

ЖИВОТНЫЕ  
ПУСТЫНЬ

К. ШМИДТ-НИЛЬСЕН

# ЖИВОТНЫЕ



# ПУСТЫНЬ

К. ШМИДТ-  
НИЛЬСЕН

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ  
ИМ. И. М. СЕЧЕНОВА





# DESERT ANIMALS

PHYSIOLOGICAL PROBLEMS OF  
HEAT AND WATER

by

K N U T S C H M I D T - N I E L S E N

DEPARTMENT OF ZOOLOGY  
DUKE UNIVERSITY

PUBLISHING HOUSE «NAUKA»  
LENINGRAD BRANCH  
LENINGRAD · 1972

КНУТ ШМИДТ-НИЛЬСЕН

# ЖИВОТНЫЕ ПУСТЫНЬ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ  
ТЕПЛА И ВОДЫ

Перевод с английского  
М. Г. ЗАКСА

Под редакцией и с предисловием  
акад. Е. М. КРЕПСА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ЛЕНИНГРАД . 1972

**Животные пустынь.** Шмидт - Нильсен Кнут. Перевод с английского М. Г. Закса. 1972. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л., 1—308.

Книга посвящена вопросам приспособления организмов животных к условиям аридных зон: высокой температуре и недостатку воды. Наряду с общими положениями в ней рассматриваются физиологические адаптации у человека, верблюда, осла, крупного рогатого скота, овец, хищных, грызунов, сумчатых, рептилий и птиц. Вопрос об аридных адаптациях трактуется в весьма широком общепромышленном плане и с разносторонней оценкой климатогеографических условий среды. Высокотехнический уровень книги сочетается с простотой, популярностью изложения, что делает ее доступной и интересной не только для узких специалистов-физиологов, но и для более широкого круга читателей, в том числе и для врачей и зоотехников, так как материал ее частично связан с их практическими задачами. Илл. — 59, табл. — 36, библ. — 357 назв.

2-10-2; 5-3-1  
296-71 (II)



Scan AAW

## ПРЕДИСЛОВИЕ

К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ КНИГИ  
К. ШМИДТ-НИЛЬСЕНА  
«ЖИВОТНЫЕ ПУСТЫНЬ»

Выход в свет перевода книги профессора Кнута Шмидт-Нильсена «Животные пустынь», опубликованной на английском языке в 1965 г., явится важным событием для нашей физиологической литературы и специально для еще бедной у нас литературы по экологической физиологии. Потребность в такой книге назрела давно. Мы являемся сейчас свидетелями активного народнохозяйственного наступления на пустыни, целеустремленного и планомерного освоения пустынных территорий, каких у нас немало на юге и на юго-востоке нашей родины.

Когда мы говорим о пустынях, то имеем в виду обширные территории, особенностью которых является жара и малая оводненность. Высокая средняя (или летняя) температура воздуха и почвы и бедность водой — наиболее характерные черты пустынь, или, как их называют, аридных зон.

Не надо думать, что эти аридные зоны, аридные ландшафты, совершенно лишены жизни. В пустынях жизнь есть, весьма своеобразная и подчас весьма разнообразная и даже богатая. Там есть свой характерный растительный и животный мир, особенностью которого является приспособленность его к существованию в аридных условиях, в условиях жары и безводья, или во всяком случае скудости водных ресурсов.

Успешное освоение человеком пустынь и полупустынь для нужд земледелия и особенно скотоводства, для разработки находящихся там полезных ископаемых, для прокладки через пустыни трасс газопроводов, нефтепроводов, водопроводов, постройки дорог и т. п., одним словом, жизнь и благополучное существование человека и сельскохозяйственных животных в этих условиях требуют знания тех физиологических механизмов, на которых основана адаптация живых организмов к аридным условиям существования.

Помимо прикладного значения, книга Шмидт-Нильсена представляет большой чисто научный интерес. Она знакомит нас с замечательными и разнообразными приспособительными физиоло-



гическими механизмами, которые развились у обитателей пустынь и которые носят самый разнообразный характер, в зависимости от размеров животного, строения его тела, особенностей его экологии.

Нет лучшего учителя, чем сама природа, и в природе мы должны изучать те изумительные примеры адаптации к условиям пустыни, которые дают нам такие «специалисты» жизни в этих условиях, как верблюды — «корабли пустыни», а также овцы, ослы, многие пустынные хищники, грызуны и др.

Целая глава книги посвящена человеку, приспособлению жителей пустынь — бедуинов и других — к особенностям условий своего существования.

Однако по-настоящему понимать, на чем основана поразительная приспособленность, необычайная выносливость пустынных животных к своим очень нелегким условиям жизни, как обходятся они подолгу без воды или с минимальным ее количеством, а иные, как например кенгуровая крыса, вообще не пьют воды, как спасаются от перегревания, как сохраняют белки своих клеток и тканей от необратимой денатурации в невыносимой жаре пустыни Сахары, пустынь северной Австралии или Средней Азии — все это ученые стали понимать по-настоящему только в последние 10—20 лет, с развитием современных надежных методов исследования.

