализировать распределение условий окружающей среды с большой точностью на больших пространственных масштабах. В сочетании с мониторингом о встречах видов и, в идеале, понимая физиологические возможности видов, эти подходы к географическим информационным системам открыли новые перспективы для понимания того, как и почему приживаются те или иные виды и где они приживаются. Эти подходы также имеют большое значение для прогнозирования того, как виды будут реагировать на быстро меняющиеся условия окружающей среды. Разумеется, распределение вида - это не только функция его физиологических возможностей и других аспектов его экологии. Скорее, география и история Земли также важны. Вид не может занимать территорию, в которой у него никогда не было возможности ее колонизировать, побеждая конкурентов и расширяя свой ареал.

Следовательно, биологические и исторические факторы объединяются для определения географического ареала любого вида.

В объединении с пониманием того, как организмы взаимодействуют с окружающей их средой, - это концепция адаптации, идея о том, что естественный отбор сформировал характеристики популяций так, чтобы они хорошо соответствовали конкретным обстоятельствам в их окружающей среде. Разумеется, это не означает, что организмы оптимально адаптированы к их текущим условиям, и что каждая характеристика, представленная сообществом индивидуумов, представляет собой адаптацию для некоторых аспектов окружающей среды. Напротив, естественный отбор является лишь одним из многих процессов, которые влияют на то, как индивидуумы развиваются. В некоторых случаях преобладают процессы, отличные от естественного отбора, что приводит к тому, что популяции менее приспособлены к их текущим условиям.

Экологов все больше интересует эволюционная шкала времени. С одной стороны, стало ясно, что во многих случаях мы можем понять текущее состояние видов и целых сообществ только путем рассмотрения их в развитии. Виды не являются чистыми листами, которые должны быть сформованы путем выбора в оптимальной конфигурации для их среды. Скорее, они имеют исторически начальный момент, и отбор может работать для изменения видов.

Аналогичным образом, сообщества также имеют историю своего развития. Текущее состояние сообщества является результатом того, что виды смогли добраться до данной местности и как эти виды приспособились к этой местности. Методы включения эволюционной информации в виде филогении (или эволюционных деревьев) в настоящее время широко используются и становятся все более информативными. Эволюционные биологи ясно продемонстрировали за последние несколько десятилетий, что эволюционные изменения могут происходить очень быстро. Следовательно, популяции могут достаточно быстро адаптироваться. За сравнительно

короткое время мы можем наблюдать последствия даже в экологическом масштабе. Игнорируя этот факт, можно оказаться в не предсказуемой и опасной ситуации.

Эволюция важна в следующем отношении. Компонентами экологических взаимодействий являются виды. Изучение видообразования - как возникают новые виды - уже давно является областью эволюционных биологов, но в последние годы стало ясно, что экология может сыграть важную роль в определении темпов видообразования. В частности, концепция экологического видообразования - идея о том, что видообразование тесно связана с окружающими условиями, своего рода экологической диверсией - получила большую развитие у нескорых авторов. Следовательно, и в этом отношении экологическая и эволюционная перспективы тесно переплетаются. Наконец, в более крупных временных масштабах некоторые группы организмов сильно различаются, производя не только большое количество видов, но и занимая самые разнообразные экологические ниши. Некоторые ученые считают это явление, известное как адаптация, ответственно за большое жизненное разнообразие.

Экологическая ниша. Понятие экологической ниши.

Вопросы.

1. Три концепции экологической ниши.
2. Ниша для «специализации роли» и поиск экологических эквивалентов.
3. Популяция - персистентная ниша и механизм конкуренции.
4. Ниша использования ресурсов и понимание эволюции видовых различий.
5. Моделирование экологической ниши. Анализ ниш.

Основные понятия.

Смещение. Ситуация, когда два вида более различны в географических точках, где они пересекаются, чем между точками, где они встречаются отдельно.

**Сообщество.** Совокупность взаимодействующих популяций, занимающих определенную территорию, живой компонент экосистемы. Сообщество функционирует как динамическая единица с различными трофическими уровнями, через него проходит поток энергии и совершается круговорот питательных веществ.

**Биогеоценоз.** Исторически сложившаяся природная система биотических и абиотических факторов среды. Таким образом, луг, лес, болото, пруд мы можем назвать биогеоценозами. А вот аквариум, каплю воды, пробирку с растущими в ней микробами биогеоценозами называть нельзя - это экосистемы.

**Структура.** Под структурой сообщества обычно понимают соотношение различных групп организмов, различающихся по систематическому положению, по роли, которую они играют в процессах обмена и круговорота веществ, по месту в пищевой цепи и так далее. Таким образом, структура сообщества включает в себя ряд компонентов, таких как видовая, морфологическая и трофическая структура.

**Видовая структура.** Сообщества включает два понятия видовой состав и видовое разнообразие. Обычно в составе сообщества имеется мало видов, представленных большим числом особей и сравнительно много особей встречающихся редко. Чем многочисленнее вид, тем в большей степени он определяет процессы, идущие в сообществе. Некоторые виды, называемые индикаторными, указывают на состояние среды обитания. Во многих пресноводных водоемах, например, индикаторами являются ракообразные.

**Видовое разнообразие.** Признак, указывающий на благополучие и устойчивость сообщества - это видовое разнообразие. Чем выше видовое разнообразие, тем больше экологических ниш и тем шире возможность адаптации сообщества к изменившимся условиям среды.

**Морфологическая структура.** Морфологическая структура - это его пространственная организация.

Конкуренции. Экологические взаимодействия, в которых два вида видов негативно влияют друг на друга, потребляя общие ресурсы или с помощью конвергенции других вредных средств.

Сходимость. Развитие возрастающего сходства с течением времени, обычно применяется к видам, которые несколько не связаны эволюционно.

Нишевое измерение. Экологическая переменная, по которой характеризуется ниша вида, например размер корма, и обычно представляется в виде оси графика.

Полиморфизм. Наличие двух или более форм, различающихся по морфологии или каким-либо другим образом в одной и той же популяции. Экологическая переменная, вдоль которой характеризуется ниша вида, например, размер пищи, и типично представленная как ось полиморфизма графа.

Популяция. Население. Населяющие виды. Те индивидуумы вида, которые происходят в определенном месте.

Статистика роста популяции. Коэффициент на душу населения, при котором численность населения изменяет численность, обычно рассчитывается как коэффициент рождаемости за вычетом смертности.

Концепции экологических ниш.

Может показаться неожиданным, что термин, столь распространенный в популярных изданиях, экологическая ниша, имеет среди ученых различные значения. Каждое значение из которых имеет ассоциированную концептуальную основу. В современной экологической литературе можно выделить четыре основных аспекта в представлении об экологической нише:

- 1) пространственная ниша, включая комплекс благоприятных экологических условий. Например, насекомоядные птицы ельника-черничника обитают, кормятся и гнездятся в различных ярусах леса, что в значительной степени позволяет им избегать конкуренции;

2) трофическая ниша. Выделяется особо из-за огромной важности пищи как экологического фактора. Разделение пищевых ниш у организмов одного трофического уровня, обитающих совместно, позволяет не только избежать конкуренции, но и способствует более полному использованию пищевых ресурсов и, следовательно, увеличивает интенсивность биологического круговорота вещества. Например, шумное население «птичьих базаров» создает впечатление полного отсутствия какого-либо порядка. На самом деле, каждый вид птиц занимает строго определённую его биологическими особенностями трофическую нишу: одни кормятся у берега, другие – на значительном расстоянии, одни ловят рыбу у поверхности, другие – на глубине и т. д.

Трофические и пространственные ниши различных видов могут частично перекрываться (принцип экологического дублирования). Ниши могут быть широкими (неспециализированными) и узкими (специализированными).

3) многомерная ниша, или ниша как гиперобъём. Представление о многомерной экологической нише связано с математическим моделированием. Все множество сочетаний значений экологических факторов рассматривается как многомерное пространство. В этом огромном множестве нас интересуют только такие сочетания значений экологических факторов, при которых возможно существование организма – этот гиперобъём и соответствует понятию многомерной экологической ниши.

4) функциональное представление об экологической нише. Это представление дополняет выше указанные и основано на функциональном сходстве самых разных экологических систем. Например, говорят об экологической нише травоядных животных, или мелких хищников, или животных, питающихся планктоном, или норных животных и т. п. Функциональное представление об экологической нише выпячивает роль организмов в экосистеме и соответствует обычному понятию «профессия, специализация» или даже «положение в сообществе». Именно в

функциональном плане говорят об экологических эквивалентах – видах, занимающих функционально сходные ниши в различных географических регионах.

Местообитание организма – это место, где он живет, или место, где его обычно можно найти. Экологическая ниша – понятие более ёмкое, включающее в себя не только физическое пространство, занимаемое видом (популяцией), но и функциональную роль данного вида в сообществе (например, его трофическое положение) и его положение относительно градиентов внешних факторов – температуры, влажности, рН, почвы и других условий существования. Эти три аспекта экологической ниши удобно обозначать как пространственную нишу, трофическую нишу и многомерную нишу, или нишу как гиперобъем. Следовательно, экологическая ниша организма зависит не только от того, где он живет, но включает также общую сумму его требований к окружающей среде.

Первая концепция. Первое использование термина «экологическая ниша» появилось в докладе Р. Х. Джонсона (Roswell Hill Johnson, 1877- ?) при описании распространения божьей коровки, написанном почти сто лет назад, в 1910 году. Хотя вскоре, в 1917 году этот термин был использован американским биологом и зоологом Джозефом Гриннеллом (Joseph Grinnell, 1877-1939), которому обычно приписывают его оригинальную разработку - термин «ниша» для обозначения самой мелкой единицы распространения вида. Статья Д. Гриннелла: *Field test of theories concerning distributional control // American Naturalist, 1917, Vol. 51, N 918, p. 115-128*, где он ввёл понятие «ниша в сообществе» - «associational niche». Он подразумевал, что ниши разных видов не перекрываются, и, таким образом, определял потенциальный характер распространения отдельного вида в отсутствие взаимодействий с другими видами [1]. Смысл был очень близок к образному употреблению: экологическая ниша вида - это его «роль», «место» или «уголок» в экологическом сообществе. Таким образом один из основных примеров Гриннелла, калифорнийский кривоклювый пересмешник в южной

части Калифорнийского побережья является птицей чапаррального сообщества, которая питается в основном на земле. Добывает пищу кривоклювый пересмешник над поверхностной подстилкой и потребляет как животные, так и растительные продукты подходящего размера. Стратегия спасения от хищников у этой птицы в данной местности аналогична земным животным. Это хорошая маскировка птицы, которая в редких случаях переходит через подлесок, только когда ей угрожают.

Тот факт, что в мире существует множество характерных мест обитания и видов пищи с сопутствующими поведенческими, морфологическими и физиологическими адаптациями, приводит к понятию экологических эквивалентов. Они определяются как два или более вида с очень похожими характеристиками ниши, которые встречаются в совершенно разных местах. Пример - кенгуровая крыса в Северной Америке, которая точно соответствует другой разновидности грызунов пустыни Сахары. Существование экологических эквивалентов означало бы, что довольно постоянные правила определяют ниши, доступные для занятия в конкретной среде, например, в пустыне. Более того, ниши могут быть пустыми в том смысле, что подходящий вид не встречается внутри системы, возможно, потому, что он никогда туда не попадал или не мог развиваться в этой местности.

Но в какой степени действительно существуют экологические эквиваленты? Спустя десятилетия после работы Гринелла мы теперь знаем, что, хотя некоторые примеры, безусловно, могут быть найдены, возможно, чаще всего виды схожих сред (например, пустыни) среди отдаленных местностей не являются одинаковыми или часто даже похожими. Возможно, такие соображения помогли породить два других значения экологической ниши, каждая из которых содержит свой набор идей о том, как работает экологический мир.

Роль обитателей в понятии ниша имеет свои корни в работах, написанных в середине двадцатого века экологом и лимнологом Д. Э.

Хатчинсоном (1903 -1991). Эта концепция фокусируется на видах, в данном случае на их популяции, а не на окружающей среде. Существует так называемая «модель гиперобъема» Д. Э. Хатчинсона, согласно которой экологическая ниша представлена как  $n$ -мерный куб, на осях которого отложены экологические факторы. Хатчинсон формулирует экологическую нишу как количественное описание ряда условий окружающей среды, которые позволяют видам сохраниться в определенном месте. Термин сохраниться, остаться существовать означает наличие положительного или по крайней мере нулевого (безубыточного) прироста обитателей, (если прирост отрицательный, популяция сокращается до полного исчезновения). Примером фактора состояния окружающей среды является температура. Вторым примером может быть влажность для организмов на суше или освещенность для организмов в водной среде. Если мы представим условие окружения (фактор среды) осью графика, диапазон представляет собой интервал вдоль этой оси, например, температуру от 0С до +30С (рисунок 1). Второй интервал, например, для относительной влажности, может составлять от 20% до 80% вдоль оси влажности. У нас может быть столько разных экологических осей, сколько необходимо для характеристики скорости роста популяции ( $r$ ).

Если скорости роста популяции  $r$  для данной оси некоррелирован со значениями переменных другой оси (например, если диапазон температур, допускающий скорости роста популяции  $r$  больше или равное 0, одинаков для любого значения влажности), то ниша является прямоугольной (как на рисунке 1). Иначе он будет иметь другие формы. Хатчинсон обозначил свою концепцию громоздким  $n$ -мерным гиперобъемом, представьте себе три или более экологических оси.

Более кратко обозначенная фундаментальная ниша - та часть нишевого пространства, где популяция видов может сохраняться. Основная ниша визуализируется как находящаяся в отсутствии других видов, которые

конкурируют с данным видом за ресурсы и тем самым влияют на его сохранение.

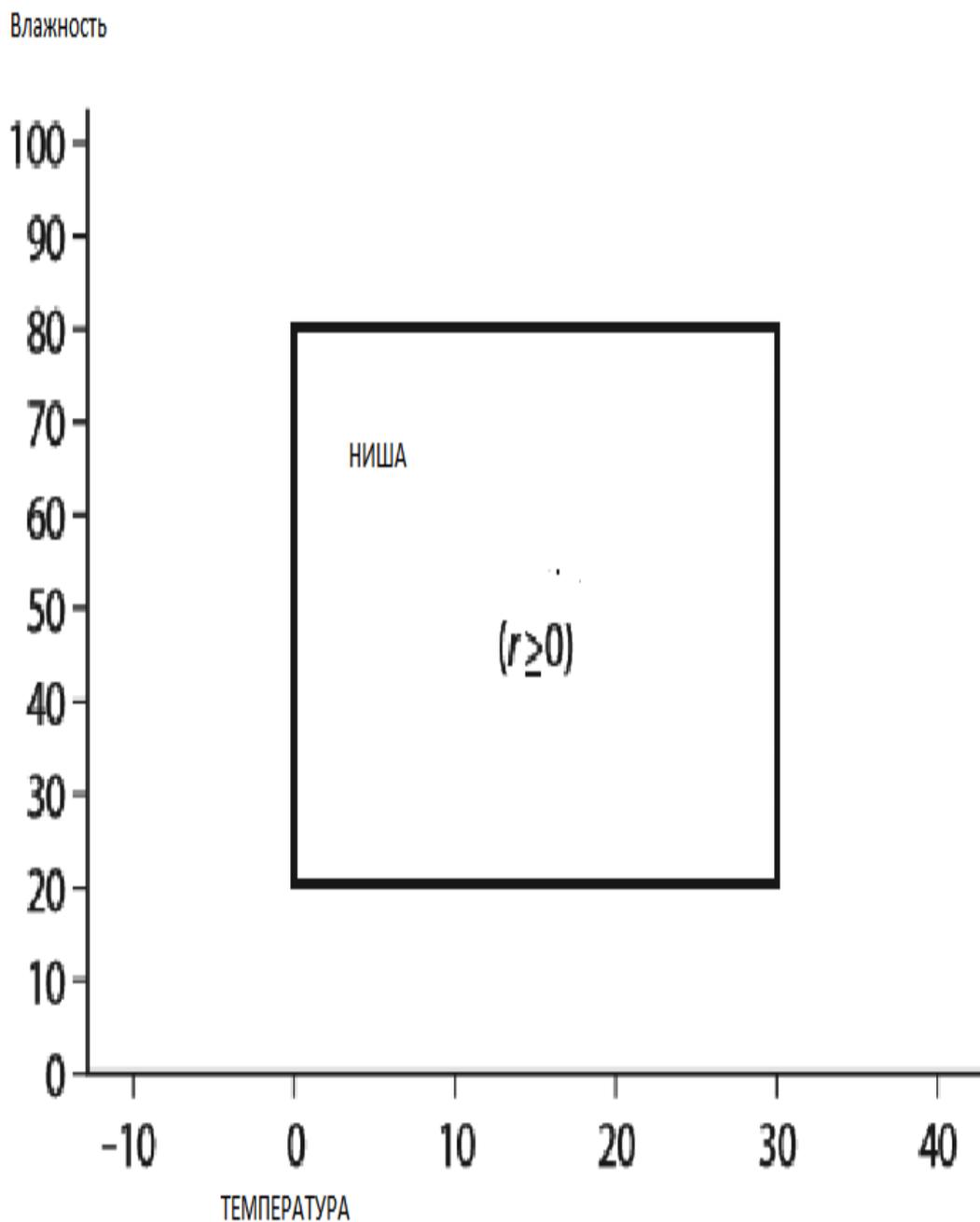


Рисунок 1. Пример ниши сохранности популяции Хатчинсона. Прямоугольник охватывает диапазоны температуры и влажности, в которых популяция видов может сохраняться (где  $r$  больше или равно 0).

Чтобы объяснить это последнее обстоятельство, Хатчинсон определил «реализованную нишу» как часть фундаментальной ниши, не пересекающейся с фундаментальными нишами конкурирующих видов, плюс эта часть, перекрывающая конкурирующие видовые ниши, где данный вид все еще может сохраняться (иметь скорости роста популяции  $r$  больше или равное 0).

Экологическая ниша — место, занимаемое видом в биоценозе, включающее комплекс его биоценологических связей и требований к факторам среды. Дж. Гриннел (1917) определил экологическую нишу как функциональную роль и положение вида в сообществе. В настоящее время определение Гриннелла принято называть пространственной нишей (по смыслу термин ближе понятию местообитание), а определение Элтона называют трофической нишей (экологическая ниша представляет собой сумму факторов существования данного вида, основным из которых является его место в пищевой цепочке. В настоящее время доминирует модель гиперобъема Д. Э. Хатчинсона. Модель представлена как  $n$ -мерный куб, на осях которого отложены экологические факторы. По каждому фактору у вида есть диапазон, в котором он может существовать (экологическая валентность). Если провести проекции от крайних точек диапазонов каждой оси факторов, мы получим  $n$ -мерную фигуру, где  $n$  — количество значимых для вида экологических факторов. Модель в основном умозрительна, но позволяет получить хорошее представление об экологической нише. По Хатчинсону экологическая ниша может быть:

- фундаментальной — определяемой сочетанием условий и ресурсов, позволяющим виду поддерживать жизнеспособную популяцию;
  - реализованной — свойства которой обусловлены конкурирующими видами.
- Экологическую нишу, определяемую только физиологическими особенностями организмов, называют фундаментальной, а ту, в пределах которой вид реально встречается в природе, — реализованной.

Реализованная ниша - это та часть фундаментальной ниши, которую данный вид, популяция в состоянии удержать в конкурентной борьбе.

Модель экологической ниши, предложенная Хатчинсоном, довольно проста: достаточно на ортогональных проекциях отложить значения интенсивности различных факторов, а из точек пределов толерантности восстановить перпендикуляры, то ограниченное ими пространство и будет соответствовать экологической нише данного вида (рис. 1). Экологическая ниша — это область комбинаций таких значений факторов среды, в пределах которой данный вид может существовать неограниченно долго. Например, для существования наземного растения достаточно определенного сочетания температуры и влажности, и в этом случае можно говорить о двумерной нише. Для рыб, живущих в море уже надо кроме температуры еще как минимум два жизненно важных условия — соленость и концентрация кислорода. Получилась трехмерная ниша. Тогда уже следует говорить о трехмерной нише, и т. д. На самом деле этих факторов множество и ниша многомерна. Концепция Хатчинсона важна по нескольким причинам. Во-первых, он дает точный, количественный способ характеристики экологической ниши. Во-вторых, он фокусируется на том, что сам вид делает, а не на том, чтобы существо существовало или не существовало в сообществе (последнее является концепцией «перерыва» Гриннелла). Таким образом, экологические эквиваленты не обязательно ожидаются и, если они не встречаются, это не противоречит концепции: для Хатчинсона нет «пустых ниш». Однако такая четкая формулировка ниши имеет свои недостатки. Главным из них, возможно, является трудность выяснения того, что ниша такого вида действительно существует в природе? Предположительно, для каждой точки  $n$ -мерного гиперобъема, скажем, для каждого значения температуры и влажности, нужны популяции культуры или иначе определить скорость роста популяции  $r$ . Эта своего рода конгломерация повторяется для разных точек, пока не будет всех комбинаций температуры и влажности, для которых обитатели могут

сохраняться. Трудность такого решения для всех легко представить, кроме может, быть микроорганизмов.

Вторая проблема заключается в том, что некоторые характеристики ниши, которые концептуализировал Гриннелл, нелегко упорядочить вдоль экологической оси. Примером является размер пищи: в любом конкретном реальном месте еда поставляется в разных размерах (вместо того, чтобы иметь один размер пищи для каждого места). Конечно, можно использовать средний размер пищи, но такая концепция не столь правдоподобна, как использование средней температуры, потому что животные ежедневно сталкиваются с различными размерами пищи. Животные определенного размера тела и, следовательно, определенного размера органов пищеварения, например, рта, имеют ограничения на предельные значения размера пищи, которые могут потребляться: слишком большие предметы нельзя проглотить, а слишком маленькие не могут быть обработаны в полной мере и эффективно в энергетическом смысле (экономически выгодным способом). Следовательно, желательна большая конкретизация, чем средний размер пищи, доступный в определенном месте. В-третьих, ниша Хатчинсона является односторонней в том смысле, что она предполагает довольно пассивные виды, которые не влияют на другие виды в сообществе, таким образом, что в конечном итоге возвращается к данному виду. В-четвертых, Хатчинсон фокусируется почти исключительно на одном типе экологического взаимодействия, конкуренции между видами. Его различие между фундаментальной и реализованной нишей. Таким образом, его концепция была не столь содержательной, как у Гриннелла. Отчасти в качестве реакции на последние два недостатка Джонатан Чейз и Мэтью Лейболд существенно расширили нишу сохранения обитателей. Они определяют нишу как общую спецификацию условий окружающей среды или переменных, которые позволяют видам иметь скорости роста популяции  $r$  больше или равной 0 вместе с эффектами этого вида на эти экологические переменные.