Последняя серьезная сводка наших знаний по адаптации организма к жизни в пустыне принадлежала американскому ученому Е. Ф. Адольфу. Книга Е. Ф. Адольфа и соавторов «Физиология человека в пустыне» вышла в 1947 г. (русский перевод — в 1952 г.). Если сравнить сумму знаний того времени с тем, что сведено в предлагаемой читателю книге К. Шмидт-Нильсена, поражаешься, как много сделано исследователями за последние годы и как многие вопросы пришлось полностью пересмотреть и прийти нередко к совершенно противоположному пониманию физиологических механизмов адаптации к жаре и безводию.

Я много раз подчеркиваю значение этих двух факторов — жары и воды, или, вернее, недостатка воды. Действительно, автор в основном останавливается на физиологических проблемах, связанных с регуляцией температуры тела, т. е. борьбой с перегреванием, и с регуляцией водного и связанного с ним солевого обмена, регуляцией, направленной на максимальную экономию воды, неизбежный расход которой связан с терморегуляторной, экскреторной и другими функциями.

Не надо думать, что физиологам все уже ясно. Многое, конечно, стало ясным, но большое количество вопросов еще ждет своего разрешения, требует дальнейших исследований. Нельзя не выразить признательности автору за то, что он, обстоятельно рассказывая об уже изученном, не устает подчеркивать, какие вопросы подлежат пересмотру, требуют новых экспериментов и какие интереснейшие открытия сулит это изучение.

Одной из особенностей книги, и на мой взгляд весьма положительной, является стремление автора по каждому обсуждаемому вопросу высказать свою определенную и ясную точку зрения, а не ограничиваться перечислением отдельных наблюдений и подчас противоречивых толкований. Облегчением читателю будет несомненно служить то, что в конце каждой главы в сжатой и четкой форме дается краткое изложение основных фактов, которые были рассказаны и обсуждены в данной главе.

К. Шмидт-Нильсен — сам крупный исследователь «пустынной» физиологии и много трудился над этой проблемой и в Сахаре, и в американских и австралийских пустынях. Его книга основана как на собственных исследованиях, так и на весьма полно собранных данных других ученых, в том числе и советских. Как всегда бывает, личный опыт, богатый опыт путешественника и натуралиста, зоркого наблюдателя и строгого экспериментатора придает книге тот живой и увлекательный характер, который всегда отличает творчество подлинного испытателя природы от компиляции чужих знаний.

Мы должны быть признательны проф. К. Шмидт-Нильсену за любезное разрешение перевести и издать его труд на русском языке.

Книгу перевел проф. М. Г. Закс, сам крупный специалист в области эволюционной и экологической физиологии. Иван Петрович Павлов говорил не раз, когда дело касалось перевода его книг на иностранный язык, что первое и необходимейшее условие хорошего перевода есть глубокое знание предмета. В данном случае это условие соблюдено в полной мере. М. Г. Заксу удалось сохранить простой и ясный стиль изложения оригинала.

Я надеюсь, что выход книги будет встречен с удовлетворением всей физиологической общественностью нашей страны. А для тех научных работников, которые сами занимаются изучением адаптации человека и животных к условиям пустыни, этот труд станет незаменимой, настоящей настольной книгой, богатейшим кладезем полезной информации и новых мыслей.

Обращаясь мысленно ко многим своим товарищам-физиологам, которые возьмут в руки эту книгу и начнут читать ее, — я представляю себе, как подчас они с удивлением будут поднимать брови, узнавая нечто противоположное своим ожиданиям, противоречащее их старым представлениям о механизмах приспособления людей и животных к условиям жаркой пустыни. Должен признаться, что то же самое было и со мной при первом чтении увлекательной книги К. Шмидт-Нильсена.

*Академик Е. Кренс*

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Цель этой книги — рассмотреть все, что мы знаем о животных пустыни и о том, как они приспособляются к существованию в среде с чрезмерно высокой температурой при недостатке воды. В качестве основы для сравнения в первой главе представлены вопросы о физиологических реакциях человека на такие суровые условия среды. Предметом второй главы является вопрос о значении одного из физических свойств животного — величины его тела. Например, верблюд, очевидно, слишком велик, чтобы, подобно мелким грызунам, искать убежища от дневного зноя в вырытой им норе. Но, что еще более важно, размер тела — это фактор, определяющий уровень теплообмена между телом животного и средой его обитания. Когда температура ее высока, крупное животное будет нагреваться медленнее, чем маленькое. Доказательства преимущества крупных животных, постулируемые здесь теоретически, будут развиты и конкретизированы в последующих главах, где обсуждаются принципы жизни в пустыне. Часто наши знания о диких животных разрозненны, и потому мы будем включать и данные, полученные на домашних животных, что поможет нам лучше понять принципы существования в засушливом климате. В этой книге, переходя от одного животного к другому, мы попытаемся набросать общую картину, особо подчеркивая простоту основных принципов, иллюстрируя гибкость биологических адаптаций в тяжелых условиях внешней среды.

Несомненно, в книге есть и ошибки, как в фактах, так и в их интерпретации. Принимая на себя единоличную ответственность за эти дефекты, я хотел бы поблагодарить многих друзей, коллег и студентов, которые мне помогали. Некоторые из них работали вместе со мной в лаборатории или в поле, другие помогали в обсуждениях и советах. Тем, кто любезно разрешил мне использовать их неопубликованные данные, я выразил свою признательность в тексте, но несомненно упомянул не всех. Некоторые из моих друзей читали отдельные части рукописи, другие прочитали ее целиком. Всем, кто так или иначе мне помог, я хотел бы выразить самую глубокую признательность.

## ЧЕЛОВЕК

### ВВЕДЕНИЕ

Пустыни мира негостеприимны для человека, и в то же время их животный мир много богаче, чем обычно думают. Считается, что пустыни занимают  $\frac{1}{5}$ — $\frac{2}{5}$  земной поверхности.<sup>1</sup> На обширных пространствах этих засушливых земель нет постоянных источников воды и от одного дождя до другого могут пройти годы. Человек может существовать в пустыне, а иногда даже и преуспевать там, но этому он обязан своей технической культуре, а не своей физиологии. Он целиком зависит от воды, которую приносит с собой либо добывает из колодцев или скважин. Без снабжения водой человек может прожить в жаркой пустыне не более двух дней. Даже наиболее примитивный из современных людей, пребывающий на уровне каменного века абориген Австралии, зависит от воды. У него нет земледелия, и он существует в засушливой зоне как охотник и собиратель. Случайно ему удастся добыть немного воды, когда он выкапывает из затвердевшей грязи наполненную водой лягушку, закопавшуюся на время засухи в ил пересохшей низины. Однако зона его кочевок ограничена наличием постоянных источников воды.

Но в той же пустыне, как и во всех пустынях мира, мы находим самых различных животных, которые существуют, видимо, совершенно благополучно, в условиях, явно неприемлемых для человека.

**Т е м п е р а т у р ы п у с т ы н ь.** Здесь не место рассматривать крайности пустынного климата. Достаточно сказать, что

<sup>1</sup> Определение общей площади пустынь требует некоторого уточнения самого понятия «пустыня». Если исходить из распространенности растений, адаптированных к аридным условиям, то на долю пустыни придется около 35% поверхности суши. При уточненном вычислении площади аридных или полуаридных зон они составили 36% [311]. Следовательно, примерно на  $\frac{1}{3}$  поверхности суши недостаток воды является основным фактором, лимитирующим рост растений и жизнь животных. На большинстве этих пространств малые и нерегулярные дожди, высокие летние температуры, интенсивная солнечная радиация делают жизнь неустойчивой. Термин «пустыня» обычно используется для обозначения крайне засушливого климата, где регулярное земледелие не практикуется. Для наших целей в дальнейшем уточнении понятий нет нужды.



дневные температуры летом часто колеблются между 40—45° С и что наиболее высокие температуры воздуха порядка 55—60° наблюдались в ряде мест в пустынях Старого и Нового Света [76]. Эффект высоких температур воздуха усиливается благодаря солнечной радиации. При низкой влажности воздуха и отсутствии облаков в пустыне, значительная доля солнечной радиации достигает почвы в видимой и инфракрасной частях спектра. К тому же солнечная радиация частично рассеивается и отражается от почвы. Вдобавок к этому почва, быстро нагреваясь, сама становится источником излучения тепла. Ее температура достигает часто 60—70° С. В Сахаре в июне поверхность песка становится такой горячей, что ходить в открытых сандалиях невозможно: обжигающий песок просачивается между пальцев. Мои друзья-арабы рассказывали, что летом в песках при переходах и на охоте они защищают ноги вязанной из шерсти обувью. Излучение тепла от почвы значительно само по себе. Но когда оно комбинируется с тепловой нагрузкой из воздуха и от солнца, все это вместе взятое настолько возрастает, что может превысить в 10 раз метаболическую теплопродукцию человека.

К ночи температура быстро падает и может стать очень холодно. Разность между дневной и ночной температурами в 30° С, по-видимому, не является необычной, в то время как во влажных тропиках она, как правило, не превышает нескольких градусов.

Главная причина резких колебаний температуры в пустыне — это низкая влажность. Ничто не препятствует солнечной радиации в течение дня; из-за отсутствия влаги в поверхностных слоях почвы теплоемкость последней низка. Тепло лишь медленно проводится к более глубоким слоям почвы, так как более теплопроводная вода заменена здесь теплоизолирующим слоем воздуха и отдачи тепла почвой в результате испарения влаги с ее поверхности не происходит. К ночи возникают диаметрально противоположные условия. Излучение тепла к ясному небу происходит энергично, и поверхность почвы быстро теряет тепло. Несмотря на резкое снижение температуры, точка росы достигается с трудом, и из-за низкой атмосферной влажности летом роса выпадает редко. Наиболее интенсивное образование росы наблюдается зимой — наиболее предпочтительное время путешествия в пустыне.