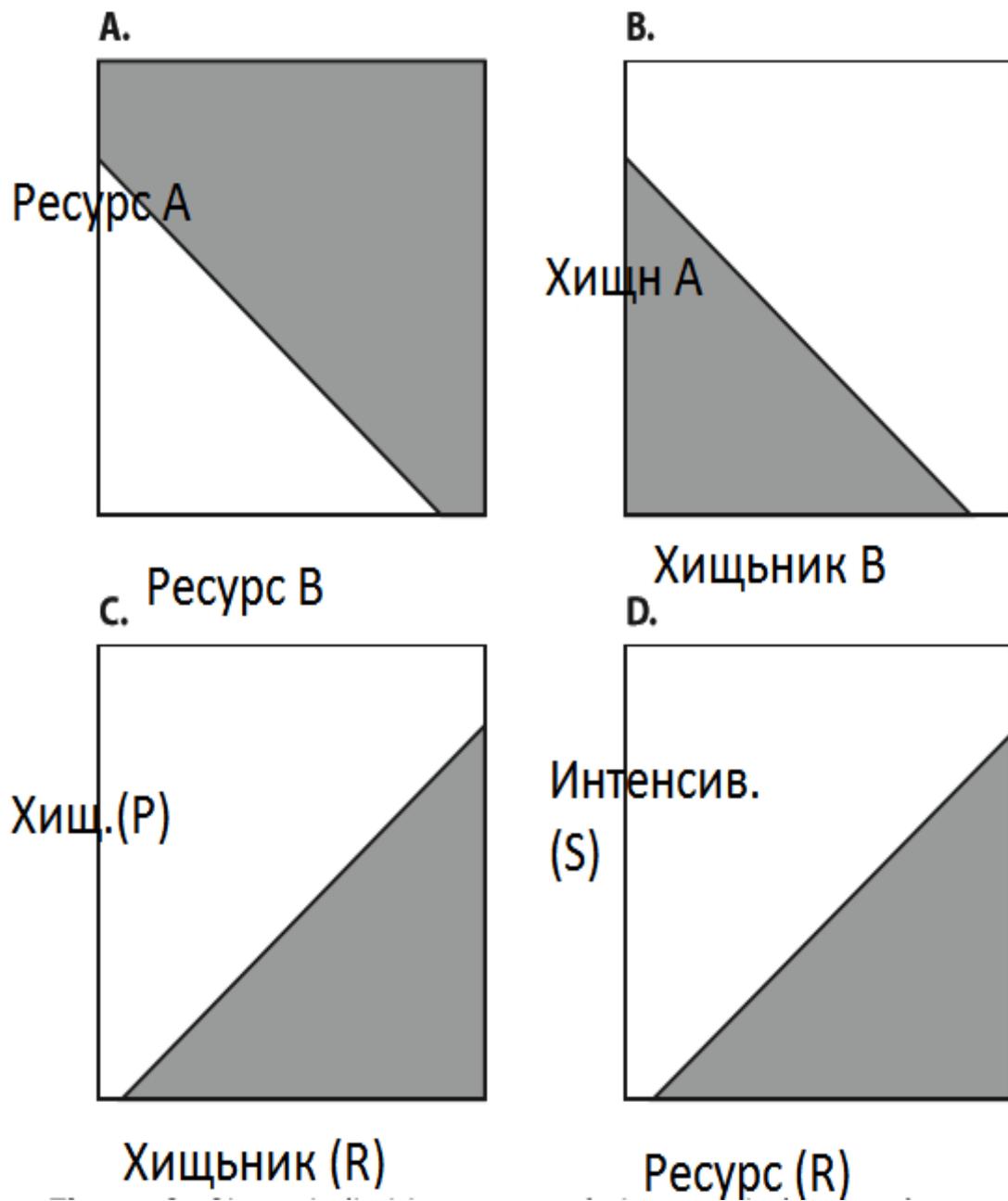


Рисунок 2. Концепция погони за постоянством популяции. Каждая панель имеет две области, заштрихованную область, где  $r$  больше или равно 0 и незаштрихованная область, где  $r < 0$ . Ниша является заштрихованной областью. (A) вид с двумя замещаемыми ресурсами (оси измеряют плотность источника); (B) вид с двумя хищниками; (C) вид с хищником и ресурсом; (D) вид со стрессом и источником. ( по Chase, Jonathan M)

Оси ниш довольно широко осмыслены и могут включать в себя множество факторов, воздействующих на обитателей и наоборот. Примеры включают количество данного ресурса, обилие данного хищника и степень физического напряжения, такого как скорость ветра (рисунок 2).

Таким образом, можно включить эффекты видов в условия окружающей среды, и можно указать конкретную область нишевого пространства, где вид имеет  $r$  больше или равной 0 (рисунок 2).

Хотя эта модель представляет собой значительное улучшение концепции ниши популяции, операционная трудность измерения все еще существует: определение ниши для рисунка 2 (Чейз и Лейболд) не намного проще, чем для рисунка 1 (Хатчинсон).

Ниша использования ресурсов.

Исключительно оперативная концепция экологической ниши, сформулированная двумя экологами Робертом Макартуром и Ричардом Левинсом - это ниша использования ресурсов. Как и в популяционной нише, ниша использования ресурсов является количественной и многомерной, но она полностью фокусируется на том, что фактически делают члены видовой популяции в некоторой местности, в частности, как они используют ресурсы. Относительное использование (1/4 использования) ресурсов вдоль заданной оси ниши может быть описано как частотное распределение или гистограмма. Возьмем, например, размер корма оси. Мы можем (рис. 3, сверху) нарисовать гистограмму, показывающую долю пищи разных размеров, потребляемую всеми членами, объединенными в данной популяции. Например, доля продуктов питания всего населения от 5 до 6 мм. Если у нас есть второе измерение, скажем, высоту кормления, мы можем изобразить долю продуктов питания, съеденных на разной высоте в растительности. Эти два могут быть объединены как совместное распределение или трехмерная гистограмма (рис. 3, внизу), и это может быть далее обобщено (хотя графически это сделать не легко) для столь многих измерений, которые экологи считают важными для описания использования

ресурсов населяющими видами. Широкая классификация видов осей ниш состоит из среды обитания, типа пищи и времени. В пределах среды обитания выделяются микросреды обитания и макросреды обитания, в соответствии с которыми микросреды имеют меньший пространственный масштаб (например, высоту в растительности), чем макросреда обитания (например, растительная зона, такая как тропические леса или пустыня). В пределах типа пищи можно различать пищу по твердости. В течение времени можно различать суточную и сезонную активность.

Ниша использования ресурсов немедленно освобождает нас от проблемы с формулировкой Хатчинсона о том, что некоторые переменные окружения нельзя описать с помощью только среднего. Действительно, ниша использования ресурсов - это не более чем точно сформулированное описание естественной истории вида: его среды обитания, видов пищи и периодов активности. Такая естественная история может включать в себя непривилегированные места обитания и время активности для поведения, такого как побег хищника и спаривание, все характеризующиеся его осями ниши. Таким образом, у нас есть нишевая концепция, которая точно программирует то, что экологи измеряют в любом случае.

Экологические эквиваленты.

Экологические эквиваленты – называют виды, занимающие аналогичные экологические позиции, или ниши, в экосистемах разных континентов или областей. Например, в Евразии в степных экосистемах сайга и бизон (до его истребления) в Северной Америке, или в лесных экосистемах Евразии обыкновенная черника, а на Дальнем Востоке и Северной Америке замещающая ее черника овальнolistная [2].

В раннем исследовании пастбищных птиц, обитающих в отдаленных местах - Канзасе, Чили и Калифорнии-Коди, было обнаружено, что каждая община содержит примерно одинаковое количество видов одного и того же экологического типа: три или четыре воробьиных, более крупный вегетарианский типа тетерева види два или три хищника. Было выявлено 20 пар экологических эквивалентов между двумя средиземноморскими системами: Чили и Калифорния. Однако более поздние исследования Коди в других средиземноморских системах, включая Сардинию и Южную Африку, показали менее выраженную картину, особенно для последних, чьи растительные сообщества были очень разными.

В отличие от птиц, растения в чилийских и калифорнийских системах демонстрировали небольшую конвергенцию и приспособления на уровне сообщества. Например, древесная растительность в Чили включает в себя меньше всего покрова нижнего яруса, но больше видов и имеет большее разнообразие уровней высоты яростности, чем в Калифорнии. Тем не менее, основные формы роста, например, широколиственные вечнозеленые листопадные сходны даже в отношении числа видов, хотя в Калифорнии отсутствуют некоторые формы, существующие в Чили, например, кустарники со стеблем шиповидной формы - кажущаяся пустая ниша. Большинство сходств между формами роста среди растений с очень разными эволюционными линиями встречаются довольно часто. Ярким примером могут служить американские кактусы и африканские эуфорбы (растение-суккулент, представители африканских молочаев).

Пожалуй, наименьшее доказательство экологических эквивалентов после систематического поиска среди колубридных змей (род неядовитых змей семейства ужеобразных) Северной, Центральной и Южной Америки. Кэдл и Грин находят несколько экологических эквивалентов и мало свидетельств сходства сообщества.

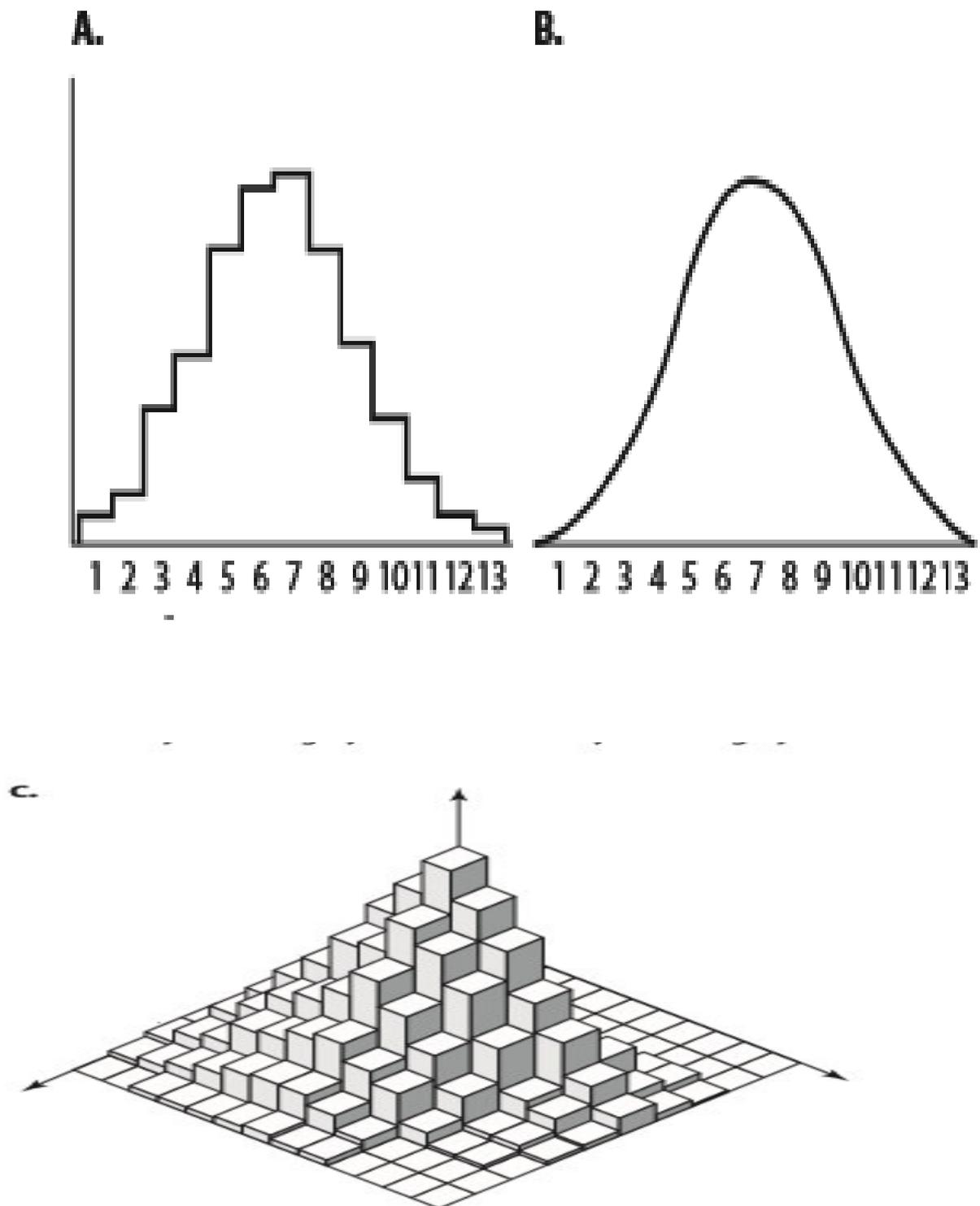


Рисунок 3. Пример использования ресурсов. (А) Одномерная ниша, где размер - размер добычи. Числа дают категории размера добычи; (В) одинаковое использование сглажено; (С) использование двух размеров ресурсов, размера добычи и высоты кормления. (по Schoener, 1986 г.)

Вместо этого в некоторых сообществах некоторые типы явно отсутствуют, например, хищники дождевых червей, ночные древесные ящерицы и лягушки. Вероятно, самая большая работа по конвергенции и экологическим эквивалентам была проведена на ящерах. Первоначальное исследование, опять-таки сравнивающее Чили и Калифорнию, показало конвергенцию как по характеристикам сообщества, так и по индивидуальным особенностям ниши - микросредам, дневной активности и типу пищи. В другом крупном исследовании Эрик Пианка обнаружила меньше доказательств сходства в характеристиках сообщества, чем разница между ящерицами трех систем теплых пустынь Северной Америки, Австралии и Африки. Тем не менее, иногда встречаются поразительные экологические эквиваленты, такие как поразительное сходство между рогатой жабой Северной Америки и тернистым дьяволом Австралии (рисунок 4).

Примеры экологических эквивалентов наиболее впечатляющи, когда виды из самых разных местностей относительно не связаны с точки зрения эволюционного происхождения. Эволюция приводящая к одной и той же морфологии и поведению, по-видимому, поддерживает идею ниши как функционального оптимума. Характерные для отдельных типов сообществ, например, в пустынях. В которые неоднократно эволюционируют виды. Тем не менее, правдоподобная гипотеза отсутствия конвергенции заключается в том, что основные эволюционные запасы настолько различны, что эволюция слишком ограничена, чтобы добиться значительной конвергенции. Мелвилл, Хармон и Лосус недавно исследовали две семьи ящериц, *Iguanidae* и *Agamidae*, Северной Америки и Австралии, соответственно, которые достаточно тесно связаны с принадлежать к тому же роду (*Iguania*), даже если они были 150 миллионов лет географически.

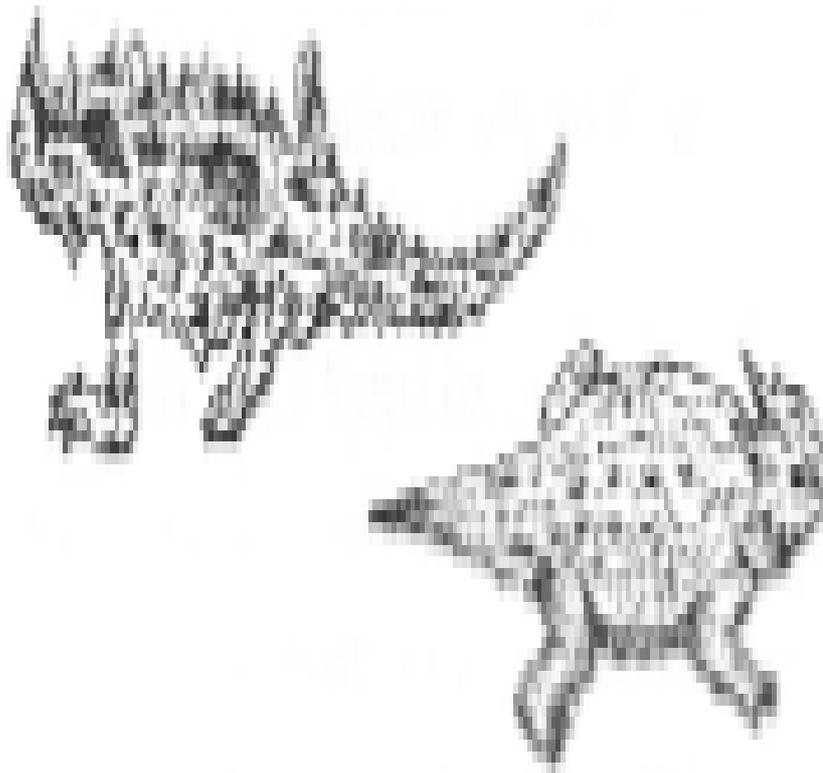


Рисунок 4. Пример экологических эквивалентов: рогатая жаба (*Phrynosoma platyrhinos*) североамериканских пустынь и тернистый дьявол (*Moloch horridus*) австралийских пустынь. (по From Pianka, E. R. 2000.)

Используя подход, который учитывает эволюционную связанность, они нашли сближение в использовании мест обитания и морфологии опорно-двигательного аппарата, включая пары экологических эквивалентов, между двумя пустынями.

Другим примером сближения между относительно близкородственными видами являются ящерицы Аноли с крупных островов Вест-Индека: Куба, Эспаньола, Ямайка и Пуэрто-Рико. Здесь различные виды экоморфов, занимающие одну и ту же микросреду, независимо эволюционировали на отдельных островах. Было обнаружено, что пять разных функционально различимых морфологических признаков - телосложение, форма тела, форма головы, ламелла (гребни на пальцах ног) и половой диморфизм - сходятся между разными островами в зависимости от сходства мест обитания. Например, ящерицы, живущие на земле и низкие стволы, более похожи между Кубой и Эспаньолой, чем те, кто находится в экоморфозе (например, живущие в кроне дерева), происходящие одновременно на одном острове и с которым они более тесно связаны.

Последний недавно обнаруженный пример сближения встречается в совершенно другой группе: паукообразные пауки рода *Tetragnatha* Гавайских островов. Блэкледж и Гиллеспи обнаружили, что пауки, обитающие на разных островах, создали удивительно похожие паутины. Эти сближения к экологической равнозначности, которые они назвали «эготипами» (этология - это исследование поведения, и это подчеркивает поведенческое сходство), происходило независимо в эволюции. Как и австралийская игуана, рассмотренная выше, группа в целом состоит из относительно тесно связанных видов. Хотя доказательства экологических эквивалентов, неоднозначны, все больше и больше примеров выходят на свет, которые делают старую концепцию Гриннелла актуальной. Как предположил Шлютер, в той степени, в которой экологические эквиваленты существуют и независимо эволюционируют, морфология, физиология и поведение должны сдерживать эффективность использования ресурсов и других факторов,

характерных для конкретных видов экосистем (например, пустынь), может быть экологические эквиваленты отмечают пики в адаптивном ландшафте.

Механизмы конкуренции.

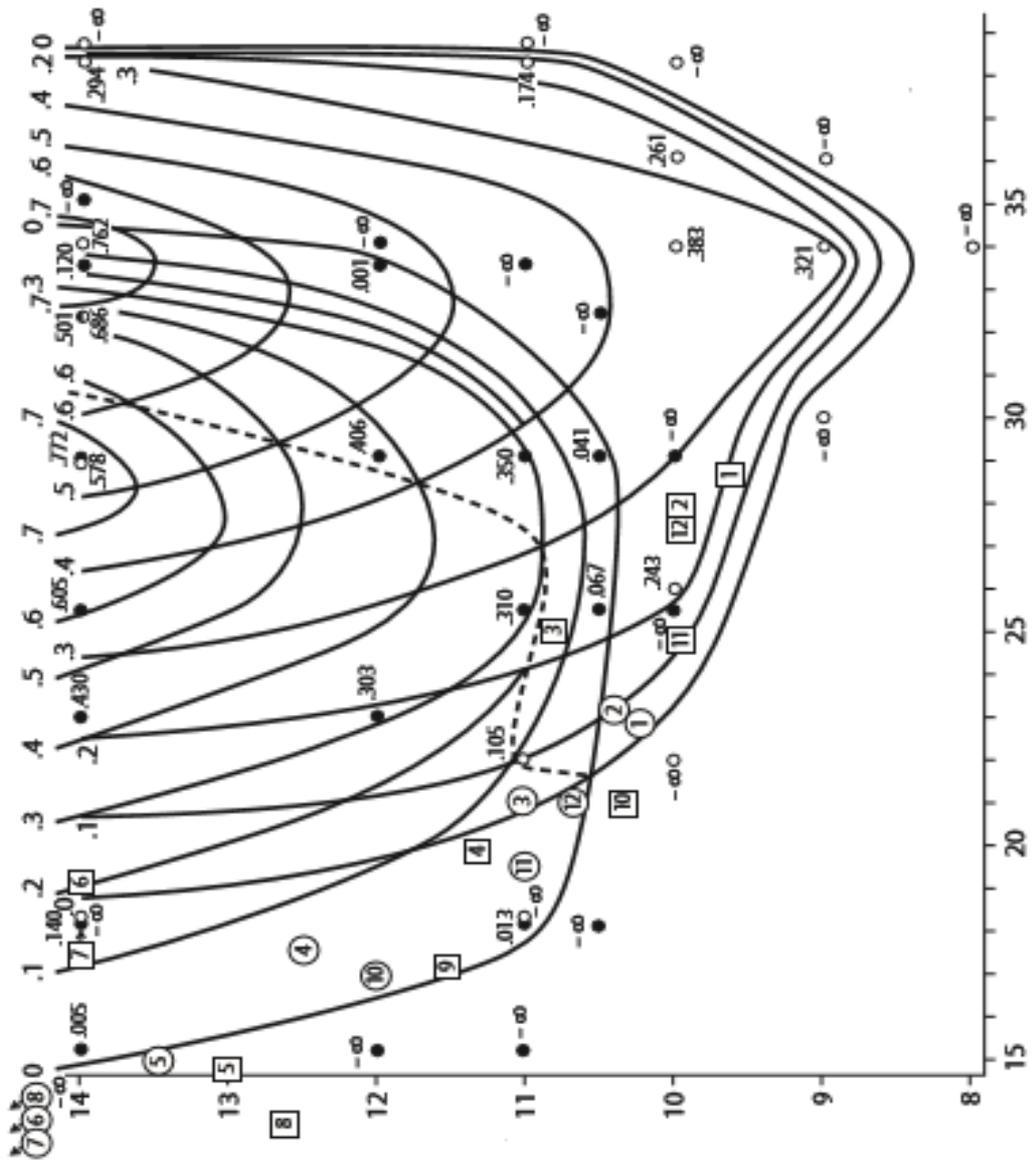
Магуайр в 1973 году среди первых построил график прироста численности для реальных видов в зависимости от размеров ниши и сделал прогнозы относительно конкурентных результатов среди них. В 1950-х годах Берч изучил несколько видов жуков, заражающих хранящееся зерно в Австралии. На рисунке 5 показан график Магуайра по данным Берча, зависимости численности жуков относительно температуры и влажности. Изоклины положительных значений прироста  $r$  вплоть до нуля (без прироста популяции) показывают разные закономерности для двух видов, так что *Calandra oryzae* имеет более высокий прирост для более низких температур и несколько более сильных влаги, чем игуанообразной ящерицы *Rhizopertha dominica*. Пунктирная линия на рисунке 5 разделяет области нишевого пространства, где один против другого вида имеет более высокий прирост. Предполагая отсутствие других факторов, окружающая среда на одной или другой стороне линии будет благоприятствовать тому или иному виду жука в конкуренции.