## ОХЛАЖДЕНИЕ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ

Человек прекрасно способен регулировать температуру своего тела.<sup>2</sup> В нормальном климате он отдает тепла столько же, сколько образует, и в результате температура тела остается вполне постоянной. Изо дня в день, от года к году температура тела варь-

<sup>2</sup> Вопросы терморегуляции — это область активных физиологических исследований, которым посвящены многие обзоры. Из новейших см. [118, 143], а также [152].

ирует лишь в небольших пределах. Это значит, что тепла теряется примерно столько же, сколько образуется: мы поддерживаем тепловой баланс. При очень низких температурах среды мы теряем тепло быстрее. И если мы при этом не остаемся в помещениях, где создаем собственный климат, мы защищаемся от теплопотерь одеждой, или теплопродукция увеличивается в результате дрожи.

С другой стороны, в жаркой среде, например в пустыне в летний день, защита от перегревания становится реальной проблемой. Наше тело имеет тенденцию перегреваться под воздействием высокой температуры среды и в результате образования эндогенного, метаболического тепла. Если эти оба фактора неустранимы, единственный исход для человека предупредить повышение температуры тела — это охладить его путем испарения.

Способность человека переносить температуры более высокие, чем температура его тела, была эффективно продемонстрирована 200 лет тому назад доктором Блэгденом, тогда секретарем Королевского общества [54, 55]. Вместе с несколькими друзьями он вошел в комнату при температуре  $126^{\circ}\text{C}$  и оставался там  $3/4$  часа. Кусок мяса, который он взял с собой, оказался сваренным, но собака, помещенная в корзину, для предохранения ее ног от ожога, не пострадала. Эта простая, но впечатляющая демонстрация показала, что человек и собака могут противиться перегреванию при весьма жестких температурных условиях. Было показано и другое — что рассеивание тепла зависит от испарения воды. Налитая в котелок вода, испарению которой препятствовал слой масла, нагрелась до кипения. В то же время вода, поверхность которой была свободна, оказалась более холодной. Если воздух в комнате становился влажным из-за испарения пролитой на горячий пол воды, оставаться там становилось невозможно.

## Испарение воды

Если человек пребывает в среде, более нагретой, чем его тело, то тепло будет поступать в организм. В жаркий день в пустыне мы можем рассеивать путем испарения воды как тепло, поступающее извне, так и эндогенное, метаболическое тепло. Некоторое количество воды испаряется в дыхательных путях, но большая часть выделяется и испаряется с потом на поверхности тела.

Для теплового баланса не имеет особого значения, где испаряется вода. Когда один грамм воды превращается из жидкости в пар, расходуется около 580 кал. Точные величины для теплоты испарения воды не могут быть даны потому, что они меняются в зависимости от температуры. При  $33^{\circ}\text{C}$  теплота испарения равна 544 кал., а когда вода испаряется при  $100^{\circ}$ , то теплота испарения

составляет 498 кал. И это еще не все. При испарении воды при температуре поверхности кожи небольшая поправка должна быть внесена на изменения температуры пара и воздуха. Более важно то, что пар при диффузии в сухой воздух расширяется, а при расширении газов их температура снижается. Следовательно, в сухом воздухе связывается дополнительное тепло благодаря расширению водяного пара, и потому эффективность теплоты испарения превосходит расчетные величины.

Точное определение величины теплоты испарения имеет значение для исчисления теплового баланса человека в полностью контролируемых условиях лабораторного опыта. В природных же условиях почти невозможно определить, насколько существенны теплотопотери в связи с расширением пара. Для практических целей мы довольствуемся величиной 580 кал. на 1 г воды. Вопросу о скрытой теплоте испарения посвящен прекрасный обзор Харди [142].

### Величины потоотделения

В сухом воздухе пустынь пот испаряется так же быстро, как образуется. Кожа все время остается сухой, и нам даже может показаться, что потовые железы не работают. Однако потоотделение у человека может достигать поражающих размеров. Способность выделять пот возрастает при повторных воздействиях высоких температур, и наиболее высокие величины потоотделения наблюдаются только у людей, акклиматизированных к продолжительным и тяжелым воздействиям высоких температур. В течение длительного летнего дня в пустыне выделяется до 12 л пота, или в среднем 1 л в час.

Конечно, потоотделение не всегда такое высокое. Лиддел [188, 189] в Аравии наблюдал потоотделение порядка 0.5 л в час, но Адольф и Дилл [2] в пустыне Невады зарегистрировали у 6 испытуемых максимальные величины, которые варьировали от 1.3 до 1.7 и в среднем составили 1.5 л/час.

Но максимальные способности потоотделительного механизма этим не исчерпываются. Мосс [231] наблюдал у углекопов выделение пота до 2.6 л за час, а за 5 часов сумма составила 8.5 л. В экспериментах на короткие периоды времени были превзойдены и эти величины. У людей в условиях, близких к верхней границе переносимых температур в комбинации с высокой влажностью, Эйхна наблюдал профузное потоотделение [114]. У многих выделялось в среднем 2.5 л пота за час, с колебаниями от 1.24 до 3.88 л в час. Эти люди производили определенную работу в течение 1—4 часов в насыщенной влагой атмосфере, при 35.5°С. Наивысшая величина потоотделения 3.88 л за 1 час наблюдалась в течение 1½ часов, однако Эйхна зарегистрировал в одном случае потоотделение, достигшее 4.2 л/час. Эйхна пишет, что «люди выпол-

няли четырехчасовую работу, оставаясь в хорошем состоянии, при потоотделении порядка 3 литров в час, теряя 12 литров жидкости за 4 часа».

Подобные величины потоотделения покажутся еще более впечатляющими, если вспомнить, что весь объем воды, находящейся в крови, равен 4 л. Вода, элиминируемая с потом, берется непосредственно из крови, выделяясь через стенки капилляров потовых желез. Эта потеря сразу же возмещается за счет общей воды тела, но, естественно, такой расход воды не может длиться сколь угодно долго, если он не восполняется питьем — этот вопрос мы обсудим ниже.

Потоотделение не изменяется при умеренной дегидратации, будучи прежде всего подчинено потребностям теплоотдачи [114, 282]. В то же время избыточное питье также не повышает потоотделения [190].

Встречаются субъекты, у которых отсутствуют функционирующие потовые железы, и эти несчастные ясно демонстрируют, до какой степени необходимо потение и испарение воды для теплорегуляции человека.

Функция потовых желез находится под нервным контролем. Прекрасные исследования рефлекторных механизмов потоотделения показали, что контроль потоотделения осуществляется в результате взаимодействия комплекса факторов. Мы не имеем возможности рассматривать здесь этот вопрос в деталях.<sup>3</sup> Для наших целей достаточно указать, что даже в наиболее тяжелых условиях пустыни мощность потоотделительного механизма достаточна, чтобы обеспечить необходимую теплоотдачу.

## Проблема соли

Наряду с водой наиболее важными составными частями пота являются хлориды, натрий и калий. Многие вещества, нормально присутствующие в плазме крови, найдены в незначительных количествах и в поте. В сущности, там присутствуют все кристаллоиды плазмы, но, как правило, в концентрациях, более низких, чем в крови. Однако концентрация мочевины и молочной кислоты в поте выше, чем в плазме крови. При значительных уровнях потоотделения общее количество мочевины, выделяемой с потом, настолько велико, что может привести к серьезным ошибкам при определении азотистого баланса, если этот фактор не учитывается. Что касается молочной кислоты, то наличие ее в поте нельзя рассматривать как форму ее экскреции. Хотя молочная кислота и образуется при тяжелой работе, она вместе с тем не является продуктом, от которого организм должен избавляться, так как

---

<sup>3</sup> Подробное изложение вопроса о потовых железах и их функции можно найти в книгах Куно [187] и Ротмана [284]. См. также [350].



вещество это утилизируется путем ресинтеза в гликоген в печени. Вполне возможно, что молочная кислота пота, где ее концентрация в 10—20 раз может превышать ее содержание в плазме крови, не целиком происходит из крови, а частично образуется в результате расщепления гликогена в самих потовых железах [349].

Впрочем, для наших целей не так важно, где образуется эта молочная кислота. С точки зрения энергетического баланса,

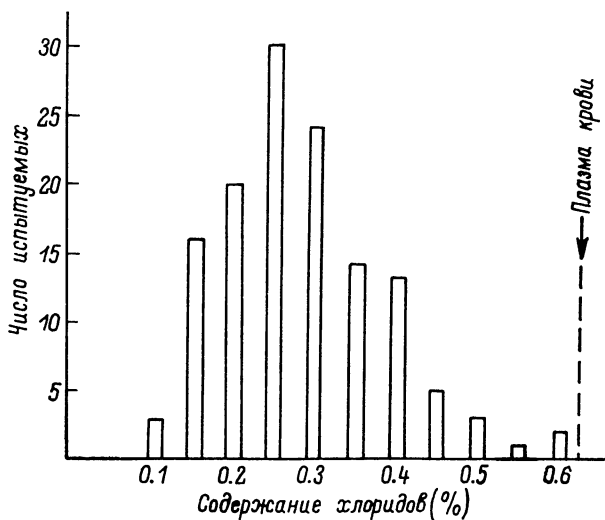


Рис. 1. Содержание хлоридов в поте человека ниже, чем в плазме крови. График иллюстрирует распределение концентраций пота у нормальных испытуемых англичан в южном Ираке. Из: Ладдел и др. [188].

потеря 1, 2 или даже 3 г молочной кислоты в 1 л пота не имеет существенного значения, но совсем иное, если будут теряться такие же количества хлоридов. Потеря солей с потом имеет исключительно важное значение по их вторичному эффекту на отдачу воды.