Чтобы проиллюстрировать их представления о нише популяционной устойчивости, Чейз и Лейболд повторяют данные Тилмана для двух видов диатомовых водорослей: Астеринелла и Циклотелла (рис. 6). Ситуация несколько сложнее, чем показанная на рисунке 2, потому что ресурсы не могут быть заменены, что означает, что водоросли могут выживать только на одном ресурсе или минимальном количестве каждого ресурса для того, чтобы прирост был больше или равно 0. Для двух таких видов сосуществование возможно, если каждый вид может просто выжить ( $r$  равно 0) для одного из двух ресурсов. В эксперименте Тилмана ресурсы представляют собой питательные вещества: силикат ( $\text{SiO}_2$ ) и фосфат ( $\text{PO}_4$ ), и уровни каждого из них можно контролировать в лаборатории.

Asterionella является специалистом по SiO<sub>2</sub>, а Cyclotella - по PO<sub>4</sub>. Из кривых роста отдельных видов на отдельных ресурсах можно прогнозировать области нишевого пространства (графики концентрации SiO<sub>2</sub> в зависимости от концентрации PO<sub>4</sub>), где каждый вид имеет более низкую величину прироста равную 0 и, следовательно, ограничен другим ресурсом. В этом регионе (рис. 6B) вид может сосуществовать. За пределами этого региона выигрывает тот или иной вид, в зависимости от того, какой ресурс является более обильным. Такие эмпирические исследования впечатляюще успешны в строго контролируемых условиях лаборатории, но их очень трудно выполнять в полевых условиях.

Чейз и Либолд смогли найти только одно такое полевое исследование, опять же Тильман (и Ведин), в котором несколько видов растений различаются по их способности утилизировать азот из почвы. Эти относительные способности использовались довольно успешно для прогнозирования соревновательных результатов вдоль естественного градиента азота. Вероятно, практические трудности в значительной степени объясняют, почему ниша народонаселения - это концепция с главным образом теоретической.

Кажется наиболее вероятным, что легче будет относиться к организмам с такими размерами и поведением, которые позволяли бы их популяциям сохраняться в небольших пространственных единицах (иногда называемых микрокосмами).



Использование ресурсов и понимание эволюции различий видов.

Насколько похожи и могут ли сосуществовать виды? Ответ был получен в условиях для видов, имеющих небольшое количество экологических требований или типов ресурсов. Что, если виды питаются широким разнообразием ресурсов, таких как продукты разного размера, находящиеся в разных ярусах растительности и предпочитая различные температуры?

Интенсивное использование популяцией природных ресурсов поддерживается высоким постоянным уровнем воспроизведения потомства. В изолированной группе женские особи почти постоянно беременны, но внутриутробная смертность и смертность потомства настолько велики, что лишь немногие доживают до зрелого возраста. Тем не менее родник жизни неиссякаем, и всегда существует некоторая потенциальная популяция, готовая поглотить любой избыток пищи, который может появиться в высокоурожайный год. Группа всегда может быстро возместить потери, понесенные ею в период острой нехватки пищи, если только численность ее не упала до чрезмерно низкой. Концепция, к которой многие демографы пришли на основании наблюдений над жизнью простых сообществ и популяций животных, состоит в том, что популяция фактически стремится сохранить постоянную численность, и эта цель всегда более или менее достигается.

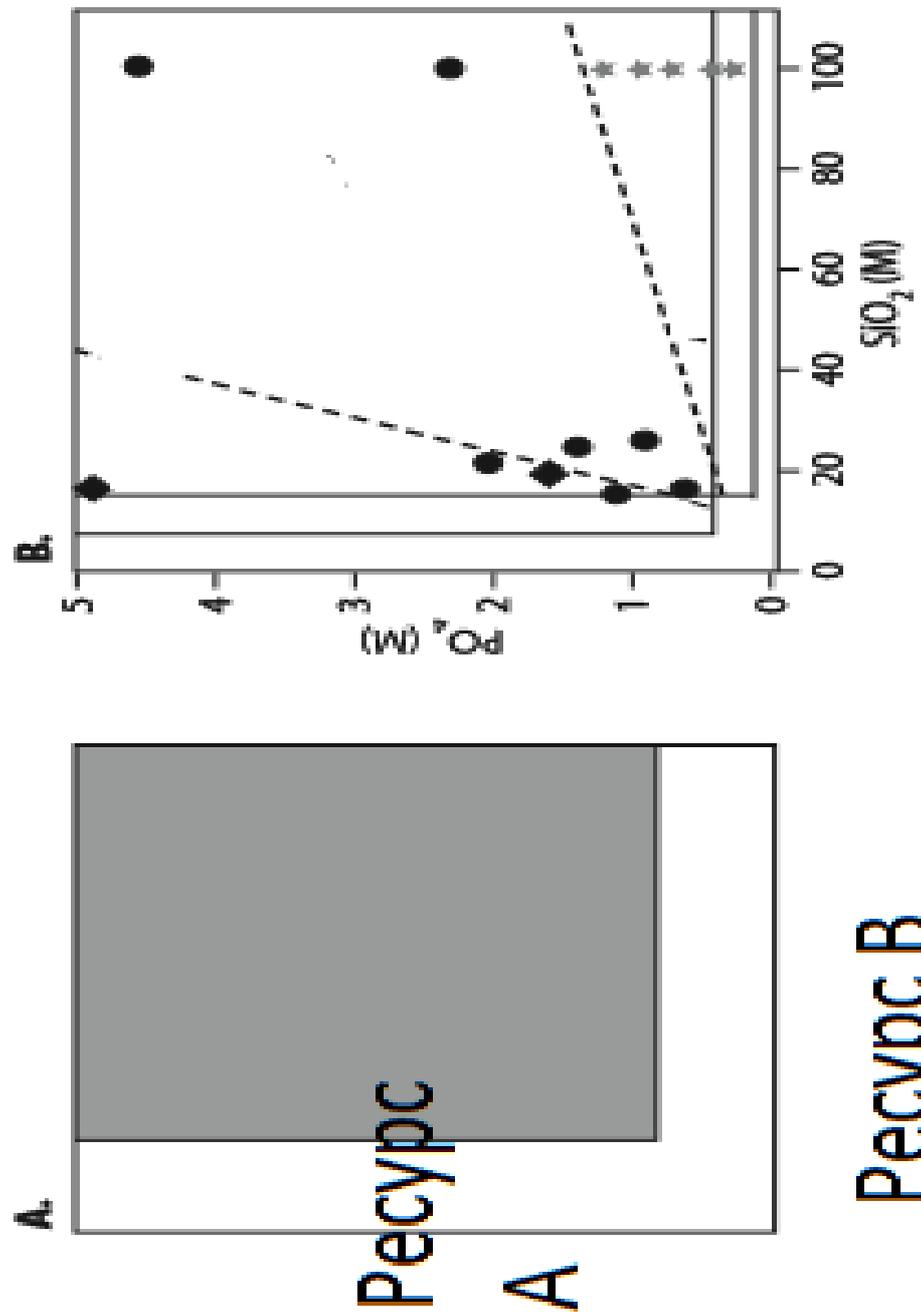


Рисунок 6. (А) Ниша сохранения поголовья (затененная область) для основных ресурсов. (В) Диапазоны сосуществования и исключения для двух видов диатомовых водорослей, конкурирующих за два основных ресурса в хемостатах. (По Chase and Lei bold, 2003 г.

Эта ситуация касается хищников, таких как калифорнийский трэшер Гриннелла, которые едят большое разнообразие насекомых и других членистоногих, которые, в свою очередь, имеют свои собственные популяции с их собственными характеристиками ниши. В статье 1967 года, в которой Мак Артур и Левинс продвигали нишу использования ресурса. Главная цель состоит в понимании того, как подобные конкурирующие виды могут приспособиться и при этом все еще сосуществовать. Иногда говорят, что виды не могут сосуществовать, если они занимают одну и ту же нишу, но теория Мак Артура и Левинса также утверждает, что если ниши вида слишком похожи (слишком много перекрытий ниши), они все еще не могут сосуществовать. Чтобы это проиллюстрировать, представьте себе два вида с одномерной нишей на рисунке 7. Этот размер может быть размером пищи, и один вид, как правило, потребляет более крупную пищу в среднем, чем другой. Если ниши слишком близки (рис. 7А, слева), они слишком похожи (перекрытие ниши, заштрихованная область, слишком велико), а лучший конкурент устранит другого из сообщества. Эта степень близости, с которой этот вид может просто сосуществовать (любое более близкое и одно исключается), называется предельным подобием (рис. 7А, средние). Ниши могут, конечно, быть более далекими друг от друга и все еще допускать сосуществование (рис. 7А, справа).

Предельное подобие измеряется в единицах  $d / w$ , где  $d$  - расстояние между пиками, а  $w$  - ширина ниши (обычно вычисляется как стандартное отклонение распределения использования, рисунок 7В). Чем больше  $w$ , тем обобщеннее вид. У специалиста есть тонкая ниша (мелким шрифтом на рисунке 7С). В теории Мак Артура и Левинса  $d / w$  немного больше 1,0 является предельным подобием. Известно, что предельное сходство сильно варьируется, но составляет около 1 (разумеется, порядка).

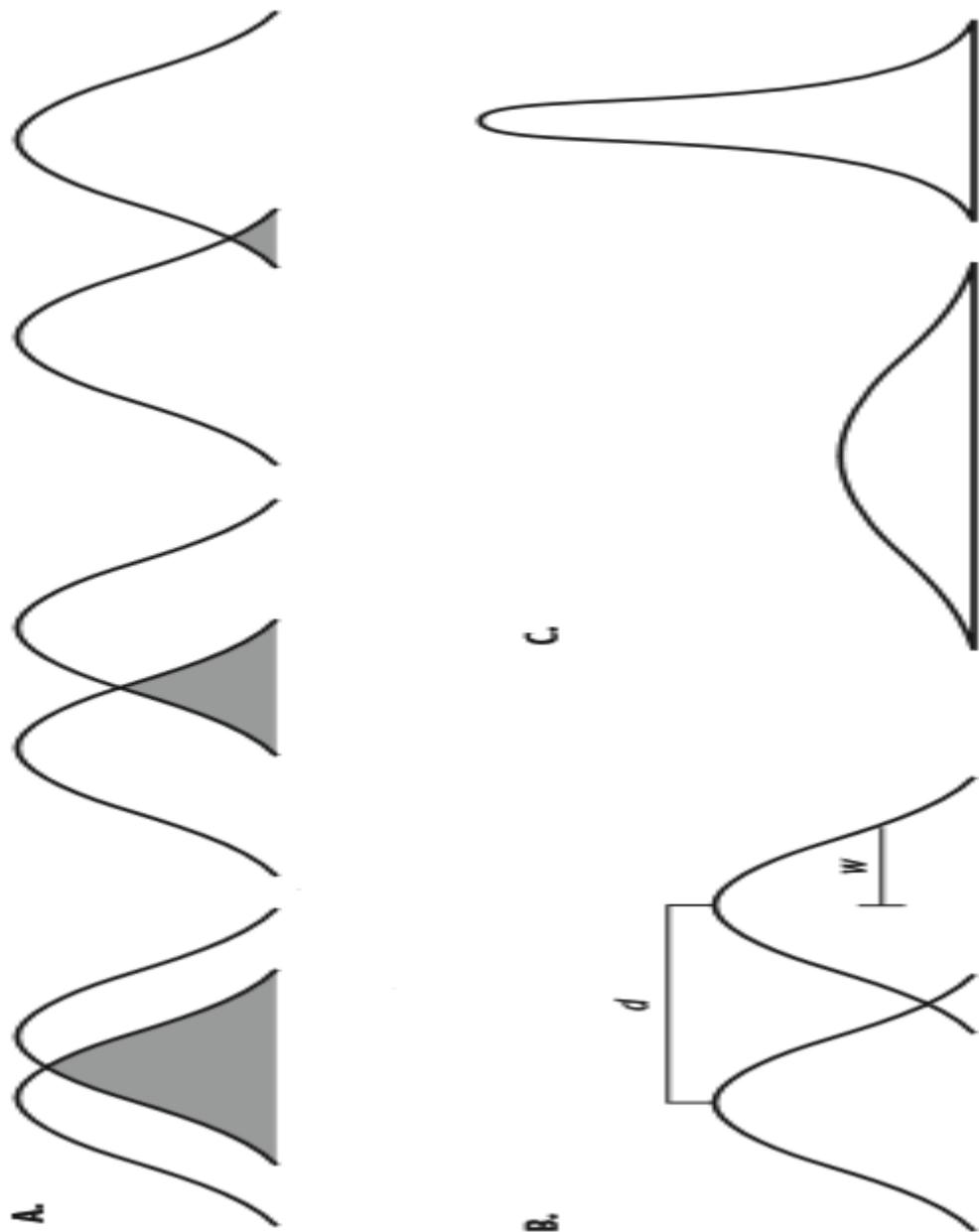


Рисунок 7. (А) Одномерные ниши использования ресурсов двух видов, не демонстрирующие сосуществования, потому что ниши слишком похожи (слева), ограничивающие виды подобия могут просто сосуществовать (посередине) и больше, чем ограничение сходства, что также позволяет сосуществовать (справа). (В) нишевое расстояние  $d$  и ширина ниши  $w$  для двух видов. (С) ниши общепринятых (крупных  $w$ ) и специализированных (малых  $w$ ) видов.

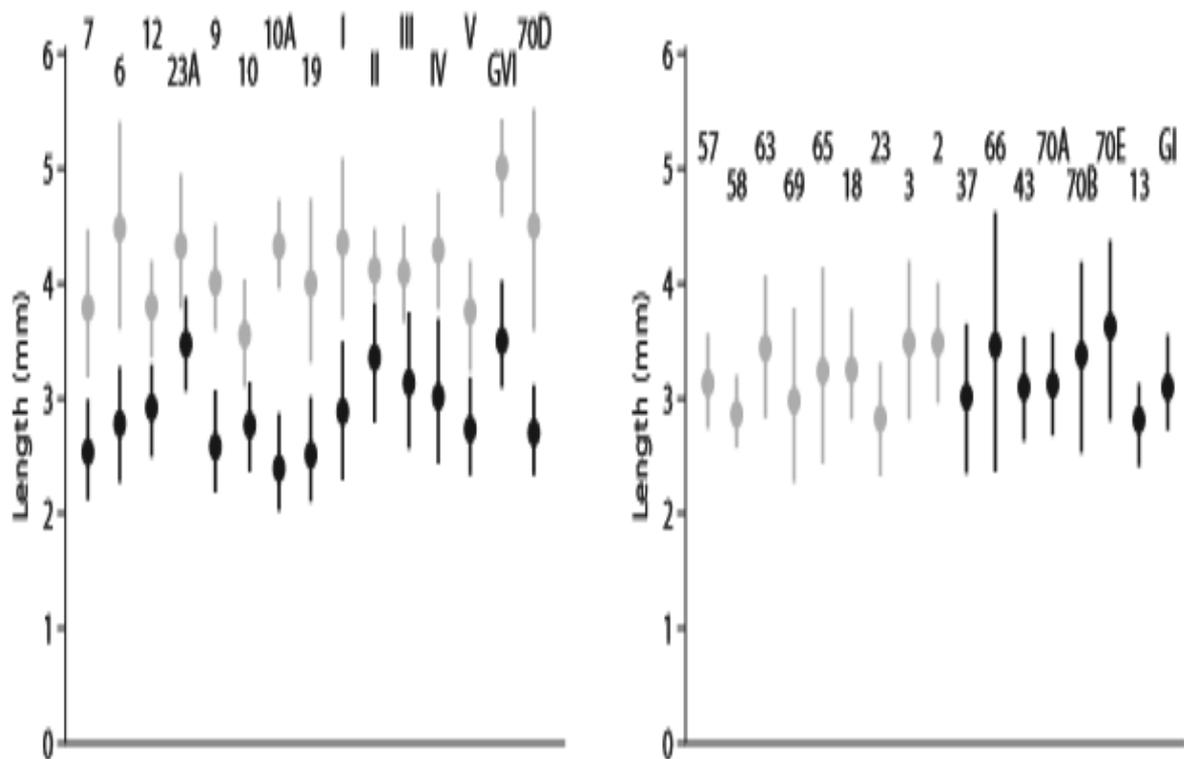


Рисунок 8. (вверху слева) Ниши использования ресурсов для размера добычи среди двух видов брюхоногих моллюсков (*Hydrobia ulva*, серые круги, *Nvvnntrosa*, черные круги). (По Фенхеля, Т. 1975.)

Действительно, иногда реальные виды отличаются почти точно этой теоретической категорией оценки. Любопытным примером могут служить две улитки (*Hydrobia*), изученные Фенхелем в Дании. Улитки глотают частицы: диатомовые водоросли и неорганические гальки, покрытые мельчайшими сидячими организмами. Один вид вторгся в ареал другого.

Ресурсные ниши видов, смещенных друг от друга, по-видимому, независимо друг от друга, в разы до  $d/w = 1$  (рис. 8, вверху слева). В соответствии с этой разницей по нише разница в размере тела (скорлупы) такова, что более крупные виды поглощают более крупные частицы (рис. 8, верхний правый угол), а размеры тела видов расходятся.

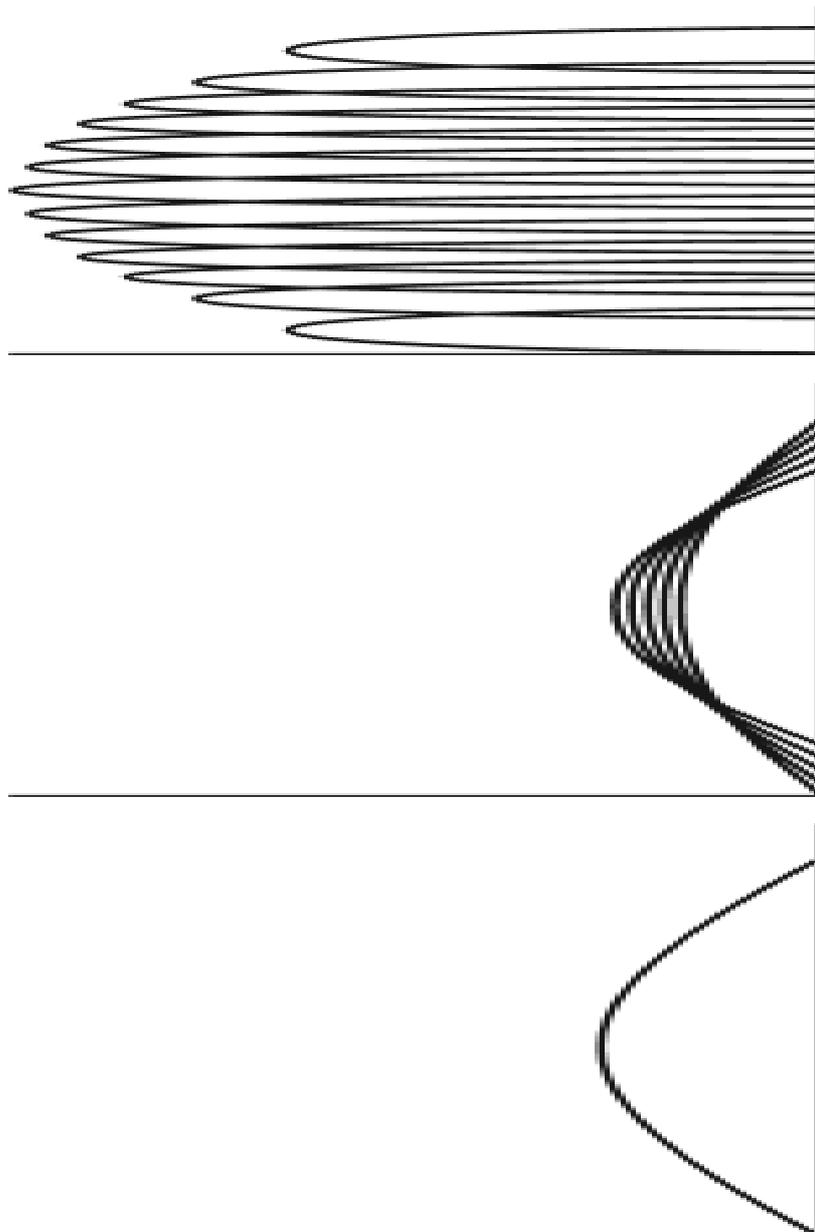


Рисунок 9. (слева) Ниша использования ресурсов популяции видов. (Средний) Население широкого профиля, чьи ниши суммируются с кривой наверху. (Справа) популяция специалистов, чьи ниши суммируются с кривой наверху. (По Клопфер, Питер Х. 1962.)

В соотношении 1,3-1,5 (рисунок 8, внизу). В соответствии с теорией Taper и Case (см. Ниже), это отношение выше, чем отношение  $d/s$  для двух использований ресурсов 1.2.

До сих пор мы представляли нишу использования ресурсов как распределение, суммирующее размерность продуктов питания или другие нишевые характеристики всех особей в популяции.