**Концентрация солей в поте.** Натрий и хлориды всегда присутствуют в поте в концентрациях, более низких, чем в плазме крови (рис. 1). В первых работах, посвященных этому вопросу, были обнаружены более высокие их концентрации. Это, вероятно, явилось результатом методических ошибок при собирании проб пота. В подобных исследованиях нужно соблюдать специальные предосторожности против испарения и с кожи должна быть удалена ранее выделявшаяся соль. Кроме того, процедура сбора пробы может сама по себе повлиять на результаты. Например, закрывание руки и кисти непроницаемой резиной может повысить температуру кожи, что приведет к изменению concentra-

ции солей в поте. Другая трудность при оценке результатов изучения концентрации солей пота заключается в том, что пробы с различных частей тела могут отличаться по составу [224].

Величины концентрации натрия и хлоридов в поте, по отдельным сообщениям, варьируют в широких пределах, от 5 до 100 миллиэквивалентов в литре (мэкв./л). Нормальная концентрация в плазме для натрия равна в среднем 140 мэкв./л и для хлоридов 105 мэкв./л. При акклиматизации к тепловым нагрузкам проявляется тенденция к снижению концентрации солей в поте [105]; вместе с тем последняя возрастает при повышении уровня потоотделения [168]. Робинсон [283] предполагал, что вариации в концентрации солей обусловлены не столько изменением величины потоотделения, сколько сдвигами кожной температуры. Робинсон выдерживал кисти обеих рук и предплечья своих испытуемых в различных температурах, собирая пот в резиновые перчатки длиной до локтя. Концентрации натрия и хлоридов были значительно ниже в поте, выделяющемся на руке при более низкой температуре, причем концентрации менялись при повышении или понижении температуры. Эффект кожной температуры оказался независимым от повышения уровня потоотделения на участках кожи, подвергающихся воздействию более высоких температур, и наблюдался на всех стадиях тепловой акклиматизации.

Столь разнообразные вариации делают затруднительным определение потери солей, если учитывать только данные, характеризующие избирательные, локальные пробы пота. Для приближенных суждений имеют достаточное значение исследования, в которых пот впитывался одеждой, одежда же затем выщелачивалась для анализов. При одновременном учете всех других элементов солевого баланса у испытуемых, соблюдавших определенную солевую диету, за продолжительные периоды оказалось возможным более точно подсчитать приход и расход. Эти исследования показали, что при постоянных величинах потоотделения и в равных уровнях акклиматизации отдача солей через кожу зависит от их количества, вводимого с пищей.

Заключительный вывод из этих данных состоит в том, что трудно установить какие-то общие правила для потерь солей через кожу. Однако мы можем допустить, что при значительном потоотделении общая потеря хлористого натрия может легко достигать 10—30 г в день. Высшая, надежно документированная величина, которая мне известна, была сообщена Лэдделом [191], для людей, работавших в комнате при 38°С и 80% относительной влажности — за 162 мин. она составила 25.02 г хлоридов, определенных по NaCl. Это означало серьезное израсходование ресурсов, так как общее количество NaCl в теле составляет всего 165 г. Во время потения эффект потери солей еще не так заметен, но когда после восполняются затраты воды, жидкости тела разводятся, и это может вести к серьезным последствиям.

Тепловые судороги. Уже давно известно, что у лиц, производящих работу при очень высокой температуре, могут возникать тепловые судороги. У углекопов в глубоких английских угольных шахтах и судовых кочегаров часто наблюдались болезненные и истощающие судороги, до тех пор пока Д. С. Холден не установил, что эти судороги связаны с потерями солей при пототделении, а не зависят от высокой температуры как таковой [137, 329]. Этим объясняется и то, почему на норвежских судах болезнь кочегаров наблюдалась много реже, чем в британском торговом флоте. Потомки викингов потребляют в пищу большие количества соленого мяса и рыбы, в то время как на английских судах более обильное снабжение свежими продуктами имело неблагоприятное значение для нижней команды.

Болезнь кочегаров и судороги углекопов стали редкостью после того, как стало понятно, что потери соли легко возместить. Добавление к питьевой воде 10 г поваренной соли на каждый галлон (1 галлон = 4.54 л) целиком предупреждало возникновение судорог у углекопов. Это явилось важнейшим улучшением условий их труда: не только лица, склонные к судорогам, но и вообще все стали лучше переносить работу в жарких шахтах [231]. Несомненно, что необходимость в избытке соли обоснована древним опытом, но она не всегда учитывалась, прежде чем ее значение не было доказано современной физиологией. В норвежской деревне мне часто приходилось слышать, что к домашнему пиву добавляют соль, особенно в пору сенокоса, и что не следует особенно пить воду из холодных горных источников в жаркий летний день. Приходилось слышать, что могут наступить тяжелые судороги, если не воздерживаться от питья до тех пор, пока нельзя будет присесть в тени (и поесть!). Это предупреждение приобретает особое значение в Норвегии, так как вода, текущая по скандинавским гранитам, содержит так же мало солей, как дистиллированная.