Однако индивиды могут различаться по своим нишевым характеристикам, иногда просто по случайной возможности (например, то, с чем они сталкиваются, чтобы есть), но иногда потому, что они имеют разные морфологии и поведения, которые делают их специализированными для определенной части оси ниши на графике, так же, как виды могут быть специализированными. На рис. 9 показаны две крайние возможности для таких особей. Обратите внимание, что каждая особь может быть универсальной (рисунок 9, слева) или специализированной (рис. 9, средний), в обоих случаях одинаковое использование для всех в сочетании (рис. 9, справа). Какая разница, какая из двух ситуаций имеет место? Ряд специалистов может в конечном итоге позволить особям в целом быть более обобщенным в отсутствие конкурирующих видов, и этот «полиморфизм» может даже привести к видообразованию. Такой полиморфизм, когда он измеряется в терминах тех морфологических признаков, соответствующих положению на оси ниши (например, размер оболочки, соответствующий среднему размеру частиц пищи). Это соответствовало теоретической модели, в которой доля разных видов отдельных ниш эволюционирует, когда конкурирующие виды встречаются географически. Однако в последнее время некоторые исследователи смотрели на сами ниши использования ресурсов, а не на морфологические символы, которые их отражают. Они установили, что чем больше  $w$  для всех особей, тем больше ширина межфенотипической ниши, измеряемой как стандартное отклонение  $d-s$  ниш составляющих индивидов. Остается увидеть, как именно эти, казалось бы, несколько противоречивые тенденции будут согласованы.

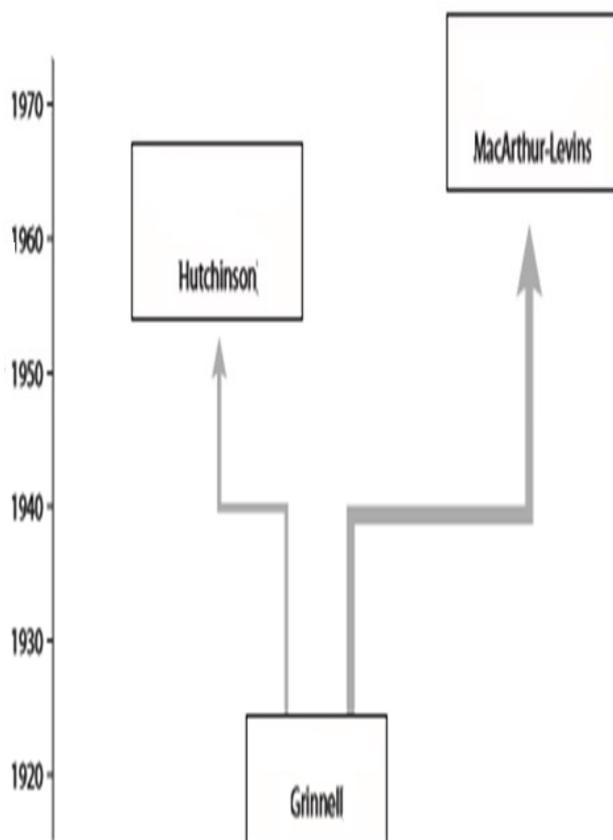


Рисунок 10. Временной график, показывающий развитие нишевых концепций.

## Моделирование окружающей среды и анализ

Недавний набор методов, называемый моделирование экологической ниши, объединяет элементы всех трех ниш, которые имеют самые большие различия в климатической нише. Второе исследование, однако, несколько больше подтвердило гипотезу в целом, в том, что сходство ниш между близкородственными видами птиц, разделенными Панамским перешейком, было больше, чем ожидалось при случайном исходе. Тем не менее, несколько противоречит основополагающему исследованию методов моделирования экологических ниш Петерсона и других, ниши редко бывают идентичны, поэтому общий ответ на самом деле смешанный, как это часто бывает в экологии и теориях описывающих жизнь.

## Заключение

Тенденции исследований, обсуждаемые в связи с тремя концепциями ниши, обобщены как эволюционное дерево на рисунке 10. На этой диаграмме более толстые стрелки указывают на большее влияние одной концепции или исследовательской программы на следующую. Обратите внимание, что все три концепции ниши, несмотря на то, что иногда они были довольно ранними, стимулировали исследования, которые активно обсуждаются в настоящее время.

## Ниша использования ресурсов

### Вопросы.

1. Сосуществование видов в постоянно меняющихся условиях.
2. Эффективность как комплексная мера индивидуальной эффективности
3. Приобретение экологической информации
4. Внутренняя коммуникация и регулирование физиологической функции
5. Расходы на энергию как один из основных центров для сосуществования
6. Ключевые инновации
7. Самозащита: иммуноэкология
8. Физиология сохранения

## 9. Перспективы

Основные понятия.

Ограничения. Они могут абсолютно ограничить определенные действия организма. Даже если все усилия в компромиссном сценарии посвящены конкретному действию, это действие не является достаточным для удовлетворения текущих потребностей организма.

Энергия. В биологии энергия, которая необходима для жизни, собирается из разрыва химических связей во время метаболических процессов. Энергия часто хранится клетками в форме таких веществ, как молекулы углеводов (включая сахара) и липиды, которые выделяют энергию при взаимодействии с кислородом.

Гормоны. Эти вещества являются химическими мессенджерами, которые переносят информацию из одной части организма (например, из мозга) в другую (например, в гонады) часто через систему транспортировки крови. Гормоны связывают рецепторы с клетками-мишенями и таким образом регулируют функцию их мишеней. Различные факторы влияют на действие гормона, включая его структуру секреции, транспортные процессы, ответ принимающей ткани и скорость, с которой гормон разрушается.

Скорость метаболизма. Расход энергии за единицу времени. Норма метаболизма обычно выражается в единицах скорости выработки тепла (в килоджоулях за единицу времени).

Характеристика организма. Это относится к характеристикам работоспособности всего организма (например, насколько быстро организм может ускориться), которые определяются физиологическими особенностями (например, составом мышечных волокон).

Компромиссы, сосуществование. Эти атрибуты относятся к потере одного качества или аспекта чего-то в обмен на получение другого качества или аспекта.

Физиологическая экология — раздел физиологии, изучающий особенности жизнедеятельности организма в зависимости от климатогеографических условий и конкретной среды обитания. Основная причина возрастания интереса к физиологической экологии — ее тесная связь с важнейшими проблемами современного мира: угрозой истощения природных ресурсов, загрязнения и отравления среды промышленными отходами и разрушения естественных сообществ. Под физиологической экологией понимают совокупность знаний о физиологических основах приспособлений (адаптации) к природным факторам среды и к сложному сочетанию их в различных физико-географических условиях. При этом особое значение приобретают сведения о влиянии упомянутых выше факторов как на видовые особенности физиологических функций и поведения животных, так и на особенности отдельных популяций видов в связи с особенностями их существования в разных ареалах, в разные сезоны года, в зависимости от тех или других изменений условий среды. Как физиологическая дисциплина физиологическая экология представляет ветвь эволюционной физиологии — предмета, ставящего своей задачей изучение происхождения физиологических функций, их эволюцию в связи с общей эволюцией органического мира. Физиологическая экология пользуется физиологическими методиками исследования и физиологическим экспериментом. Задачей физиологической экологии является изучение адаптации — совокупности физиологических явлений в их взаимной связи, суммирующей, замещающей (викарирующей) или еще более сложно интегрирующей взаимоотношения отдельных органов и систем, отдельных более или менее сложных элементов поведения и регуляций физиологических функций. Наряду с термином «адаптация» широкое распространение приобрел термин «акклиматизация», обычно применяемый для обозначения процессов приспособления организмов к различным климатическим условиям природной среды. Акклиматизация — частный случай адаптации. Понимание сущности адаптационного процесса во многом

зависит от условий, в которых возникают эти процессы. Среди многочисленных факторов окружающей среды принято различать факторы, адекватные врожденным и приобретенным (генофенотипическим) свойствам организма, и факторы, неадекватные этим свойствам.

Физиологические экологи изучают, как животные живут и функционируют в постоянно меняющихся условиях. Основные руководящие положения в физиологической экологии заключаются в том, что (1) отдельные животные подвергаются компромиссам, так что все (физиологические) действия не могут быть выполнены максимально одновременно. Компромиссы лежат в основе того факта, что специализация, является основой континуума, приводит к значительной дифференциации ниши в экологии. (2) Вторая руководящая концепция состоит в том, что производительность всего организма обеспечивает интегративную меру индивидуального успеха в жизни. Количественное определение индивидуальной работы позволяет физиологическим экологам оценить интеграцию признаков в организме и определить, как естественный отбор управляет не одной, а всеми характеристиками организма в одно и то же время. Когда в прошлом физиологические экологи часто изучали животных в лабораторных условиях, технологические достижения теперь позволяют исследователям рассматривать отдельные физиологические функции в той среде, в которой эти функции развивались. Важность изучения функции животных в дикой природе не может быть переоценена, потому что многие компромиссы в организме выражаются только в том случае, когда пищи недостаточно или хищники в изобилии.

Физиологическая экология занимает центральное место в биологических науках и имеет давнюю традицию интеграции других биологических дисциплин. Физиологические системы обеспечивают связь между геномикой на самом низком механистическом уровне в истории

жизни организма и эволюцией на самом высоком уровне биологической интеграции.

Каждый биологический процесс, связывающий гены с поведением, в конечном счете должен быть понят механистически на физиологическом уровне, чтобы действительно представить картину того, как функционируют организмы. Есть много уровней, на которых физиологические экологи пытаются различить, как работают организмы. На самом низком уровне физиологическая экология отвечает геномике и протеомике (основным предметом изучения которой являются белки, их функции и взаимодействия в живых организмах). Например, ученые, работающие над белком антифриза, вырабатываемый в печени некоторых водных организмов (бореальных рыб и т.п.) и предохраняющий от замерзания плазму крови при отрицательных температурах воды, обнаружили, что этот белок кодируется простым, но часто повторяющимся повторением ДНК, полученным из фрагмента в гене трипсиноген-подобного белка. Первоначально предположительно случайно этот белок, по-видимому, имел только правильную структуру, чтобы распознавать поверхностную структуру кристаллов льда, которые входят в кровь рыб. Работая на физиологических уровнях, потому что лед, который входит в циркуляцию рыбы, всегда попадает в селезенку, Ченг и Де Врис предположили, что иммунная система, возможно, макрофаги, этих рыб, живущих в условиях низких температур, позаботятся о зарождающихся кристаллах льда, инкапсулировали его имеющимся антифризным белком. Возможно, не в отличие от патогена, иммунная система либо убивает, либо лизирует или выделяет неприятное инородное тело - колючий кристалл льда, который в противном случае служил бы очагом кристаллизации для большего количества льда. После этого была показана истинная эвристическая сила подхода физиологической экологии, когда Ченг и Де Врис сравнивали различные белки антифриза среди несвязанных видов антарктического и арктического рыб, они обнаружили, что все они используют тот же механизм, чтобы иметь дело с нарождающимся льдом в

крови и жидкостях организма. Оказалось, что большинство птиц выживают при холодах, когда у них достаточно циркулирующего антифризного белка. Таким образом, Ченг и Де Вриз смогли интегрироваться с простой физиологической инновацией в объяснение крупного экологического вопроса: почему в Антарктиде существует почти исключительно нототеноидный антифриз. Для выживания в самом холодном климате на Земле у антарктических нототеноидных рыб в крови есть специальный незамерзающий белок, который связывает кристаллы льда и мешает их росту, чтобы не дать рыбе замёрзнуть. Парадоксально, но новое исследование обнаружило, что этот же белок не даёт кристаллам льда таять, что приводит к накоплению льда в жилах рыбы в течение года, вредя их здоровью. То, что у многих антарктических рыб в жилах есть лёд, было известно давно, но учёные не знали, как лёд выводится из организма рыб. В течение зимы лёд накапливается в селезёнке, и исследователи предположили, что он тает в тёплых летних водах. Чтобы проверить свою теорию, исследователи взяли представителей нескольких видов рыб зимой в водах залива Мак-Мердо в южной Антарктике и протестировали их в лаборатории. Они нагревали тела рыб до температур, превысивших ожидаемую температуру плавления льда, но часть кристаллов так и не растаяла. То есть даже при перегревании льда он оставался в твёрдом состоянии. Затем учёные поймали рыбу летом в проливе Мак-Мердо, и у 90% пойманной рыбы были кристаллы льда в крови, несмотря на температуру воды. После изучения данных по температуре воды в проливе за десять лет, учёные обнаружили, что она редко достигает уровня плавления кристаллов льда в крови антарктических рыб. Тем не менее, исследователи сделали вывод, что лёд в крови рыб остаётся почти на протяжении всей их жизни. Ледяные кристаллы, попавшие в ткани и органы рыб, могут вызвать вредные воспалительные реакции и блокировать узкие капилляры — подобно тому, как асбест разрушает лёгкие людей. На данном этапе исследователи не уверены, возникают ли неблагоприятные последствия для здоровья рыб

из-за льда в крови. Тем не менее, они действительно считают, что у этих рыб должны были развиться механизмы защиты от накопления льда.

Более того, недавно было обнаружено, что не связанные друг с другом инновации обеспечивают арктическую треску с почти идентичным антифриза-протеином, что в Антарктиде нетотеноид останавливает холод на Севере. Тем не менее, органические инновации редко, приходят без затрат. Не совсем ясно, какова стоимость для экосистемы антарктической рыбы с антифризным белком, но вскоре мы сможем узнать, меняется ли циркуляция океана в Антарктике с глобальным потеплением, а воды вокруг ледяного континента прогреваются. Такие условия могут позволить другим натаноидным рыбам вторгаться и бросать вызов старым выжившим видам, возможно, внося патогены в систему, которая не оптимизирована для борьбы с чем-либо еще, вторгающимся в клетки, кроме ледяных кристаллов. Если это так, мы можем снова увидеть, как физиологические компромиссы управляют экологическими процессами.

Руководящие концепция: компромисс.

Физиологические компромиссы поистине носят повсеместный характер. Как это понимать? Если организм вкладывает слишком много энергии в детоксикацию кристаллов льда, другие функции, возможно, обороны от хищника, убивать возбудителя инфекционных болезней, или созревание сперматозоидов, остаются в ущербе. И это так, в самом деле, многие арктические виды рыбы поражены, часто сильно, паразитами. Экологи обнаружили много и повсеместно подтверждение так называемой теории компромиссов, чьи физиологические основы находятся в стадии интенсивных исследований. Например, чем больше животное размножается, тем больше вероятность того, чтобы привести к тому, что срок жизни будет более короткий. Однако, существуют ситуации, когда подобные компромиссы не наблюдается. В одном случае, животные бывают разными качествами, и с высоким качеством особи в пределах вида иногда живут тяжелее и продолжительнее слабых особей. Такие исключения в правиле

компромиссов, представляют значительные трудности в исследовательских возможностях физиологических экологов. Какой механизм предопределяет, по крайней мере в краткосрочной перспективе одного или нескольких поколений, что шансы одной особи перед другой будут выше? Еще одной проблемой на правила компромисса составляют лаборатории. Приручение в лабораторных условиях животные, как правило, теряют потребность в компромиссах. Опять же, пока неясно, как животные могут стать более приспособленными к жизни в конкретных условиях. Скорее всего, физиологический сценарий заключается в том, что обилие энергии и питательные вещества, содержащиеся в неволе позволяют получить все, что им нужно и тем самым переключают физиологическую необходимость в приспособлении. Если они будут подтверждены и проанализированы на механистическом уровне, это важное различие между пирием и голодом в диком и почти чистый праздник в лаборатории может пролить значительный свет на один из самых распространенных принципов физиологической экологии. Вопрос о том, как компромиссы приходят сразу приводит нас к вопросу, как множество функций организма могут быть интегрированы и оптимизированы. Физиологические экологи нашли простое, возможно, гениальный, способ, чтобы выяснить, как отдельное животное может справиться со своим окружением.

Производительность как интегративный показатель индивидуального совершенства.

Вместо анализа каждого физиологического признака по себе в изоляции, физиологические экологи прибегают к количественному определению целого организма функции. Представьте различные способы, которыми можно определить: мышечные волокна ящерицы хорошо работают при низких или при высоких температурах. Действительность редуционистского подхода может изолировать каждую мышцу. Выделить нужный тип волокна, выращивать их в пробирке, подвергать волокна к разным температурам,

стимулировать их электрически, и измерять их расход энергии и скорость сокращения и скорость. Однако, что важно для отдельных животных, как они используют все свои мышцы для выполнения определенных общих задач, таких как быстрый бег. Максимальная скорость бега может быть связано с боевыми способностям мужской особи, женской - норо-копательные способностью, способностью добывать корм, и ловкостью, чтобы избежать хищников. Таким образом, все особи в популяции ящерицы, как ожидается, полагаться на быструю скорость спринтера. Рэй Хьюи из Вашингтонского университета использовали этот экспериментальную парадигму и показал в сравнительных исследованиях эффективности отдельных особей, что наиболее хладнокровные справятся с большим диапазоном низких температурах окружающей среды. Однако, как индивидуальную производительность достигает своего максимума, быстро падает в сторону еще более высоких температур окружающей среды. Физиологические основы этой асимметрии производительности, по-видимому, нашли в температурной чувствительности физиологических и молекулярных процессов. Интересно, что индивидуальная работа также подлежит сильные изменчивости. Например, хотя некоторые виды хладнокровные имеют большие диапазоны температур, при которых они могут хорошо конкурировать, другие имеют очень узкое представление широты.

#### Приобретение экологической информации.

Один из самых важных задач выживания животных - является сбор экологической информации. Опять же, эта задача является предметом физиологических компромиссов. Физиологические экологов, работающих на эхолокации определили, что производит ультразвук, который отражается от объектов, т. е. обеспечивает летучих мышей экологической информацией, является затратным как в непосредственных энергетических затрат так и связанных с этим физиологических затратах. Помимо энергетических затрат, летучие мыши несут затраты на подготовку органов и структур мозга,

которые позволяют им тратить силы на идентификацию эхолокации. Биологи фактически используют тот факт, что сбор экологической информации стоит дорого. Летучие мыши экономят затрат на эхолокацию при полете в известное местообитание и часто это там, позволяет исследователям их поймать в ловушку с мелкой нейлоновой сеткой. Высокие физиологические затраты на поддержание функционирования тканей может также объяснить, изменения в гиппокампе певчих перелетных птиц, участвующего в пространственной памяти и долговременного сбора информации. Как особь проводят свои первые процессы по способности соединить свои нервные клетки более сложным образом. Однако, поскольку пространство в капсуле головного мозга, по-видимому, ограничена, физически и физиологически расширенной пространственной памяти для жизни снова могут быть поменяны с другими функциями мозга, которые в свою очередь ухудшают какие то другие функции и конкурентные способности особи. Энергичный компромиссов между физиологической функцией особенно заметны в дальних по аэродинамическим данным перелетных птиц. Физиологические эколог Мелисса недавно узнала, изучая мигрирующие дроздов, что даже небольшие морфологические различия существенно влияют дальность перелетов.

Процесс внутренние коммуникации и регуляции физиологических функций.

Однажды собранная экологическая информация, должна быть наиболее эффективно обращаться и использоваться организмом на протяжении всей его жизни в условиях конкуренции и поиска компромиссов. Снова оказывается, что минимизация затрат и поиск компромиссов - основа физиологических принципов. Быстрая, практически немедленная передача информации об окружающей среде достигается за счет дорогостоящих электрических (нервных) связей. Тем не менее, для многих типов данных, которые должны передаваться непрерывно или, по крайней мере, на длительный срок, для электрических подключений слишком энергитически

дорого. Вместо этого животные используют мелкие и «дешевые производители» связи – химические вещества (гормоны), которые связываются с рецепторами в тканях-мишенях. Основным преимуществом гормональной системы связи заключается в том, что она по своей сути является гибким и способным работать на многих уровнях. Темп физиологических процессов может быть изменен химически, посредством транспорта гормонов к тканям-мишеням, в возможном срыве посланника химических веществ, а также с учетом количества рецепторов в тканях-мишенях. Так, например, если ячейке не нужна стимуляция, это может привести к снижению определенных видов входящей молекулы гормона (с указанием конкретных, общих природоохранных сообщений) на периферии и/или обеспечить только очень мало рецепторов в качестве приемников. Клетки могут также уничтожить немедленно приемник, так что он имеет не продолжительный эффект. Физиологические эколог показали, что этот дешевый гормональный посланник передает как долгосрочные, так и краткосрочные экологические послания и подготавливает организм к определенной деятельности. Многие животные размножаются сезонно и роста половых клеток наблюдается в ответ на изменения продолжительности светового дня, часто зависит от светочувствительный гормон мелатонин. Из-за физиологических компромиссов, особь не прилагает усилия к определенной репродуктивной деятельности, такой как территориальной обороны с самого начала. Напротив, организмы часто используют поведение в виде обратной связи физиологии петли, чтобы позволить им внимательно регулировать свои усилия в ответ на факторы окружающей среды, в данном случае действия других членов общества. Таким образом, если плотность населения высока, у певчих птиц, особи взаимодействуют с друг с другом того же чаще. Уинфилд показали, что особи могут нарастить репродуктивных гормонов, таких как тестостерон в ответ на внешние условия, в частности репродуктивного вызова. Пока неясно, будет ли эта обратная связь осуществляется через увеличение физической активности (т.

е. расход энергии), повышается нейрональная стимуляция (например, визуальной плотности), или их сочетание. В любом случае, понятно, что животные используют гормоны в качестве дешевого средства для передачи экологической информации по всему телу.

Процессы расходования энергии.