Мой личный опыт в пустынях говорит, что нет надобности добавлять соль в питьевую воду. Для нормальной деятельности достаточно соли, получаемой с пищей. Удивительно, что вся пища начинается казаться необычайно безвкусной. Когда пробуешь соль из солонки, она кажется менее соленой, чем обычно. Нужны значительно большие количества соли, чтобы «исправить» вкус пищи, и появляется стремление солить всякую пищу без меры. Подобная реакция является субъективным отражением того, что нам известно о потребности в соли, и было бы интересно выяснить: не повышается ли вкусовой порог чувствительности к соленому в условиях пустыни?

Высокая потребность соли в пустыне представляет удивительный биологический феномен. Хотя выделение соли с мочой может снизиться практически до нуля (менее 1 мэкв./л), возникновение синдрома солевой недостаточности показывает, что отдача соли через кожу не может быть снижена в такой же степени, как бы

велика не была необходимость в ее сохранении. Нужна не только вода, чтобы сделать человека преуспевающим обитателем пустыни; значение соли становится очевидным из того, насколько высоко она ценится в жарких странах. Она является главным предметом торговли, соль уплачивают налоги; она бывает причиной войн и иногда ценится на вес золота.

### Восстановление воды, питье

Жажда является выражением потребности в воде. Это не слишком точное ощущение явилось предметом многих исследований, и его возможные механизмы неоднократно обсуждались. Механизмы жажды связывали с рефлексам, вызванными ощущением сухости во рту и глотке. Прекрасные исследования Андерсона выяснили, что основной стимул для питья возникает в гипоталамусе и связан с реакцией осморорецепторных клеток на сдвиги осмотической концентрации крови. Прямая стимуляция этих клеток вызывалась инъекцией в непосредственном соседстве с ними минимальных количеств концентрированных растворов солей или непосредственно электрическим раздражением. Такая стимуляция вызывала у коз неутолимую жажду, в результате чего животные перегружали себя водой, выпивая до 40% от собственного веса [12].

У животного, испытывающего жажду, этот механизм не так прост, так как питье прекращается прежде, чем вода могла бы всосаться из желудка и разбавить кровь. Растяжение желудка, по-видимому, угнетает акт питья, как это показывают опыты с раздуванием баллонов, введенных в желудок [335]. Количество воды, проходящей через пищевод, также оказывает влияние. У собаки с фистулой пищевода вода не попадает в желудок. Такая собака, испытывая жажду, не «выпивает» чрезмерно больших количеств воды; она прекращает пить, когда общий объем воды, прошедший через глотку, превышает в  $2\frac{1}{2}$  раза количество, которое она могла бы нормально выпить. Так как собака после такого мнимого питья, естественно, не избавляется от физиологической жажды, то вскоре она снова начинает пить, и общий объем этой мнимо выпиваемой жидкости становится таков, что такой собаке мог бы позавидовать иной завзятый любитель пива!

Жажда у человека — это трудно понятный феномен. Парадоксально то, что в пустыне при потере с потом больших количеств жидкости человек не может восполнить питьем эту потерю, даже имея в распоряжении необходимую воду. Он подвергается «произвольной» дегидратации, которая часто достигает 2—4% веса тела, потому что его чувство жажды уже целиком удовлетворяется прежде, чем затрата воды будет полностью возмещена. Как правило, он выпивает примерно половину того, что требуется, а уже затем, во время еды, он дополняет остальное [2] (рис. 2). Это не связано с качеством и вкусом воды. Адольф и его сотруд-



ники нашли, что независимо от вкуса воды порядок утоления жажды не меняется [5]. Одни и те же результаты получены были с водой теплой, охлажденной, ледяной, с добавлением соли, сахара или фруктового сока.

Дилл предложил хорошее объяснение этой особенности человека в утолении жажды [106]. Когда человек потеет, он теряет

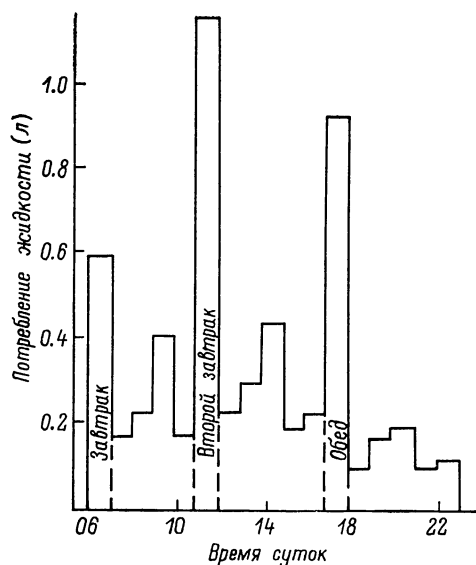


Рис. 2. У человека имеется тенденция потреблять большую часть жидкости во время еды. Испытуемый, данные по которому здесь представлены, был умеренно активен и нуждался примерно в 6 л воды в день — около половины этого количества он поглощал во время еды. Из: Адольф [5].