Все это время было очевидно, что организменные компромиссы могут быть выражены в значительной степени с точки зрения распределения энергии в обороте. Энергия является, вероятно, одним из физиологических факторов, которые наиболее ограничены в естественных условиях. Поэтому не удивительно, что физиологическая экология бросила много времени на их обсуждение в энергетическом плане и рассматривает энергию как перевалочный пункт для физиологических компромиссов. Жизнь подчиняется законам термодинамики, то есть, энергия не может быть ни создана, ни уничтожена. Закон сохранения энергии — фундаментальный закон природы, установленный эмпирически и заключающийся в том, что для изолированной физической системы может быть введена скалярная физическая величина, являющаяся функцией параметров системы и называемая энергией, которая сохраняется с течением времени; поскольку закон сохранения энергии относится не к конкретным величинам и явлениям, а отражает общую, применимую везде и всегда, закономерность, то его можно именовать не законом, а принципом сохранения энергии. Кроме того, расстройство системы и расход ее энтропия возрастает с течением времени, поскольку его содержание энергии снижается до бесполезного тепла. Единственным способом животные могут компенсировать постоянно увеличивающейся энтропии за счет постоянного приобретения энергии посредством еды. Однако, питание - это опять же дорого, а также трудоемко, т. е. несет издержки и рискованно. Тогда пища должна быть разбита на используемые химические вещества в организме, опять дорого, повреждения, трудоемкий процесс. Потому что животные будут делать все, чтобы

минимизировать затраты, это должно быть очевидно, что температура окружающей среды является одним из важнейших факторов среды обитания. Температура - фактор своеобразного воздействия на молекулярные процессы, такие как ферментативная активность. Приходя от низкой стороны, повышение температуры увеличивает скорость физиологических процессов. Увеличение показателя оптимальной температуры часто оказывает разрушительные последствия и может привести к серьезным структурным повреждениям. Организмы, расходуя, понесенные при низких температурах окружающей среды, либо потому, что они менее поворотливы (многие хладнокровные) или потому, что они должны производить больше внутреннего тепла (эндотерм). Некоторые животные имеют особые клетки, которые помогают им производить тепло очень эффективно, такие как специальный жир у летучих мышей, который производит тепло без сокращения мышц. Выше оптимальной температуры часто становятся опасными, потому что организмы очень быстро теряют производительность и расходуют много энергии, в терморегуляции деятельности, как поведенчески и физиологически (одышка, активация белков теплового шока). Хотя большинство животных пытаются свести к минимуму расход энергии на второстепенные задачи, стало ясно, что для различных видов животных, высокий расход энергии имеет эволюционные преимущества. Повышенного расхода энергии с участием постоянно высокой температуры тела, связанное с постоянной внутренней среды является, пожалуй, одним из ключевых нововведений в области физиологии.

Ключевые инновации.

Эволюционные инновации дают организму доступ к новым ресурсам и привести к быстрой, иногда эффективной адаптивной радиации, как показано выше в случае белков антифриза у арктических видов рыб, например. Было постулировано, что в длинной последовательности из ключевых физиологических нововведений отвечает за разнообразие форм жизни на

сегодняшний день. Например, было обнаружено, что ключевую физиологическую инновацию представляет адаптивная радиация рыб. Это уникальная способность рыб выделять молекулярный кислород в плавательный пузырь, казалось бы, простой физиологический процесс, который уже изобретен природой около 100 миллионов лет раньше. Однако, поскольку некоторые виды рыб позже были способны регулировать поведение очень дешево, используя свои новые наполненные кислородом плавательные пузыри, они чрезвычайно разнообразить их по форме и функции. Физиологические ключевым в этом процессе стало изменение деятельности красных кровяных телец и изменение в содержании поверхности гистидин гемоглобина (гистидин является одним из 20 наиболее распространенных аминокислот). Еще одна распространенная ключевое нововведение и снова наиболее эффективным способом организмов к экономии физиологических затрат - это использование специальных химических компонентов других организмов. Продемонстрирована такая система очень красиво во взаимодействии между мотыльком пастернак и растением дикий пастернак. По всему растению пастернак существуют группы токсичных химических веществ, называемых фуранокумаринами, которые являются излюбленной пищей лугового мотылька пастернак. Фуранокумарины настолько токсичны, что могут лишь очень немногие травоядные бороться с ними. Однако, луговой мотылек обладают высокоэффективной системы детоксикации с участием цитохрома P450s, очень большой и разнообразный надсемейство гемсодержащих белков (железо-содержащие белки), что простпозволяет вставить один атом кислорода в органическом субстрате. Мотылек использует сильно токсичные фуранокумарины для отпугивания хищников. Хотя животные могут заниматься помощью другим, возможно, за счет их химических веществ, чтобы защитить себя от хищников, есть и более прямые способы борьбы с патогенами и паразитами.

## Защита. Самосохранение.

Изучение физиологической экологии иммунных реакций является относительно новым, но быстро растущим и направлением. В последних, биологии в значительной степени сосредоточены на весьма специфической, тонкой иммунной защите. Иммуноэкология добавляет системный компонент на такие детальные исследования путем решения вопроса об интеграции различных иммунных реакций на индивидуальном уровне. В ключевой вклад, Келли Ли и Кирк Классига показали, что относительное усиление иммунной защиты, потраченные на врожденный и адаптивный поддержки иммунная система может быть экологически важна. Пример, такого дифференциального распределения усилий в иммунной системы может выгодно отличаться от инвазивных видов, таких как домовый Воробей и полевой Воробей, соответственно. Физиологические иммунные реакции могут действовать опосредованы, по сути, две ветви, врожденной и адаптивной иммунной систем. Первая линия обороны - это как правило, врожденный иммунитет. Специализированные клетки патрульной ткани имеют превосходную способность распознавать чужеродный компонент. Как только чужеродное тело опознано процесс начинается, первое клетки врожденного иммунитета выделяют сигнальные молекулы (цитокины) развития бактерий и вирусов, поедая клетки (мусорщик макрофагов, естественных киллеров). Впоследствии, клетки врожденной иммунной системы, отправьте специализированных сигнальных молекул в направлении адаптивной иммунной системы. Адаптивный частью иммунной системы, активизирует механизмы для того чтобы произвести антитела, которые связывают и нейтрализуют чужеродных агрессоров. В то время как врожденная система является дорогостоящим в энергетическом смысле, чтобы сохранить и активировать, а адаптивная системы является энергетически затратной на этапе становления в первую очередь, а когда он будет создан, кажется, довольно дешевый в обслуживании. Важно отметить, что организмы сильно различаются в том, как много внимания они поставили

на две части системы. Опять получается, что из-за вездесущего компромисса, мастер на все черты иммунологического характера не возможно. Важно отметить в этой связи, некоторые биомедицинские эксперименты, такие как домовая мышь живет сравнительно не долго по сравнению с приматами, не обязательно предоставлять системы, которые отражают иммунный распределения в организме примата. В то время как приматы долго живут и активно используют в адаптивную ветвь иммунного ответа (дорогостоящими для разработки но дешевые для запуска), домовых мышей, как правило, так недолго живет и зависит от непосредственно боевых действий каждого заболевания, что они вкладывают намного сильнее в ветвь врожденного иммунного ответа. Это будет оставаться проблемой в физиологической экологии, чтобы понять, как именно организмы будут выделять ресурсы на иммунные реакции.

#### Физиология сохранения.

Животные всегда были на страже экологических изменений и катастроф. Например, когда причинно - следственные действия дихлордифенилтрихлорэтана (ДДТ) репродуктивного характера на крупных хищников стало ясно, ДДТ-подобные вещества были запрещены в больших частях мира. Для стратегии сохранения, чтобы быть успешным, важно понимать физиологические реакции организмов для их изменившейся среде. Пожалуй, одним из самых полезных инструментов в физиологии сохранения оперативной оценки экологической напряженности с помощью измерения ГКС стрессовых гормонов. Эти стероидные гормоны широко распространены в позвоночных и возникает при низком (базовом) уровне в каждом млекопитающем. Во многих случаях, когда животное испытывает повышенные экологические требования, такие как неблагоприятные погодные условия или хищничества, глюкокортикоиды увеличиваются в обменных процессах и, соответственно, в фекалиях. Физиологи экспериментально сохранения часто вызывают умеренный стресс для оценки

способности индивидуума реагировать на экологический стресс. Полезность сохранения физиологии заключается в том, что оно может уменьшить сложность проблемы сохранения выделения одному набору или небольшое число наиболее важных стресс-факторов на организмы. Новые физиологические методы могут дать быструю оценку причин проблемы сохранения и последствия действий охраны окружающей среды.

Перспектива.

Самых больших проблем в будущем физиологической экологии будет необходимость контролировать, понимать и в конечном счете предсказывать, состояние живых систем во времени их стабильность. Передовые технологии биологов при изучении физиологических параметров находятся на грани включения полевых исследователей для проведения исследований, которые несколько лет назад были возможны только в лабораторных условиях. Такие новые данные о физиологическом состоянии и в целом индивидуального использования пространства позволяют исследователям понять, как мыслят животные. Обработки экологической информации в реальном времени посредством например гормональных механизмов мы знаем, что экологическая обстановка в непосредственной близости от организма в сочетании с физиологическим состоянием индивида, мы можем предсказать решения о приспособленческих механизмах животных.

Приобретение ресурсов

Вопросы

1. Приобретение ресурсов.
2. Выделение и рост ресурса.
3. Реакция ответов на условия окружающей среды .
4. Экофизиологии, распределения и глобального изменения климата.

## Основные понятия.

**Потребление.** Процессы получения ресурсов из окружающей среды, таких как фотосинтез в листьях и поглощение питательных веществ корнями.

**Выделение.** Распределение ресурсов среди альтернативных структур или функций внутри организма. Принцип распределения используемых ресурсов для одной цели будут недоступны для других целей, создавая компромиссные решения, которые сильно влияют на рост растений и жизненные циклы.

**Условия.** Факторы окружающей среды, которые влияют на организм, но не могут быть потреблены или боролась за (например, температура, pH).

**Эмболия (или кавитация).** Засорение водных транспортных средств и пузырьками воздуха в ксилеме (клеток вода-транспортировки), вызывая снижение водного транспорта и, возможно, гибели растений.

**Энергетический баланс листа.** Баланс энергии входы и выходы, которые влияют на температуру листьев. Солнечная радиация является наиболее важным вкладом, и транспирационное охлаждения и конвективных теплопотерь являются наиболее важными мероприятиями.

**Фотосинтетические пути.** Растения обладают три альтернативных фотосинтетических процессов (C3, C4 и CAM), которые отличают основные биохимические и физиологические механизмы, что приводит к резким изменениям характеристик в зависимости от температуры и наличия света, воды и питательных веществ.

**Эмболия (вторжение)** — типовой патологический процесс, обусловленный присутствием и циркуляцией в крови или лимфе частиц, не встречающихся там в нормальных условиях (эмбол), нередко вызывающий окклюзию (закупорку) сосуда с последующим нарушением местного кровоснабжения.

**Ресурсы.** Аспекты окружающей среды, которые потребляются в процессе роста и за что растения конкурируют. Наиболее важными из них являются свет, вода, питательные вещества и пространство.

Вода и эффективность использования питательных веществ. Эффективность фотосинтеза относительно инвестиций питательных веществ и воды, соответственно.

Закон физиологической экологии устраняет физиологические взаимодействия растений с абиотическими и биотическими средами и последствия для роста растений, их распространения, и реакций на изменяющиеся условия. Растения обладают тремя уникальными характеристиками, которые влияют на их физиологическую экологию: они являются автотрофами (получение энергии от солнца), они сидячие и не могут передвигаться, и они являются модульными. При посадке растений являются критическими следующие ресурсы: свет, CO<sub>2</sub>, минеральные питательные вещества и вода. Свет вместе с азотбогатыми ферментами фотосинтетически ассимилирует CO<sub>2</sub> в углеводороды в листьях. Поглощение азота и фосфора, эти элементы почти всегда ограничивают рост растений, способствуют симбиотические ассоциации корней растений с бактериями и грибами в сообщество. Большая часть воды усваиваемая растениями теряется при транспирации в обмен на поглощение CO<sub>2</sub> через устьица. Вода движется по растению и испаряется листьями. Чрезмерное натяжение может привести к эмболии, в которой воздушные пузырьки нарушают транспорт. Производство и выделение ресурсов при альтернативных функциях создает важные компромиссы для особей, которые критически влияют на реакцию растений и производительность их в контрастных средах. Они являются жизненно важным для понимания потенциального воздействия глобального изменения климата на растительность и биоразнообразие.

## Введение

Физиологическая экология изучает, как растения приобретают и используют ресурсы, переживают и приспосабливаются к абиотическим условиям и реагируют на изменения в окружающей их среде. Изучение физиологической экологии значит рассматривать физиологию растений по

отношению к физике и химии абиотического мира, с одной стороны, и превосходных экологических и эволюционных связей с друг с другом. Механизмы физиологической экологии базируются на фундаментальных науках, имеющих важную информацию об эволюции растений, биоразнообразии, продуктивности экосистем, а также о превращениях углерода и питательных веществ в растительных сообществах. Они также играют важную роль в широком спектре прикладных наук, включая сельское хозяйство, лесное хозяйство, управление инвазивными видами, восстановления экологии и глобального изменения биологии. В предыдущие годы, механизмы экофизиологии покрывали две обширные темы. В середине девятнадцатого века получили начало усилия на то, чтобы понять глобальное распределение основных биомов и растительности, возглавляли это направление пионеры географии растений, таких как А. фон Гумбольдт, А. У. Ф. Шимпер, и их последователи. Эти работники признали, что подобные типы растительности возникли в аналогичных климатических условиях в разных частях мира, и они разработали основные принципы растительных форм и функций, которые могли бы объяснить эти глобальные схемы. Это привело к тому, что последующий акцент, в начале XX века, был сделан на вопрос о том, как растения выживают в экстремальных условиях. Принципы физиологии и биофизики были применены в естественных условиях, чтобы понять, как растения могут терпеть и даже процветают от жары в пустыне до холода в высоких широт Арктики и верхних пределах растительности в высоких горах. Обе эти традиции в сочетании механистических представлений физиолога с идеей эволюционной адаптации, чтобы понять, почему видов, с разными физиологическими особенностями могут доминировать в контрастных экологических условиях. Как самостоятельная наука экология окончательно оформилась в начале XX столетия. В этот период американский ученый Ч. Адаме (1913) создает первую сводку по экологии, публикуются другие важные обобщения ученых. Крупнейший русский ученый XX в. В. И. Вернадский создает фундаментальное учение о

биосфере. В США, принципы физиологической экологии сыграли ключевую роль в развитии экологии как дисциплины. Мир растений, опубликованные до 1919 года, был предтечей экологии, флагманский журнал экологического общества Америки. Экология в начале XX века подчеркивала, физиологичность, функциональность и экологичность экосистем в смысле всеобщности связей. Популяции и экологии сообществ, как мы теперь знаем, они еще не появились в понятии экологии.

Три важные понятия о принципах экологии растений.

Растения делятся на три важные особенности, которые имеют глубокие последствия для их экологии и эволюции, в том числе физиологической экологии. (1) растения автотрофы, преобразовывая солнечный свет накопленной химической энергии, которая является основой для наземные пищевые цепи и экосистемы. Не фотосинтезирующие и паразитарные растения являются исключением из этого правило. Фотосинтез является одним из самых выдающихся продуктов эволюции и является еще более эффективным, чем любой механизм фотоэлектрических для улавливания и преобразования солнечной энергии. (2) растения сидячие, когда семя прорастает, и саженец устанавливается в почве, растения не могут двигаться. Они не могут спрятаться или убежать от абиотических условий и биотических и они не могут искать товарищей, по крайней мере напрямую, для размножения. Растения обладают огромным разнообразием механизмов прорастания семян, которые контролируют время и место появления всходов, формируя в среде саженец и взрослое растение впоследствии занять территорию. (3) Растения обладают модульным, индетерминантным ростом. Они растут за счет деления клеток в регионах, известных как меристема, расположенных на концах растущих ветвей, в пазухах у основания листьев, под корой деревьев, и на кончиках корней. Меристематические клетки являются недифференцированными в течение всей жизни растения, и большинство растений не достигнет фиксированной, зрелый размер.

Сочетание неопределенного роста и неподвижность означает, что рост и развитие являются важными механизмами, через которые растения реагируют на окружающую среду, и таким образом рост растений играет аналогичную роль как поведению у животных.

### Условия и ресурсы

В основе физиологической экологии является изучение того, как организмы реагируют и влияют на абиотическую среду. В случае с растениями, это полезно для деления среды на условия и ресурсы. Условия - это факторы, которые не могут быть использованы или истощены организмов, таких как температура, pH и солености. Ресурсы - это вещества (или источники энергии), которые запасаются или потребляются, могут быть истощены, а могут быть в центре внимания конкурентных взаимодействий между индивидами. В следующих разделах рассматривается порядок приобретения и распределения ресурсов и механизмов, с помощью которых растения реагируют и переносят широкий диапазон условий окружающей среды.

### Приобретение ресурсов.

Все растения требуют одинаковых основных ресурсов для роста и размножения: углерод, свет, минеральные вещества и вода. Важнейшая задача для наземных растений заключается в том, что эти ресурсы находятся в разных местах и имеют самые разные режимы и скорость поставок в окружающую среду.

### Углерода и свет

Углерод в виде углекислого газа в атмосфере, доступен на относительно постоянной концентрации. CO<sub>2</sub> поступает в листья через микроскопические поры известный как устьица. Устьица образуются пары клеток, известных как замыкающих клеток, которые соединены на обоих концах, как два вытянутые шарики. Когда жидкости двигаться в клетки, они

разбухают и изгибаются, открывая мелкие поры, что позволяет газам диффундировать из листьев. Регулирование давления внутри этих клеток - это сложный процесс под влиянием химических сигналов, поступающих из листьев и корней, которые зависят от почвы, наличия влаги и состояние внутренних вод организма растения в целом. Когда устьица открыты, CO<sub>2</sub> диффундирует из атмосферы в поры, где она пересекает границу сред воздух - жидкость и растворяется в интерьере жидкости из листьев угольной кислоты. В то же время, однако, вода испаряется из листьев и диффундирует через устьица в окружающую атмосферу. Этот обмен воды для CO<sub>2</sub> является одним из самых фундаментальных компромиссов, регулирующих фотосинтез и рост растений. Градиента концентрации за рулем диффузии воды намного круче, чем градиент по CO<sub>2</sub>. Как следствие, растения теряют от 100 до 500 молекул воды на каждую молекулу поглощенной CO<sub>2</sub>. Большая часть воды поглощается растениями и используется для этой цели. Отношение потерь воды к поглощению CO<sub>2</sub> называется водосбережения и роста, который представляет собой физико-химический анализ и распределение в контрастных климатических условиях. Фотосинтез - это биохимическая реакция, которая использует энергию солнечного света, чтобы объединить CO<sub>2</sub> и воду до углеводов (глюкозы, крахмала и других сахаров), выделяя кислород в процессе. Фотосинтез включает две совокупности процессов, известных как световые реакции и реакции углерода (темновая фаза). В световой реакции используют солнечную энергию, чтобы снизить NADP<sup>+</sup> в котором фосфорилируют НАДФН и АТФ. Они обеспечивают энергию для углеродных реакций цикла Кальвина. Важнейшими из этих реакций фиксации молекулы CO<sub>2</sub> на углерод, углеводные цепи, с последующим быстрым разделить на две трех-углеродные молекулы, которые дает этому процессу имя C<sub>3</sub> фотосинтез. Шаг фиксации CO<sub>2</sub> регулируется ферментом рубиско (рибулозобисфосфат-карбоксилаза — фермент (КФ 4.1.1.39), катализирующий присоединение углекислого газа к рибулозо-1,5-бисфосфату на первой стадии цикла Кальвина, а также реакцию окисления

рибулозобифосфата, что вызывает начало процесса фотодыхания; является одним из важнейших ферментов в природе, поскольку играет центральную роль в основном механизме поступления неорганического углерода в биологический круговорот; Также он считается наиболее распространённым ферментом на Земле, который, из-за его относительно низкая эффективность, присутствует в очень больших количествах в листьях; представляет до 50% от всех белков в листьях и считается наиболее распространённый белок на планете. Путь C3 является доминирующим в растениях умеренном и прохладном климате, а также в большинстве деревьев. В пустыни, луга и других сухих сред, два альтернативных фотосинтетических процессов не нашли, каждая из которых развивалась много раз самостоятельно. C4 фотосинтез, общий в травах (в том числе культур, таких как кукуруза), использует фермент пер-карбоксилазы вместо рубиско для первичной фиксации CO<sub>2</sub>. Это более эффективная альтернатива, которая может работать при более низких концентрациях CO<sub>2</sub> внутренних, так растение может иметь меньше, или менее открытые устьица и, следовательно, теряют меньше воды. Первый шаг ремонта, создает четыре-углеродных соединений (отсюда и название), которые затем доставляли в клетки глубже внутрь цикла Кальвина. Дополнительные шаги по пути C4 требуют дополнительную энергию, так что C4 путь главным образом в тепле и хорошей освещенности. Третий путь называется C4-фотосинтез, или цикл Хэтча - Слэка - путь связывания углерода, характерный для высших растений, первым продуктом которого является четырёхуглеродная щавелевоуксусная кислота, а не трёхуглеродная 3-фосфоглицериновая кислота, как у большинства растений с обычным C3-фотосинтезом. C4-фотосинтез - метаболизм по типу толстянковых, названный по имени семейства толстянковых растений, где он был впервые обнаружен. C4-фотосинтез широко распространен в таких растениях как кактус, тропические молочаи, Юкки и другие суккуленты. C4-фотосинтез также использует пер-карбоксилазы на начальном этапе, но ночью, позволяет CO<sub>2</sub> диффундировать в лист с минимальными потерями

воды из-за более низких температурах и более высокой относительной влажности воздуха. Углерод переходит в карбоновые кислоты (отсюда и название) до рассвета, когда они разбиваются и проходят по циклу Кальвина. Почти все растения, описанные как суккуленты у C4-фотосинтеза, и опухшие и мясистые листья или стебли содержат расширенные ячейки, которые используются для хранения четырех-углеродных соединений на ночь. Ночью поглощение углерода приводит к резкому повышению эффективности использования воды, поскольку растения и теряют только 10 молекул воды на приобретенные молекулы CO<sub>2</sub>. Однако, в целом фотосинтетические показатели очень низкие, что ограничивает темпы роста. Фотосинтез в солнце против тени также представляет приспособление, которое важно для растений, растущих в неоднородной освещенности, таких как растения в подлеске. Растения из ряда C3 фотосинтеза характеризуются световой реакцией фотосинтеза. В полной темноте, фотосинтез останавливается, а листья имеют избыток CO<sub>2</sub> в результате фоновых дыхательных процессы. С небольшим увеличением в свет, фотосинтетические показатели увеличения до момента зацветки, когда фотосинтез уравнивает дыхание и нет уменьшения или увеличения CO<sub>2</sub> в лист. На данный момент, фотосинтетические показатели достигают плато, известное как свет-насыщенный скорости фотосинтеза. В тени, фотосинтез, в основном, идет не за счет энергии света, а не уровни фермента. В результате, в тени листья имеют более низкие концентрации азота на единицу площади листа, а нижняя насыщенно скорости фотосинтеза, дыхания и нижний фон. В результате получается, что точка зацветки ниже, и тени растения могут поддерживать нулевой или положительный баланс углерода при более низких уровнях освещенности. Различия между солнцем и тенью листьев, как правило, наблюдается как внутри, так и между видами.

Соревнования растений, в высоте идет бесконечно. Утверждалось, что эволюцию растений можно понимать как эволюционную игру: если все растения в сообществе «договорились», чтобы в равной степени уменьшить

их высоту, они все еще получают одинаковое количество света. Однако сообщество получило бы более широкое развитие, сохраняя львиную долю этого важнейшего ресурса. Высшей стратегией будет продолжать вторгаться до тех пор, пока затраты на дополнительную высоту (в структурную поддержку, движение воды и т. д.) перевешивают преимущества, и будет достигнуто равновесие. Это равновесие будет варьироваться, в зависимости от доступности света, воды, и питательных веществ, чтобы объяснить изменения высоты леса и вариабельности растительность во всем мире.

### Вода.

Вода имеет ключевое значение в жизни растения. В дополнение к потере воды в обмен на поглощение углерода (см. выше), вода необходима для гидратации тканей, поглощение питательных веществ, а также в качестве источника давления для структурной поддержки и развития клеток. Транспорт воды начинается в почве, где корневые волоски обеспечивают большую площадь поверхности для поглощения воды. Вода движется через и вокруг клетки, пока он не достигнет эндодермы, корневой слой, в котором клеточные стенки являются непроницаемыми для воды, потому что имеется восковое включение в клеточную мембрану. Чтобы выйти за пределы этих клеток, вода должна проходить через живые клетки. Это позволяет растению регулировать как много воды на самом деле использует для создания корневого давления. Главной водной транспортной тканью внутри корня, ствол, ветви и листья - это ксилемы, состоящие из полых клеток, которые умерли в период созревания. Вода перемещается по ксилеме к листьям и испаряется с помощью воздуха в устьицах; испарение с листьев называется транспирация. Движение по этому пути происходит, так как вода перемещается из области высокой концентрации воды (высокий водный потенциал) в области низких концентраций воды (снижение водного потенциала). При всех, кроме самых влажных условиях, концентрация воды (водный потенциал) значительно ниже в атмосфере, чем в растении. Разница

в концентрации движущая сила испарения в атмосферу. Внутри ксилемы, вода соединяется в виде единого столбца. Сплоченности молекул воды является результатом водородных связей между молекулами воды, придает толще воды, способность выдерживать растяжение, также известный как давление или отрицательное давление. Этот сценарий, впервые предложен в 1893 году и известен как поверхностное натяжение воды. Основные механизмы были поставлены под сомнение, но в целом, считается, что оно хорошо подтверждается эмпирическими доказательствами.

Как перенасыщенный или переохлажденный раствор, вода под напряжением находится в метастабильном состоянии. В результате он уязвим для разрушения и может вакуумно кипеть, спонтанно формируя воздушный пузырь или эмболию. Этот процесс известен как кавитация. Поскольку эмболии разрушают толщу воды, они блокируют транспорт воды от корня к листу. МРТ-исследования показывают, что кавитация постоянно возникает и восстанавливается во время передышки. Напряжения, такие как засуха и замерзание, могут вызывать более разрушительные уровни эмболии. Однако, если достаточная пропорция ксилемы блокируется, эмболия может привести к гибели дистальных ветвей и листьев. Когда растение погибает в засуху, эмболию скорее всего называют ближайшей причиной смерти.

Питательные вещества.

Минеральные питательные вещества, такие как вода, в основном приобретаются под землей. Корни являются основными органами питания для подземных ресурсов. Многие корни также поддерживают колонии микоризных грибов, которые важны для усвоения питательных веществ. Двумя питательными веществами почвы, которые чаще всего ограничивают рост растений, являются азот в форме нитрата или аммония и фосфор, обычно используемый в качестве фосфата. Другие макроэлементы, необходимые в относительно больших количествах, - это калий, кальций, магний и сера. Микроэлементы, необходимые в гораздо меньших количествах, включают хлор, железо, марганец, бор, цинк, медь, никель и

молибден и (в некоторых растениях) натрий, кобальт и кремний. Азот является одним из наиболее распространенных элементов в биосфере, но он часто доступен в ограниченном количестве. Первичным источником азота является газообразный азот из атмосферы. Однако растения не могут ассимилировать непосредственно азот из воздуха. Вместо этого атмосферный азот ассимилируется азотфиксирующими бактериями. Многие из этих бактерий вступают в симбиотические взаимоотношения с растениями и занимают узелки на корнях растений. N- фиксирующие симбиозы широко распространены среди тысяч видов в бобовом семействе (Fabaceae), а также по меньшей мере в девяти других родственных группах. Когда азот попадает в экосистему, разложение подстилки и минерализация органического азота почвенными микробами делает азот доступным для поглощения растениями. Эффективность использования фотосинтетического азота - это отношение производительности фотосинтеза к концентрации азота внутри листьев (или всего растения). На краткосрочной основе эффективность использования фотосинтетического азота находится на более быстрорастущих растениях с коротким сроком жизни листьев, высокими концентрациями тканевого азота и высокой степенью фотосинтеза. Однако продолжительность для жизни листьев, эффективность использования фотосинтетического азота имеет тенденцию быть выше в более медленно растущих растениях с более низкой мгновенной скорости фотосинтеза. Фосфор в первую очередь производные от выветривания и почвообразования, а затем циркулирует в экосистеме параллельно с азотом. Фосфор является относительно немобильным и диффундирует очень медленно в почве и воде. Симбиотические отношения между растениями и микоризные грибы играют важную роль в поглощении фосфора, а гифы микоризы значительно расширить кормления в зоне корневой системы. Как и в азотфиксирующих симбиозах, растения обеспечивают углеводы в качестве источника энергии для грибов. Растения могут также увеличить концентрацию органических кислот в почве и снижение рН почвы, повышается доступность фосфора как катионы

обмениваются с частицами, например глины. Недавние исследования показали, что от 10% до 30% чистого углерода, накопленного растением могут быть потеряны в почве либо в качестве фильтрата или углеводов поступает в симбиотические грибы или микроорганизмы.

#### Выделение и рост ресурса.

Приобретение ресурсов - это только часть истории. Чтобы понять, как растут растения, реагируют на окружающую среду, и отличаются друг от друга, мы должны изучить распределение ресурсов. Распределение означает распределение полученных ресурсов среди различных структур и функций в жизни растений. Принцип распределения лежит в основе многих фундаментальных приспособлений, участвующих в росте растений: энергия или материалы могут быть отнесены только к одной структуре или функции одновременно, поэтому инвестиции в один процесс неизбежно влекут за собой уменьшение в других. Углеводы синтезируются в листьях в процессе фотосинтеза они не загружены в флоэме и могут быть переведены в другие части, чтобы ветки и ствол, цветы и плоды, и в корни их получили. Питательные вещества, взятые в корни из почвы, движется вверх по ксилеме, а также делятся среди разных частях полого и осваиваются в производстве новых листьев, стеблей и корней; подготовку семян; и синтез ферментов и белков по всему растению. Строительство и ремонт тканей растений требуют значительного количества энергии. За каждый грамм биомассы, использованные для построения новой ткани листа, примерно 0,5 г углеводов потребуются, чтобы обеспечить энергию для биосинтеза. Биохимические реакций и обслуживание ферментов также требуют непрерывного ввода энергии. Листья в частности, где фотосинтетическая машина работает, будет сжигаться 5-10% от их фотосинтетического поглощения как обслуживание дыхания. Схемы распределения являются критически важными для роста растений. В частности, выделение листьями создает углекислого газа можно принять за положительный отзыв, а потом листья могут захватить больше

углерода, которые могут быть использованы для дальнейшего роста и т. д. Инвестиции в листья, как инвестиции в сберегательный банк с выгодой. Например, дикая редька растение которое вкладывает примерно в два раза больше углерода на прирост в новые листья, по сравнению с культурными сортами редьки, который был выбраны за высокое разрастание корнеплодов, имеющих коммерческое значение для сельхозпроизводителя. Хотя листья двух типов имеют одинаковые фотосинтетические показатели, лист дикого типа растет в три раза быстрее, чем в корневище в течение сезона. С другой стороны, там должны быть пределы преимущества инвестирования в листья. Растения со слишком мало развитой корневой системой будут иметь более низкие темпы роста в результате недостатка воды или питательных веществ, или может просто упасть, если будет не хорошо укореняться в почве. Растения со слишком малой наземной частью (стебли и черешки) будет иметь навес упакованный с листьями, все затеняя друг друга, с очень неэффективным улавливанием света. Принцип оптимального распределения фиксирует эти компромиссы, понятно, что есть промежуточный оптимум в распределении ресурсов для листьев, при котором темпы роста растения является максимальным. На практике, это может быть трудно определить, является ли растение на самом деле оптимальным, но идея играет центральную роль в качестве руководящего принципа экологии. На протяжении всего жизненного цикла, естественный отбор благоприятствует тем генотипам, которые максимизируют их пригодности, как правило, подразумевают воспроизводство жизни и конкурентоспособность. Короче, жили такие растения, как однолетние, потомки должны быстро переходить от вегетативного роста к изготовлению цветков и созреванию семян и плодов. В конце жизненного цикла на 50% и более биомассы во многих однолетних растений выделяется для репродуктивных структур. В долгоживущих многолетних растениях, основным компонентом жизни является сохранение хорошей жизнеспособной формы - выживание через периоды испытаний, включая холод и засуху, или восстановления от повреждений или

растительных организмов. Регенерации после повреждений основывается на мобилизации энергетических запасов в виде неструктурных углеводов, которые могут храниться в стебле и корне. Например, кустарники регионов средиземноморского типа климата, применили адаптивную стратегию в пользу энергетических запасов, в ущерб скорости роста и ежегодного объема производства семян или других способов воспроизводства.

#### Реакция на условия окружающей среды.

Растения должны быть устойчивы в широком диапазоне условий, в отличие от животных или насекомых потому, что они сидячие и экзотермические существа. Они не могут искать убежище или мигрировать в более пригодные местообитание с благоприятной среды обитания, кроме как через размножение. В результате, почти все, что движется от оптимальных условий может рассматриваться как стресс, в том числе перепадам уровня освещенности (слишком много или слишком мало), температуру (как горячее и холодное), воду (засухи или наводнения), а также состав грунта (богатый и бедный). Однако, важно помнить, что то, что уровень стресса зависит от того, к каким условиям приспособился генотип. Например, соленые условия, которые убили бы большинство растений, например комнатных растений, могут быть пригодны и даже предпочтительны растениям, которые растут на солончаках или мангровым лесам (заливаются водой приливов 10—15 раз в месяц и поэтому затоплены около 40 % общего времени) лучше всего растут и наиболее эффективно размножаются. Тем не менее, похоже, что растения, которые переносят, как правило, условия стрессовой среды обитания (очень горячий, сухой, мокрый, соленый, токсичных, бедной и т.п.) сделать это через консервативные, медленные стратегий роста. Изучение энергетического баланса листа демонстрирует знания, полученные путем объединения экофизиологии с первыми принципами биофизики. Температуру листа, как любого объекта входы и выходы энергии

сбалансированы. Основным источником данных для растений является солнечная радиация, несмотря на количество излучения, энергия поглощаемого листом может быть уменьшена на светоотражающих покрытиях, таких как волосы или круто наклонная поверхность листьев. Самый важный выход энергии - потери тепла при испарении воды, энергия теряется на испарение. По мере того как температура листьев увеличивается, потери тепла также возрастают в результате более резкого градиента температуры между листом и ее окрестностях, и это в конечном итоге приведет листок к равновесию. В зависимости от излучения, ветра, влажности и других условий, температура листьев может варьироваться в широком диапазоне, или более выше температуры окружающего воздуха. Размер листа оказывает существенное влияние на энергетический баланс листа. Более мелкие листья меньше мешают циркуляции воздуха, и, следовательно, более тесно связана с температурой воздуха и менее склонны к перегреву. Как низко так и высокотемпературные стрессы являются важными факторами, определяющими интенсивность фотосинтеза, рост и распределение, и, следовательно, растительность и состав сообщества. Не существует одного оптимального диапазона температур для всех растений; вместо этого, диапазоны оптимальной температуры различается. Кроме того, низкие или высокие температуры, что растение может терпеть часто может быть расширена до облучения в сублетальных холодных или горячих температурах, этот процесс называется закаливанием. Адаптации к температурному стрессу включают и уменьшение в размерах листьев, увеличение отражательной способности листьев, производство молекулярные шапероны (класс белков, главная функция которых состоит в восстановлении правильной нативной третичной или четвертичной структуры белков, а также образование и диссоциация белковых комплексов), которые стабилизируют белки мембран, и сдвиг в сторону насыщенных липидов в клеточных мембранах. Адаптация к холодному стрессу включают сужение диаметра сосуда, производство молекулярных

шаперонов, стабилизирующих белки и мембраны, и сдвиг в сторону ненасыщенных липидов в клеточных мембранах.

Засухоустойчивость является следствием того, что водный потенциал почвы падает ниже уровня воды растения и атмосферы, и растение не может изолироваться от почвы или вытягивать достаточное количество воды для облегчения получения углерода. Когда возникает наводнение, когда корни лишены кислорода и не могут более длительное время выполнять необходимых функций, таких как поглощение воды и питательных веществ. Диапазон засухи или его периодичность, который можно терпеть растение, варьируется в широких пределах как по семенам, так и по местообитаниям. Состав почвы также может иметь важные последствия для поглощения воды и питательных веществ. РН почвы, концентрация соли и концентрация тяжелых металлов могут ограничивать поглощение воды и питательных веществ и препятствовать росту корней. Некоторые растения специально приспособлены к этим стрессам и процветают на щелочных, соленых или загрязненных почвах. Фиторемедиация (комплекс методов очистки сточных вод, грунтов и атмосферного воздуха с использованием зеленых растений. Одно из направлений более общего метода биоремедиации), усилия по удалению загрязнителей почвы посредством специально адаптированной растительности, основана на таких растениях.

Экофизиологии, распределения и глобального изменения климата.

Наука об экологии часто определяется как исследование распространения и численности организмов. Экофизиология явно играет центральную роль в этих широких вопросах, в частности, в объяснении распределения лимитов видов вдоль экологических градиентов. Виды распределений часто отражают внутренние ограничения допуска, связанные с физиологическими чертами. Один особенно хорошо изученный случай - это распространение кактус Карнегия гигантская, Карнегия (лат. *Carnegiea*) — монотипный род кактусов. Единственный вид — Карнегия гигантская

(*Carnegiea gigantea*), или Сагуаро (исп. Saguaro), растение размером с дерево, произрастающее в Мексике, Калифорнии и Аризоне. На юго-западе США, где северные пределы географических границ. В целом, черты вида, как правило, меняются по мере продвижения через экологические градиенты, поскольку закономерности распределения отражают адаптации растений в контрастных средах. Хорошо изученным примером является связь между устойчивостью к эмболии ксилемы и дефициту воды и дистрибутивом, где менее устойчивые виды либо пытаются жить поближе к источникам воды или иметь более глубокие корни, чтобы сохранить доступ к воде в засушливые периоды. Однако виды могут использовать совсем другие механизмы, чтобы выжить в определенной среде, так что нет никакой простой-теории отношения между какой-либо конкретной чертой физиологических и экологических условиях, где виды живут. Понимание физиологической основы распределения вида является более важным, чем когда-либо в связи с глобальным изменением климата. Палеоэкологические данные свидетельствуют, что распределение растений может отслеживать изменения климата на протяжении веков и тысячелетий. После последнего ледникового максимума, 10-20 тысяч лет назад, древесных пород в восточной части Северной Америки и Европы расширили свои пределы Северной дальность на 1000 км или больше. Повышение уровня CO<sub>2</sub> в результате сжигания ископаемого топлива, обезлесения и других факторов, как ожидается многими исследователями, вызовет резкий рост температуры в следующем столетии, в сочетании с пространственно-временным сдвигом переменной влажности. Эти изменения происходят гораздо быстрее, чем в послеледниковые изменения климата, будут ли растения и животные иметь способность отслеживать и реагировать благоприятным образом для себя на климат. Механистические модели, которые учитывают физиологические допуски, а также биотические взаимодействия и рассредоточения потенциала имеют решающее значение для улучшения этих прогнозов, особенно для инвазивных видов (инвазионный вид, или инвазивный вид —

распространившийся в результате деятельности человека биологический вид), которые не могут занимать в полной мере свой потенциал в ассортименте во многих частях мира. Физиологическая информация также используется для модели распределения основных биомов мира. Моделирование растительности использует идею функциональных типов растений, идеализированное представление небольшое количество физиологических стратегий. Увеличение углерода и рост этих жизненных форм моделируются под средние климатические характеристики крупных ячеек регионов, которые охватывают весь земной шар. Набор видов, которые преобладающе используется для вывода типичные виды растительности, такие как умеренные лиственные леса, вечнозеленые тропические леса, и т. д. Эти модели были откалиброваны с большим успехом и способны прогнозировать общие закономерности мировой растительности. В области, типа растительности может быть одним из важнейших факторов потребления энергии, воды и питательных циклов.

Недавняя работа одного из естествоиспытателей в этой области предполагает, что понимание этих циклов на организмах широкого профиля и циклы в ландшафтном масштабе, регионы и экосистемы. Например, процессы луга, потребления и преобразования ресурсов по-разному и в различной степени, чем леса. Это происходит, отчасти, из-за многих физиологических различий между травами и деревьями. Поведение комбинирует информацию о физиологии растений в модели понимания масштаба экосистемы и процессов обеспечивающее необходимыми данными для моделей глобального климата, биогеохимии и атмосферной циркуляций. Взаимодействие с этими дисциплин имеет важное значение для наращивания понимания на ландшафтном, биомном, и глобальном уровнях.

## Методика и история функциональной морфологии

### Вопросы

1. Методы и история функциональной морфологии.
2. Примеры функциональной морфологии
3. Перспективы

#### Основные понятия.

Биомеханика. Применяет математические и биофизические теории для понимания функций движения животного.

Применение, действие или механического роли фенотипических особенностей кинематики.

Движения животного; углов, скоростей и траекторий, по которым различные части тела движутся в пространстве и изучать их кинетика.

Движения. Силы, создаваемые организмами в динамическе и исследование их морфологии. Описательные характеристики внешнего и внутреннего (анатомического) производительность фенотип.

Локомоторный, мозговой центр, заведующий движением какого-нибудь органа.

Синежаберный солнечник, или длиннопёрый солнечник (лат. *Lepomis macrochirus*) — вид североамериканских рыб из семейства центрарховые (*Centrarchidae*). Является самым распространённым видом в озёрах влажного субтропического климата, являясь фактически американским аналогом привычного жителям евразии карася.

Функциональная морфология изучает взаимосвязи между морфологией и функцией организма. Простой осмотр разнообразия животных выявляет целый ряд фенотипов и сопутствующие функции. Например, даже в пределах одной группы млекопитающих, возьмем летучих мышей, наблюдается организмы, потребляющие пищу всех видов, таких как кровь, плоды, листья, нектар, насекомых и других животных. Сопровождая

это разнообразие в диету. Это замечательное разнообразие морфологической структуры, начиная от летучих мышей - вампиров с клыками для приготовления острых разрезов для забора крови до поедателей листьев специализированных для измельчения и пережевывания пищи. Также отмечены, похожие вариации для разных типов локации животного. В то время как некоторые организмы эволюционировали свои крылья для полета, как у птиц, летучих мышей и летающих насекомых, других видов развились по пути удлинённая задняя конечности для бега или прыжков, например, в виде некоторых ящериц и кенгуру. Такое разнообразие в форме и формы функции незаменимый шаблон для функциональной морфологов, так как она обеспечивает меню, к которому исследователи могут обратиться как функция относится к форме.

Функциональная морфология по своей сути является механистической, поскольку она стремится понять основные механические принципы, объясняющие функционирование организма. Таким образом, функциональная морфология направлена не только на описательные функции организма (т.е. на лягушку прыгали 20 см), а на то, чтобы понять основные физиологические и морфологические принципы, которые позволяют организму выполнять физические задачи, такие как плавание, бег и питание, среди прочих. В отличие от редуционистских исследований, в которых изучаются живые организмы с биохимической или биофизической точки зрения (например, клеточная биология), функциональная морфология обычно фокусируется на возникающих функциональных свойствах, возникающих из целостного организма. Функциональные способности по типу «тело-организм» представляют собой конечный результат интегрированных морфологических, физиологических и поведенческих атрибутов организмов и следовательно, их изучение требует интегративного подхода. Например, гепарды известны своими замечательными характеристиками, и не всегда, когда различные аспекты их внутренней анатомии (например, функции легких и сердца, мышечная морфология

конечностей) позволяют правильно реагировать по сценарию хищника - спринтера. Однако функциональная морфология менее ориентирована на функциональные возможности ниже уровня организма, такие как эффективность из ферментов, катализирующих реакции. Это правило не является абсолютным, как, например, многие исследователи при исследовании функции отдельных мышечных волокон, чтобы понять, как функционируют крупные мышечные блоки. Области функциональной морфологии строятся вокруг нескольких ключевых идей. В первую очередь, морфологию животных обеспечивает основу для всех движений, например, использование мышц и костей во время передвижения. Однако, хотя описательные исследования морфологии являются существенными, сами по себе они дают неполную картину движения животного. Следовательно, функциональные морфологи должны также обеспечивать недостаточную функциональность, например, кормление или локомоцию (перемещение животных в пространстве (в водной среде, воздушной среде, по твердой поверхности, в плотной среде), обусловленное их активными действиями). До появления методов количественной оценки функции животных исследователи предполагали, что функция непосредственно следует из морфологии, но на самом деле эта взаимосвязь сложнее. Несмотря на то, что размеры и конфигурация нервов, костей и мышц ограничивают некоторые особенности функции животного, то есть, как быстро может бежать животное, они редко имеют прямое предсказание. Это объясняется тем, что уровень функции животных определяется не только морфологией, но и поведением, которое плохо понимается с точки зрения анатомических основ. Например, техника людей в каком либо виде спорта. Этот пример также выдвигает на первый план важную концепцию функциональной морфологии, а именно производительность всей организации, которая заключается в том, насколько хорошо организм выполняет экологически важную задачу, такую как максимальная скорость спринта или максимальная сила прикуса. Конечно, показатели производительности, такие как прыжки в высоту

сегодня редко бывают важны для современных людей, но, вероятно, очень важны во время эволюции современных людей, и аналогичные показатели остаются важными для животных. В случае прыжка в высоту, хотя функция - прыгать, высота в метрах - эффективность - это высота прыжка. Таким образом, изменения в поведении (как прыжки спортсмена) могут сильно повлиять на производительность в данной функции. Тонким аспектом этой точки зрения является то, что производительность, как она определена здесь, измеряется на уровне всего организма, а не на уровне ниже организма, например, в случае фермента, катализирующего реакцию. Причина этого различия в том, что действия всего организма - это действия, которые взаимодействуют с окружающей средой, и поэтому, понимая двойственную природу морфологии и производительности, мы можем получить достаточно полное представление о том, как организмы действуют в естественной среде.

Мы предлагаем обзор состояния функциональной морфологии с первым описанием ряда методов, используемых вместе с краткой историей функционально-морфологических исследований. Затем мы объясним некоторые общие принципы функционально-морфологических исследований, которые возникли из исследований в течение последних нескольких десятилетий. Чтобы представить обзор различных методов, применяемых в функциональных морфологических исследованиях, мы предоставляем четыре ключевых примера передовой функционально-морфологического исследования. Мы заключаем, описывая некоторые перспективные направления в этой области.

#### Методика и история функциональной морфологии.

Сложный характер функциональной морфологии делает невозможным дать исчерпывающий перечень методов. Скорее, мы предлагаем краткий исторический очерк общих методов, а также в последнее время описывают новые технологии, которые предлагают большие обещания на будущее. До сравнительно недавнего времени, анатомических исследований были

основой функциональной морфологии. На протяжении веков, ученые использовали препарирование для изучения отношения «форма – функция». Хотя форма может быть плохим предиктором функции, анатомические знания, полученные из этих исследований были заложены в основу многих областей, включая медицину и современную функциональную морфологию. В восемнадцатом и девятнадцатом веках, ученые, зафиксировали множество подробных анатомических рисунков различных позвоночных, многие из которых до сих пор широко используется сегодня. Современные исследования анатомии продолжает использовать базовые рассечение и описания, но оставался устойчивым за счет включения новых методов визуализации. Например, практика очистки и окраски позволяют исследователям изучить структуру кости, мышцы и сухожилия одновременно и на месте. Появление рентгеновской техники дало условия по-новому взглянуть на структуру кости, которая теперь дополнена компьютерная томография (КТ), которые позволяют создавать трехмерные модели. Магнитно-резонансная томография (МРТ), которая впервые в 1977 году, показал изображения внутреннего строения. Наконец, все более сложные компьютерные программы, способные создавать конечно-элементные модели позволяет детально реконструировать внутренние структурны компонентов организма. Квантификация движения - одна из главных целей функциональных морфологов. Исследование кинематики продвинулась со времен фотоаппаратов до современных высокоскоростных камер, которые могут работать при скорости кадрирования 1000 кадров/сек. До начала XX века, изучение движения сводилось к неподвижным изображениям и простое наблюдение (например, длина шага, основанные на следы от лошади в пыли). Основным продвижением в визуализации произошло, когда художник, Eadweard Muybridge, фотографировал движение животных в быстрой последовательности, чтобы визуализировать основные локомоторные узоры. Развитие целлулоидной пленки и видеотехники еще больше улучшило способность функционального морфолога к фиксированию

животных для количественного определения. Совсем недавно высокоскоростные камеры позволили биологам захватывать в цифровой форме чрезвычайно быстрые события, которые до сих пор оставались в значительной степени таинственными. Примеры включают привязку придатков к захвату креветок и баллистические движения языка саламандр, причем оба они происходят в течение нескольких миллисекунд. Относительно новым технологическим и концептуальным достижением стало использование высокоскоростного оборудования для визуализации в полевых условиях, которое позволяет биологам фиксировать поведение в их естественной среде. Такая технология особенно полезна для получения данных о крупных морских млекопитающих, которые нелегко изучить в неволе. Исследования анатомии и функции мышц были еще одним важным направлением функциональной морфологии. Как и в случае с технологиями визуализации для изучения движения животных, технологические инновации продолжали улучшать нашу способность понимать функцию мышц. Начиная с 1940-х годов, электромиография (ЭМГ) используется для обнаружения и измерения активности мышц. Когда мышцы активируются, происходит измеримое изменение электрического заряда ткани. Помещая проволочные электроды в мышцы и измеряя создаваемый ток, можно определить, когда активируется мышца. Одним из ранних сторонников работы ЭМГ был Карл Ганс, который написал несколько книг, объясняющих, как этот метод можно использовать для изучения мышечной функции у животных. Более поздняя разработка, сонометрия, позволяет исследователям изучить, как отдельные волокна мышц изменяются по длине во время движения. Вставляя два крошечных кристалла в мышечное волокно в разных точках, можно измерить изменение длины мышечных волокон во время сокращения. В сочетании с ЭМГ сонометрия особенно информативна, поскольку эти два метода одновременно предоставляют информацию о времени активации мышц и изменениях длины в отдельных волокнах мышц. Для позвоночных кости служат важными опорой для движения. Процесс локомоции, особенно у

крупных животных (например, лошадей), накладывает колоссальные напряжения на кости, а относительно новые методы с использованием тензометрической технологии позволяют исследователям измерять степень крутящего момента (скручивающей силы) и напряжение, наложенное на кости при локомоции. В аналогичном ключе силовые платформы, которые составляют чрезвычайно чувствительные трехмерные масштабы, могут эффективно измерять силы, которые животные оказывают при движении по земле.

Эти кинетические методы позволяют исследователям для измерения таких величин, как мощность, сила, ускорение и потребление энергии во время двигательной активности. Наконец, последние технологические новшества предоставили беспрецедентную возможность визуализировать движение животных в жидкости. В отличие от наземного движения, в которой силы могут быть количественно с помощью силы платформы, движения в водной среде, гораздо более сложной для изучения. Методы, такие как цифровой анемометрии по изображениям частиц (DPIV) использовать мелкие светоотражающие частицы, которые взаимодействуют с лазерным лучом, чтобы восстановить векторы силы, возникающей во время движения водных гидробионтов.

### Общие Принципы

Здесь мы опишем некоторые общие принципы и результаты недавних исследований по функциональной морфологии основывается на трех важных направлений исследований, а именно анатомии, энергетические и нервно-мышечной функции.

Анатомия. Проблемы стресса и морфологии нагрузки обеспечивает основу для всех движений. Многих морфологических структур, призванных выдерживать пиковые напряжения при нормальной деятельности, такие как добыча пищи, прогулки или прыжки, так как отказ в морфологической структуре (например, перелом кости) могут быть катастрофическими. Таким образом, в процессе эволюции, животные испытали сильный выбор для

морфологических структур, чтобы выдерживать высокие пиковые напряжения. Часто используемая мера способности кости противостоять напряжениям коэффициент запаса, который рассчитывается путем деления максимальной нагрузки которую кость выдерживает без сбоев на пике нагрузки нормальной двигательной активности. Вопрос выдерживать высокие пиковые нагрузки особенно актуальна во время двигательной активности, когда животные могут оказывать высокий пик сил на суставы конечностей, такие как коленный или голеностопный. Эта проблема особенно остро стоит для очень крупных животных (>300 кг), так как животные становятся крупнее, способность опорно-двигательного аппарата для того чтобы произвести силу и поддерживать напряжений увеличивается в 2, а масса тела увеличивается на коэффициент 3. Другими словами, как звери, становятся больше, потенциал для катастрофического повреждения (например, перелом кости) резко возрастает. Следовательно, можно ожидать сильного отбора на факторы безопасности для костей по мере увеличения размеров животного, а также исследований и экспериментов с различными млекопитающими показывают, что все факторы примерно (2-4) среди млекопитающих разных размеров. Крупных млекопитающих компенсируется для увеличения силы, приняв во время движения, очевидно, для слонов и лошадей, например более вертикальную осанку. Эта вертикальном положении обеспечивает крупных млекопитающих большим механическим преимуществом и снижает напряжение относительно небольших млекопитающих, которые принимают более согнутое поза конечностей. Вопрос пиковых нагрузок на морфологические структуры также актуален во время добывания пищи, особенно для животных, которые потребляют очень грубую пищу. В этом смысле животные, которые потребляют жесткий корм с твердыми морфологическими структурами, например, хрящ, особенно интригует. Хрящевые животные, такие как акулы и скаты, потребляют большую и твердую добычу без использования укрепленных костей. Одним из самых ярких примеров этого явления является скат, который может

раздавить в челюстях чрезвычайно жесткие моллюски и крабов. Более тщательный осмотр внутренней анатомии челюстей показывает устройство, которое работает так же, как щипцы для орехов, с жертвой, вставленной с открытой стороны. Треугольная структура челюсти затем закрывается и эффективно подавляет добычу. Эта конструкция «щелкунчика» намного эффективнее при раздавливании добычи, чем если бы скат использовал свои параллельные части челюсти, чтобы откусить используя челюсти параллельно. Кроме того, внутренняя анатомия челюстей ската также показывает некоторые интригующие сходящиеся признаки с костью. Нормальная кость, особенно конец длинных костей, где происходит большая нагрузка веса, усиливается наличием ряда внутренних распорок. Изображения МРТ челюстей ската показывают аналогичный набор укрепляющих распорок, которые позволяют скатам производить высокие силы, не повреждая челюсти.

Энергетика: упругие элементы в качестве движущей силы движения требуют энергии. Для животных без привычных органов движения, движение создается с помощью различных механизмов, таких как гидростатическое давление, но для большинства животных с мышцами, общепринятой модели заключается в том, что мышцы привод передвижения с помощью молекулярных моторов, такие как миозин, который преобразует химическую энергию (в виде АТФ) для потенциальной энергии.

Согласно этой точке зрения, скорость или интенсивность движения должны тесно коррелировать с количеством потраченной энергии. Для большинства движений, управляемых мышцей, это простое предсказание подтверждено. Например, как рептилии, расходы линейно возрастают до тех пор, пока животное не достигнет мышечного истощения, и в этом случае мышечная функция быстро уменьшается из-за усталости. Однако этот основополагающий принцип «двигаться быстрее, усерднее» не является универсальным. Когда исследователи начали вычислять уровни энергозатрат у крупных млекопитающих во время передвижения, они заметили, что в

некоторых случаях расходы увеличивались бы линейно со скоростью на низких и умеренных скоростях, но при более высоких скоростях энергетические расходы часто увеличивались гораздо медленнее.

Примечательным примером является прыжок в кенгуру. При прыжках на малых скоростях энергетические затраты растут линейно, но на высоких скоростях кенгуру может двигаться так же дешево (с энергетической точки зрения), как если бы они двигались с более медленными скоростями. Другими словами, эти животные, кажется, обманывают. Они увеличивают скорость, не потребляя дополнительной энергии. Обширные исследования анатомии крупных млекопитающих, таких как кенгуру и других крупных копытных животных (оленей, газелей), дали потенциальный механизм для этой энергичной экономии.

Многие крупные копытные имеют удлиненные и расширенные сухожилия, которые действуют как пружины во время передвижения. Когда нога животного контактирует с опорой при локомоции (особенно при быстром передвижении), сухожилие или связка сжимаются, сохраняя упругую энергию подобно сжатой пружине. Когда стопа покидает землю, давление на сжатые сухожилия и связки освобождается, а упругая отдача от этих пружинных структур обеспечивает дополнительную силу для движения животного, что приводит к энергетической экономии.

Идея о том, что локомоция движется, по крайней мере отчасти, с помощью сжимающих пружинных механизмов, представляет собой пример класса упругих механизмов, которые могут создавать силу для передвижения при относительно низких энергетических затратах. Основными виновниками являются высокоэластичные структуры, такие как сухожилия и связки, но мышца также обладает некоторой эластичностью. Использование эластичных элементов для экономии энергии представляется повсеместным в животном мире и часто дает более высокую производительность, чем можно было бы предсказать, основываясь на простых вычислениях только мышечной силы. Например, некоторые лягушки могут «накапливать»

энергию в сухожилиях и связках перед прыжками. При прыжке, который инициируется их мышцами задней конечности, эта накопленная упругая энергия высвобождается, обеспечивая дополнительную силу, которая позволяет лягушкам прыгать на большие расстояния, чем на основе мощности одной мышцы.

Отрывочные образцы включают механизм катапульты в крошечных насекомых - кузнечиках, в которых упругая энергия сохраняется и впоследствии освобождается механизмом захвата во время прыжка. Блохи представляют собой, пожалуй, самый эффектный пример эластичных механизмов для повышения эффективности: объясняется, резилином, высокоэластичным протеином в ногах, растягивается, и эта эластичная энергия затем быстро высвобождается, что позволяет производить очень большие ускорения. Такая форма накопления энергии энергетически выгодна, потому что этерин медленно растягивается при малых выходных мощностях, но быстро высвобождается, производя высокую мощность за очень короткий период времени, подобно катапульте.

Одна хорошо изученная форма экономии эластичной энергии была сформулирована в прогностической модели, названной моделью масса - пружина. Масса-пружина модель наиболее применима для крупных наземных животных (например, кенгуру), и модели большой массы (например, тело), прикрепленный к большой пружинной структуре (конечность с ее сжимающими сухожилиями и связями). Во время передвижения масса сжимает пружину в середине фазы стойки, а затем тело восстанавливает упругую энергию в конце фазы стойки. Модель масса - пружина особенно полезна для установления энергетических различий между ходьбой и бегом у крупных млекопитающих, таких как люди. Во время ходьбы бедро следует за движением перевернутого маятника и буквально сворачивается над коленом, с небольшим сжатием упругих структур в коленном суставе. В отличие от этого, во время бега, тазобедренный сустав проходит в середине, а эластичные элементы в

коленном суставе сжаты, что обеспечивает некоторое эластичное хранение и отдачу. Это разграничение подразумевает, что бег более активно использует упругие элементы. Однако ходьба также дает некоторую энергетическую выгоду от того, как бедро сначала поднимается к верхушке маятника, который требует энергии, а затем опускается. Снижение тазобедренного сустава энергетически дешевле, чем поднятие бедра из-за преобразования потенциальной энергии в кинетическую энергию.

Важным соображением является то, что энергетические выгоды таких весенних структур, вероятно, являются наиболее прозрачными для более крупных животных (например, лошадей) и, вероятно, менее важны для очень мелких животных, таких как насекомые. Это объясняется тем простым фактом, что более крупные животные из-за их большой массы могут оказывать гораздо более высокие силы на сухожилия и связки во время передвижения по сравнению с меньшими животными.

Нервно-мышечная функция: высокочастотные и баллистические движения.

Несмотря на широко распространенное влияние эластичных механизмов на животное царство, мышцы остаются основным двигателем большинства движений, таких как слезка, прыжки и бег. Сеть мышц, прикрепленных к костям через сухожилия, и нервы, иннервирующие их, составляют нервно-мышечную систему. Нервно-мышечную систему можно рассматривать как две основные части: сами мышцы с их различными структурными компонентами и нервы, которые их иннервируют, и обеспечивают проводку для эффективного контроля. В нормальных условиях движение большинства суставов можно разумно смоделировать, но некоторые экстремальные виды движения ставят вызов традиционным представлениям динамики мышц. Высокочастотные движения, такие как дребезжание хвоста в гремучих змеях с частотой 90 Гц и вокализация в некоторых жабах - 200 Гц, представляют значительную проблему для нервно-

мышечной системы. На первом проходе можно было бы догадаться, что природа уже предоставила решение этой проблемы в виде различных мышц

Типа, каждый из которых уникально подходит для различных скоростей сжатия и создания силы. Например, мышцы с быстрым переключением позволяют животным производить быстрые и мощные (высокосильные) движения в течение относительно коротких периодов времени, таких как взрывные скачки, тогда как медленные мышечные волокна обеспечивают более устойчивые и менее мощные движения, такие как поддержание неподвижной позы. Даже высокоскоростные дрожащие мышцы были бы в затруднении для выполнения таких высокочастотных движений, таких как наблюдение, особенно в течение длительных периодов времени. Помимо необходимой координации между мозгом, нервами и мышцами, такие высокочастотные движения являются сложными по другим причинам, таким как скорость обмена кальция (водитель мышечной функции), АТФ и возможность быстрой мышечной усталости. Осмотр мышц, используемых в высокочастотных перемещениях, таких как гремучая змея, показывает несколько ключевых приспособлений для быстрых движений. Эти мышцы демонстрируют улучшение высвобождения и секвестрации кальция из саркоплазматического ретикулума, что приводит к высоким темпам кальция в мышечных волокнах. Эти мускульные волокна также демонстрируют высокие скорости прикрепления и отделения миозиновых поперечных мостиков и быстрое удаление кальция из хелперных белков. Гремучая смесь гремучих змей особенно путана, поскольку гремучие змеи могут трещать на чрезвычайно высоких частотах при относительно низких энергетических затратах.

Кроме того, мышцы, участвующие в дребезге, демонстрируют интересное свойство: по мере увеличения силы дребезжания энергетическая стоимость мышечных подергиваний остается постоянной. Эти мышцы, по-видимому, обладают уникальным энергосберегающим свойством, а именно, с увеличением частоты дребезжания, увеличивается также дребезжащая сила,

но энергетическая стоимость каждого подергивания мышцы остается постоянной. Вторая значительная проблема нервно-мышечной системы проявляется в виде чрезвычайно взрывных движений. Например, многие лягушки полагаются на чрезвычайно быстрые проекции их языка (которые могут иметь место в течение периодов времени до 30 мс или 30 одготысячных долей секунды), чтобы захватить добычу.

У большинства животных, которые используют языки для кормления, язык перемещается активным пополнением мышц, а общая длина проекции умеренная (<2% от длины тела или менее). В некоторых саламандрах, например, в роде *Hydromantes*, язык может проецироваться на длину до 100% длины тела всего за несколько миллисекунд. Исследования анатомии вокруг этого удлиненного языка показывают некоторые волокна мышц, которые существенно сужают язык, проецируя его изо рта на высоких скоростях, подобно тому, как семя арбуза сжимается между пальцами. Другие мышцы-ретракторы затем наматывают длинный язык после использования. Результатом является взрывная баллистическая проекция языка, в которой язычок движется само собой, без какого-либо дополнительного ввода энергии за пределы первоначального сжатия. Возможно, более впечатляющий пример исходит от хамелеонов, которые также обладают баллистическими свойствами своих языков, которые могут увеличиваться в два раза до их длины тела и которые также прилипают к добыче с помощью всасывания.

### Примеры

Чтобы дать обзор широты методов и вопросов, используемых функциональными морфологами, мы приводим четыре кратких примера интегративных исследований, охватывающих ряд различных таксонов животных. Разнообразие локомоторных режимов у животных является одной из самых поразительных особенностей эволюции животных. Часто упоминаемой особенностью этого разнообразия является дихотомия между

рептилиями и млекопитающими в их аэробной способности. В то время как млекопитающие обладают значительной аэробной способностью и могут работать на относительно высоких скоростях в течение длительных периодов времени ( $> 30$  мин), рептилии быстро переключаются с аэробных на анаэробных движений во время быстрых движений. Однако механизм этой дихотомии не был полностью понят, но одно возможное объяснение может быть получено из гипотезы осевой связи, которая утверждает, что ящерицы сталкиваются с респираторным компромиссом при движении на средних и высоких скоростях. Ящерицы с боковыми волнами тела туловища, которые производятся с чередованием односторонних сокращений межреберных мышц. Межреберные мышцы также используются в двустороннем порядке для вентиляции легких во время отдыха дыхания. Следовательно, гипотеза осевой связи предсказывает, что по мере того как животное увеличивает свою скорость, дыхание будет подавляться. Однако предыдущая работа с мониторами (*Varanus spp.*) и зелеными гуанами (*Iguana iguana*) предоставила смешанную поддержку этой гипотезы. Исследователи использовали видео. Радиография для наблюдения за передвижением в мониторах саванны (*V. exanthematicus*) и зеленых игуан. Этот метод производит видеорентгеновские снимки, которые позволяют наблюдать за внутренними структурами, в данном случае с полостью или горлом. Датчики давления, имплантированные в легкие и полость полости, предоставили информацию о циклах дыхания. Результаты были в согласии с гипотезой осевых ограничений интересным способом. У зеленых игуан вентиляция легких уменьшалась по мере увеличения скорости локомоции, как и прогнозировалось. Однако в мониторах саванны вентиляция легких не ухудшалась при более высоких скоростях. Видеорадиографы показали, что ядовитые ящерицы выпускают грызущую подкачку к воздуху в легкие. То есть, хрящевой аппарат сжимает полость, создавая положительное давление и вызывая перемещение воздуха в легкие (рисунок 1). Эта работа является наглядным примером того, как правильное применение технологии

позволяет функциональным морфологам проверять гипотезы функционирования организма у животных. В этом случае исследование обеспечивает поддержку гипотезы осевых ограничений, показывая, что организмы обошли ограничение с помощью эволюции гуморального насоса.

Динамика жидкости во время плавания синежаберного солнечника.

Многие животные перемещаются в водной среде, такие как рыбы, морских млекопитающих и беспозвоночных. В отличие от наземных сред, в которых количественная оценка силы относительно проста, сделать это в водной среде гораздо сложнее. Водных организмы, как правило, движутся в жидкости с помощью специализированных придатков, которые давят на жидкость. Развитие современных методов исследования был важным шагом вперед для понимания водной механики, потому что это позволило визуализация этих более сложных векторов сил. Исследования окуня показал, что сложную динамику жидкости, создаваемые рыба может быть количественно измерена. Для достижения этой цели, исследователи использовали специальные приборы, чтобы измерить динамику плавания синежаберного солнечника (*Lepomis macrochirus*). Вода в бассейне была наполнена стеклянными бусинами с небольшим, около 12 мм в диаметром, покрытые серебром. Эти шарики остаются во взвешенном состоянии в толще воды в относительно равномерном распределении и подсвечены с помощью лазера сфокусированного в плоскости. Как рыба плавает, взаимодействуя с водой? Высокоскоростная цифровая видеозапись движения частиц, и эти видео позволяют количественно оценить силы, действующие на рыбу в текучей среде и измеряли вихревые скорости.

Съемки с разных точек, позволяет проанализировать эти силы в трех измерениях (рис. 2). На медленных скоростях (0,5 длины тела в секунду), когда синежаберного солнечника использовании при движении только грудными плавниками при плавании. Исследователи также обнаружили значительные силы, которые могут помочь в маневренности. Этот подход был значительным не только в его отдельных открытиях, но еще и

обеспечивает дорожную карту для будущего исследования в движении водных животных.

Одним из самых интересных нововведений в функциональная морфология была реализация эволюционных принципов, таких, как сравнительные методы. Потому что многие функциональные морфологические подходы подробно описаны в природе, исследования, как правило, ограничивается одним или двумя видами. Однако, усовершенствования в технологии позволили исследователям записать подробные функциональные измерения на наборах видов, которые различаются по экологии и поведения. Этот подход был освещен в недавнем исследовании на прыжках карибской ящерицы анолис (род игуанообразных ящериц семейства анолисовых). Карибские ящерицы анолис распространены повсеместно на острове, и одна из основных особенностей их эволюционного различия в их способности прыгать и бегать. Некоторые виды являются выдающиеся прыгуны и бегуны, в то время как другие виды показывают только скромных возможностей. Ученые исследовали кинетику прыжков у 12 видов ящериц Анолисов, что выявили существенные различия в морфологии и поведении скакать. Анолисы особенно полезны для изучения эволюции, потому что они подвергаются независимой адаптивной радиации на островах на протяжении больших Антильских островов. Были рассмотрены ключевые вопросы: отличия в кинетике прыжков; как морфология соотносится с кинетикой прыжка; и могут ли анолисы использовать взлетные углы, которые максимизируют прыжки. Чтобы ответить на эти вопросы, авторы измерили силы, возникающие во время прыжков с трамплина 12 видов анолис, используя силовую платформу. Это устройство использует серию датчиков (гибкие и полые металлические стержни), которые прикреплены к металлической пластине. Когда ящерица прыгает с плиты, усилие передается через пластину на датчики. Изгиб в преобразователи передается через провода присоединены к усилителю и в конце концов к компьютеру. При использовании в сочетании с

высокоскоростной цифровой камерой, силами платформы предназначенными для исследования взаимодействия между платформой, используемые для приведения в движения (кинетика), и движения, используемые во время прыжка (кинематика). Одним неожиданным результатом стало отсутствие разницы между морфологически дивергентными экоморфами в кинетике прыжка. Это отсутствие разницы произошло, потому что было два пути, чтобы быть хорошим прыгуном, а именно имея длинные задние конечности относительно короткие и коренастые задние конечностей. Напротив, короткие и коренастые задние конечности обеспечивают дополнительные мышцы, что обеспечивает высокую мощность во время прыжков. Как некоторые анолисы экоморфы имеют длинные задние конечности, в то время как другие были короче, более мускулистые задние конечности, этот двойной подход к прыжкам, приводит к отсутствию разницы между типами экоморфы. Второй неожиданный результат был в том, что ящерицы анолисы использован простой метод выполнить достаточно длинные, но короткие (по продолжительности) и мелкие (в высоту) прыжки. Используя простые функции прыжков. Исследователи вычисляли угол скачков и нашли, что анолисы должны использовать, чтобы увеличить горизонтальное расстояние прыжка, учитывая их задних конечностей, длины и скорости разбега (рис. 3). Интересно, что анолисы прыгают на немного меньших углах взлета, чем предсказанные расчетные углы. Однако, это уменьшение угла дало лишь очень небольшое влияние (1% в среднем) на горизонтальное расстояние, но значительно уменьшилась продолжительность перехода (7% в среднем) и высота прыжка (15% в среднем). Экологическая значимость этой биомеханической стратегии остается нерешенной, но эти скачки могут позволить анолисам прыгать более неуловимо в суматохе окружающей среды древесных жителей, как например более короткую продолжительность прыжок может позволить животному быстро изменять маршрут, когда спасаются от хищников. Хороший биомеханический трюк, рассчитанный на выживание и конкурентоспособность в экосистеме.

Несмотря на предыдущие примеры, области функциональной морфологии не ограничиваются исследованием позвоночных. Беспозвоночные предлагают почти безграничную палитру морфологические формы и поведения для функционального морфологов к изучению, начиная от стремительно бегущей пауков до медленных насекомых. Особенностью морфологического подхода применительно к беспозвоночным является, например производительность зависания пчелы. Функциональные морфологов часто интересуется, как морфология изменяется в процессе роста индивидуума и как эти изменения влияют на функции. У большинства животных, резкого изменения формы тела от рождения к взрослости не происходит, который называется аллометрический рост. Потому что форма (морфология), скорее всего, диктует функциональности и производительности в какой-то степени, можно ожидать различных давлениях отбора на разных этапах жизни. Пчелы плотника, которые выкапывают гнездо в виде полостей в древесине. Эти насекомые имеют относительно высокую нагрузку на крыло, что означает, что они обладают большей массы соотношение площади крыла, чем у других пчел. Исследователи использовали различные смеси из трех газов, чтобы изменить плотность воздуха в камере, в которой пчела зависла. Уровни кислорода поддерживались постоянными (гипоксическими), поэтому уровень метаболизма будет оставаться без изменений в то время как азот (N<sub>2</sub>), гелий концентрации были разнообразны. Потому что N<sub>2</sub> является более плотной, чем гелий, меняя соотношение этих двух газов в поисковой камере в различных плотностях газа. За счет уменьшения плотности до тех пор, пока пчела не начинала парить, исследователи смогли вычислить максимальную производительность полета. Пчелы были сняты на видео, как они летели, - и аудиозаписи были сделаны одновременно. Используя пчел с широким диапазоном размеров тела животных изучение онтогенетического летно-технических характеристик, кинематики и энергетики. У этих пчел фиксировали размеры брюшной полости, грудной масса, относительная грудных мышц, а нагрузка

на крыло все масштабируется аллометрически в отношении массы тела. Грудные мышцы несут ответственность за перелет, и их относительная масса уменьшается, а масса тела увеличивается. Неудивительно, что эти пчелы с самой высокой относительной грудной мышцы были способны парить в чистом гелиоксе. Интересно, как взмах крыльев частоты и амплитуды хода положительно коррелировала с массой тела при зависании. Выходная мощность и скорость метаболизма существенно повышается при полете в гиподансных атмосферах. В этом случае, большие пчелы имеют почти максимальную производительность, в то время как более мелкие пчелы имеют больше силовых и кинематических резервов в парящем полете.

#### Перспективы.

Теории в области функциональной морфологии возникли и развивались в течение прошлого столетия, заложили и интересные перспективы на будущее. Мы предлагаем несколько направлений, которые мы чувствуем, являются стимулирующим познания новых рубежей функциональной морфологии. В концептуальном развитии, которая сложилась за последние несколько лет была, идея о том, что исследователи должны быть направлены на изучение организмов не только в контролируемых лабораторных условиях, но и в естественной среде. Эколога-физиологи уже давно признали важность понимания функции организма в экологической обстановке, но предположение, что поведение и функции, полученные в лабораторных условиях суррогаты и не всегда приемлемы естественному поведению.

Недавние работы показали, что это не всегда так, потому что животные будут корректировать свое поведение как функция их ближайшего окружения. Технологический прогресс стремительно включает исследователей лабораторий в поле, тем самым уменьшая или устраняя в некоторых случаях, традиционную дихотомию между естественной и лабораторной биологией. Например, новейшие достижения в области

высокоскоростной обработки изображений теперь предоставляют в распоряжение исследователя относительно недорогой, легкой, и портативной высокоскоростные камеры, способные съемки до 1000 кадров/сек. Улучшенная беспроводная технология позволяет исследователям использовать устройства дистанционного зондирования в проведении измерения во внутренней среде животного, например температуры тела, уровня гормонов или многих других физиологических параметров, и все это в естественных условиях. Прекрасным примером такого подхода является изучение движения морских млекопитающих. В отличие от более мелких водных животных, в которых поведение и передвижение могут эффективно изучаться в полустественных условиях, таких как большие аквариумы или цистерны, люди еще не способны воссоздать масштаб обитания морских млекопитающих, таких как киты, тюлени или морские львы, многие из которых регулярно покрывают десятки километров за один день. Кроме того, многие морские млекопитающие регулярно погружаются на глубины более 100 м, и большая часть их поведения тесно связана с этим суточным ритмом дайвинга и возвращения к поверхности для дыхания.

Современные технологии дистанционного зондирования позволяют исследователям измерять скорости плавания, температуру тела, частоту сердечных сокращений и много других переменных на морских млекопитающих. В ближайшие несколько лет совершенствование нанотехнологий обещает захватывающую возможность использования подобных устройств дистанционного зондирования на гораздо меньших организмах, таких как беспозвоночные, птицы, рептилии или небольшие птицы, например. Некоторые из самых захватывающих последних событий были достигнуты благодаря улучшениям в работе с изображениями. До недавнего времени исследователи смогли собрать только кадры внутренних структур, таких как кости и мышцы, во время их использования, что вызвало вопрос о том, как внутренние структуры используются в нормальных условиях. Ученые разработали интегрированную 4-D систему МРТ, которая

эффективно визуализирует движение внутренних структур в трех измерениях (X, Y и Z) в реальном времени.

Программное обеспечение, разрабатываемое совместно с этой системой МРТ, позволяет точную реконструкцию костей и мышц во время питания, передвижения и многих других видов движения. Используя это программное обеспечение, можно воссоздать движения скелета в сочетании с ключевыми мышцами, обеспечивая беспрецедентный обзор динамических движений. В дополнение к предоставлению ценной базовой информации об анатомии и функционировании организма, эти подходы предлагают захватывающие возможности для лечения заболеваний и реабилитации после травматических повреждений. Удивительное объединение усилий недавно исследовало отношения между морфологией половых признаков, таких как перья павлина, рога ящериц и т. д., а также функциональные и физиологические переменные. Многие животные демонстрируют сложные и красочные сексуальные структуры, и причины, по которым животные развили такие, казалось бы, вредные структуры, являются предметом спора в эволюционной биологии.

Функциональные морфологические подходы открывают перспективы для обсуждения этой дискуссии, поскольку размер, форма и цвет сексуальных сигналов могут быть честными сигналами базовых функциональных переменных, которые являются ценными мерами качества мужской особи. Действительно, недавняя работа показала, что размер и форма таких половых структур часто имеют сильную корреляцию с характеристиками производительности. Например, ящерицы с увеличенными вентиляторами горла или подгрудок также демонстрируют сильные прикусные силы, несмотря на отсутствие очевидной функциональной связи между анатомией мускулатуры головы (которая определяет силы прикуса) и размерами и формой подгрудок.

У некоторых видов самцы ящерицы с сильными прикусными силами обычно более доминируют, когда конкурируют с самцами с более низкими

силами прикуса, что отражается в их более высоком репродуктивном успехе. Отпечаток полового отбора, кажется, очень силен в области функциональной биологии, и предмет обещает усиление сотрудничества в течение следующего десятилетия между функциональными морфологами и исследователями, заинтересованными в половом отборе. Последней развивающейся областью роста является использование животных моделей для проектирования роботов.

Многое было написано о способности организмов выполнять сложные задачи с кажущейся быстротой, такие как дешевые энергетически и быстрые прыжки кенгуру или быстрое и маневренное плавание среди видов рыб и акул. Сотрудничая с функциональными морфологами, инженеры сконструировали широкий спектр животных роботов, смоделированных, в частности, среди змей, омаров и рыб, основываясь на основных принципах анатомии и функции мышц.

Прикладное использование функциональных морфологических принципов в целом, предостережение от чрезмерной преданности к таким прикладным целям, использование роботов, которые они помогают проектировать.

Глоссарий.

1 раздел. Экологическая ниша. Понятие экологической ниши.

Смещение. Ситуация, когда два вида более различны в географических точках, где они пересекаются, чем между точками, где они встречаются отдельно.

Сообщество. Совокупность взаимодействующих популяций, занимающих определенную территорию, живой компонент экосистемы. Сообщество функционирует как динамическая единица с различными трофическими уровнями, через него проходит поток энергии и совершается круговорот питательных веществ.

Биогеоценоз. Исторически сложившаяся природная система биотических и абиотических факторов среды. Таким образом, луг, лес, болото, пруд мы можем назвать биогеоценозами. А вот аквариум, каплю воды, пробирку с растущими в ней микробами биогеоценозами называть нельзя - это экосистемы.

Структура. Под структурой сообщества обычно понимают соотношение различных групп организмов, различающихся по систематическому положению, по роли, которую они играют в процессах обмена и круговорота веществ, по месту в пищевой цепи и так далее. Таким образом, структура сообщества включает в себя ряд компонентов, таких как видовая, морфологическая и трофическая структура.

Видовая структура. Сообщества включает два понятия видовой состав и видовое разнообразие. Обычно в составе сообщества имеется мало видов, представленных большим числом особей и сравнительно много особей встречающихся редко. Чем многочисленнее вид, тем в большей степени он определяет процессы, идущие в сообществе. Некоторые виды, называемые индикаторными, указывают на состояние среды обитания. Во многих пресноводных водоемах, например, индикаторами являются ракообразные.

Видовое разнообразие. Признак, указывающий на благополучие и устойчивость сообщества - это видовое разнообразие. Чем выше видовое

разнообразие, тем больше экологических ниш и тем шире возможность адаптации сообщества к изменившимся условиям среды.

Морфологическая структура. Морфологическая структура - это его пространственная организация.

Конкуренции. Экологические взаимодействия, в которых два вида видов негативно влияют друг на друга, потребляя общие ресурсы или с помощью конвергенции других вредных средств.

Сходимость. Развитие возрастающего сходства с течением времени, обычно применяется к видам, которые несколько не связаны эволюционно.

Нишевое измерение. Экологическая переменная, по которой характеризуется ниша вида, например размер корма, и обычно представляется в виде оси графика.

Полиморфизм. Наличие двух или более форм, различающихся по морфологии или каким-либо другим образом в одной и той же популяции. Экологическая переменная, вдоль которой характеризуется ниша вида, например, размер пищи, и типично представленная как ось полиморфизма графа.

Население. Населяющие виды. Те индивидуумы вида, которые происходят в определенном месте.

Статистика роста популяции. Коэффициент на единицу популяции, при котором численность населения изменяет численность, обычно рассчитывается как коэффициент рождаемости за вычетом смертности.

2 раздел.

Ограничения. Они могут абсолютно ограничить определенные действия организма. Даже если все усилия в компромиссном сценарии посвящены конкретному действию, это действие не является достаточным для удовлетворения текущих потребностей организма.

Энергия. В биологии энергия, которая необходима для жизни, собирается из разрыва химических связей во время метаболических процессов. Энергия

часто хранится клетками в форме таких веществ, как молекулы углеводов (включая сахара) и липиды, которые выделяют энергию при взаимодействии с кислородом.

Гормоны. Эти вещества являются химическими мессенджерами, которые переносят информацию из одной части организма (например, из мозга) в другую (например, в гонады) часто через систему транспортировки крови. Гормоны связывают рецепторы с клетками-мишенями и таким образом регулируют функцию их мишеней. Различные факторы влияют на действие гормона, включая его структуру секреции, транспортные процессы, ответ принимающей ткани и скорость, с которой гормон разрушается.

Скорость метаболизма. Расход энергии за единицу времени. Норма метаболизма обычно выражается в единицах скорости выработки тепла (в килоджоулях за единицу времени).

Характеристика организма. Это относится к характеристикам работоспособности всего организма (например, насколько быстро организм может ускориться), которые определяются физиологическими особенностями (например, составом мышечных волокон).

Компромиссы, сосуществование. Эти атрибуты относятся к потере одного качества или аспекта чего-то в обмен на получение другого качества или аспекта.

3 раздел.

Потребление. Процессы получения ресурсов из окружающей среды, таких как фотосинтез в листьях и поглощение питательных веществ корнями.

Выделение. Распределение ресурсов среди альтернативных структур или функций внутри организма. Принцип распределения используемых ресурсов для одной цели будут недоступны для других целей, создавая компромиссные решения, которые сильно влияют на рост растений и жизненные циклы. Условия. Факторы окружающей среды, которые влияют на организм, но не могут быть потреблены или боролись за (например, температура, pH).

Энергетический баланс листа. Баланс энергии входы и выходы, которые влияют на температуру листьев. Солнечная радиация является наиболее важным вкладом, и транспирационное охлаждения и конвективных теплопотерь являются наиболее важными мероприятиями.

Фотосинтетические пути. Растения обладают три альтернативных фотосинтетических процессов (C3, C4 и CAM), которые отличают основные биохимические и физиологические механизмы, что приводит к резким изменениям характеристик в зависимости от температуры и наличия света, воды и питательных веществ.

Ресурсы. Аспекты окружающей среды, которые потребляются в процессе роста и за что растения конкурируют. Наиболее важными из них являются свет, вода, питательные вещества и пространство.

Вода и эффективность использования питательных веществ. Эффективность фотосинтеза относительно инвестиций питательных веществ и воды, соответственно.

Эмболия (или кавитация, вторжение). Засорение водных транспортных средств и пузырьками воздуха в ксилеме (клеток вода-транспортировки), вызывая снижение водного транспорта и, возможно, гибели растений.

4 раздел.

Биомеханика. Применяет математические и биофизические теории для понимания функций движения животного.

Применение, действие или механической роли фенотипических особенностей кинематики.

Движения животного; углов, скоростей и траекторий, по которым различные части тела движутся в пространстве и изучать их кинетика.

Движения. Силы, создаваемые организмами в динамике и исследование их морфологии. Описательные характеристик внешнего и внутреннего

(морфологического и анатомического строения) системы движения и характеристики производительности фенотипа.

Локомоторный, мозговой центр, заведующий движением какого-нибудь органа.

Литература использованная.

1	Бигон М. и др. Экология. Особи, популяции и сообщества. - М.: Мир, 1989, в 2-х тт.
2	Быков Б.А. Экологический словарь - Алма-Ата: Наука, 1983 - с.216

3	Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: Изд-во МГУ, 1990.
4	Ж. Пол Джиллер, Структура сообществ и экологическая ниша, М., «Мир», 1988 г., с. 18-19.
5	Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Основы общей экологии. Учебник– М.: Мир, 2013.
6	Одум Ю. Экология: в 2-х т. – М.: Мир, 1986. т.2. – 376
7	Природа моделей и модели природы / Под ред. Д. М. Гвишиани, И. Б. Новика, С. А. Пегова. – М.: Мысль, 1986. – С. 41
8	Реймерс Н.Ф. Природопользование: Словарь-справочник.-М.: Мысль, 1990. - 637
9	Chase, Jonathan M., and Mathew A. Leibold. 2003. Ecological Niches. Chicago and London: University of Chicago Press. A recent major revision of the population persistence niche concept.
	Schoener, Thomas W. 1986. Resource partitioning. In J. Kikkawa and D. J. Anderson, eds. Community

Литература для самостоятельного изучения.

1	Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М.Бигон, Дж.Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – т. 1. – 667 с.; т.2 – 477 с.
---	--

2	Большаков, В.Н. Экология / В.Н. Большаков, В.В. Качак, В.Г. Коберниченко и др. / Под. ред. Г.В. Тягумова, Ю.Г. Ярошенко. – М.: Логос, 2005. – 504 с.
3	Бродский А.К. Краткий курс общей экологии. /А. К. Бродский - учеб. пособие для ВУЗов.- СПб.: «Деан», 2012.- 224 с.
4	Бродский А.К. Общая экология: Учебник для студентов вузов. М.: Изд. Центр «Академия», 2006. - 256 с. Рекомендован Минобр. РФ в качестве учебника для бакалавров, магистров и студентов вузов.
5	Бродский, А.К. Общая экология / А.К.Бродский. – М.:Издательский центр «Академия», 2007. - 256 с.
6	Воронков Н.А. Экология: общая, социальная, прикладная. Учебник для студентов вузов. М.: Агар, 2006. – 424 с. Рекомендован Минобр. РФ в качестве учебника для студентов вузов.
7	Воронков, Н.А. Экология общая, специальная, прикладная / Н.А.Воронков. – М.: Агар, 2000. – 424с.
8	Горохов, В.Л. Экология: Учебное пособие /В.Л.Горохов, Л.М.Кузнецов, А.Ю.Шмыков. – СПб.: «Издательский дом Герда», 2005. – 688с.
9	Грин, Н. Биология: В 3-х т. / Н.Грин, У.Стаут, Д. Тейлор. / Пер. с англ. Под ред. Р. Сопера. – М.: Мир, 1993.
10	Дажо, Р. Основы экологии. – М.: Изд-во «Прогресс», 1975. – 416с.
11	Джиллер П. Г. Структура сообществ и экологическая ниша. /П. Г. Джиллер - М.: Мир, 2012.- 184 с
12	Коробкин В.И. Экология: Учебник для студентов вузов/ В.И. Коробкин, Л.В.Передельский. -6-е изд., доп. И перераб.- Ростов н/Д: Феникс, 2007.- 575с. Лауреат Всеросс. конкурса по созд. новых учебников по общим естественнонауч. дисциплин. для
13	Николайкин Н.И., Николайкина Н.Е., Мелехова О.П. Экорлогия. 2-е изд.Учебник для вузов. М.: Дрофа, 2008. – 624 с. Рекомендован

	Минобр. РФ в качестве учебника для студентов технич. вузов.
14	Общая экология: Учебник для вузов /Автор-составитель А.С.Степановских. – М.: Юнити-Дана, 2000. – 510 с
15	Одум, Ю. Экология /Ю.Одум. – М.: Мир. 1986. – т.1. – 328 с.
16	Чернова Н. М. Экология. /Н. М. Чернова - М.: Просвещение, 2011 – 342с.
17	Шилов, И. А. Экология /И.А.Шилов. – М.: Высш. шк., 2000. – 512 с.
18	Экология / под ред. В. В. Денисова. – М.: МарТ, 2006. – 768 с.
19	Экология. Под ред. проф.В.В.Денисова. Ростов-н/Д.: ИКЦ «МарТ», 2006. – 768 с.
20	Экология: Учебник для студентов высш. и сред. учеб. заведений, обуч. по техн. спец. и направлениям/Л.И.Цветкова, М.И.Алексеев, Ф.В.Карамзинов и др.; под общ. ред. Л.И.Цветковой. М.: АСБВ; СПб.: Химиздат, 2007.- 550 с.

Учебное пособие

**Радик Зифарович Гибадуллин,**

**Алсу Харисовна Султангареева,  
Винлградов Василий Юрьевич.**

**Экология растений животных и микроорганизмов  
(ЧАСТЬ I)**

**ISBN.....**

Формат 60x84/16

Подписано к печати 15.05.2017г.

Печать офсетная. Усл. п.л. 6,00

Заказ 164

Тираж 320

Издательство КГАУ/420015, г.Казань, ул.Карла Маркса, д.65  
Лицензия на издательскую деятельность код 221 ИД №06342 от 28.11.2001г.....  
Отпечатано в типографии КГАУ  
420015 г.Казань, ул.карла Маркса, д.65  
Казанский государственный университет