и соли. Если же он выпьет столько, сколько нужно для полного восстановления потери воды, это поведет к нежелательному снижению концентрации соли в крови. Следовательно, с принятием основного количества воды, нужного для полного восстановления ее объема в теле, следует подождать до приема пищи. Это объяснение как будто хорошо совпадает с наблюдениями, однако Адольф [286] показал, что возмещение потерь соли, час за часом, лишь в незначительной степени снижает произвольную дегидратацию. Пока мы должны признать, без удовлетворительного объяснения, что человек вообще склонен пить медленно.

Однажды я был поражен количеством воды, которое способен выпить осел, и захотел испытать свои собственные способности. Я выдержался на несколько часов от питья до тех пор, пока не почувствовал невыносимую жажду; мне казалось, что я смогу поглотить огромное количество жидкости. Для начала я отмерил 1 л воды и думал, что легко справлюсь с ним за минуту: ведь за это время осел выпивал 7 или 8 л. Оказалось, что очень трудно выпить целиком весь литр, и я едва справился с ним в назначенное время. У меня исчезло всякое желание приняться за второй литр, и я с трудом мог сделать еще один дополнительный глоток.

Лэддел нашел, что при быстрой потере воды через кожу человек не может возместить ее питьем, даже если он старается сделать это. Когда потоотделение превышает 50 мл в минуту, попытка возместить такие затраты ведет к рвоте, независимо от того, да-

ется ли чистая вода или солевой раствор [190]. Как мы покажем дальше, такие животные, как верблюд, осел и собака, пьют по-разному, но могут выпивать значительные количества воды за короткое время.

### НЕХВАТКА ВОДЫ, ДЕГИДРАТАЦИЯ, СМЕРТЬ

Парадоксальность ситуации состоит в том, что человек, испытывая жажду, не может возместить потерю воды и подвергается некоторой дегидратации, даже если в его распоряжении вода имеется в избытке. Если же воды недостаточно или нет совсем, дегидратация будет прогрессировать и его физическое состояние и распад будут ухудшаться даже и при умеренной потере воды. Для того чтобы рассмотреть физиологические последствия лишения воды, необходимо сначала упомянуть о некоторых, наиболее обычных явлениях дегидратации у человека.

Ясно, что экспериментальную дегидратацию у испытуемых людей не доводят до границ, опасных для жизни, и потому мы строим заключения, объединяя данные, полученные в опытах на животных, и случайные наблюдения над людьми, оказавшимися в пустыне без воды. В подобных случаях, если человек был найден непосредственно перед смертью, все заботы направлялись на то, чтобы спасти его жизнь, а отнюдь не на изучение предсмертных симптомов дегидратации. И лишь редко очень опытный наблюдатель мог уловить эти симптомы в периоде восстановления.

### Эффекты умеренной дегидратации

**Ф у н к ц и я п о ч е к.** Основным регулятором воды в организме являются почки. В умеренном климате почки обычно выделяют от 1.0 до 1.5 л воды в день, и если по какой-либо причине потребление воды увеличивается, они могут вывести и 20 л. Если же потребление воды ограничивается, объем мочи может стать меньше 0.5 л. Однако полная анурия наступает лишь при самой тяжелой дегидратации, когда нарушаются все физиологические процессы, в том числе и функция почек.

В климате пустынь, если питьевая вода не ограничена, объем мочи обычно несколько меньше литра. Адольф и Дилл [2] нашли, что среднее суточное количество мочи у испытуемых равно 825 мл, что было примерно на 25% меньше, чем наблюдалось у них зимой. Однако воздействие жары вместе с тяжелой работой вызывает потерю воды, не полностью компенсируемую питьем (произвольную дегидратацию). Это ведет к дальнейшему снижению диуреза, величины которого колеблются от 0.4 до 0.5 л [106]. Наименьшее количество, которое наблюдали Адольф и его сотрудники, составило 230 мл в день [7]. Насколько нам известно, подобный объем мочи будет образовываться и при дальнейшем нарастании дегидратации, пока почки продолжают функционировать.

Чтобы экономить воду, почки должны образовывать мочу с возможно высокой концентрацией продуктов экскреции. Если концентрирующая способность почек используется максимально, они уже не реабсорбируют воду, и теперь объем мочи определяется только количеством экскретируемых продуктов. Из них наибольшее значение имеют мочевины и хлористый натрий; способность почки концентрировать их является врожденной и связана со структурой органа, различной у разных животных. Почки человека, в частности, не отличаются особой эффективностью, у крыс, собак почки примерно вдвое более эффективные, они могут вывести такое же количество экскретов в половине объема воды, потребного для того же человеку.

Нет данных, что концентрирующая способность почек может усиливаться тренировкой; максимальная концентрирующая способность почек не подвергается особым колебаниям. Далее, поскольку количество мочи в условиях возрастающей дегидратации в общем остается неизменным, экономии воды в результате увеличивающейся дегидратации человек не достигает.

Минимальный объем мочи определяется количеством продуктов экскреции, которое может быть модифицировано изменениями диеты. Количество выводимой мочевины зависит от потребления белков, но его нельзя довести до нуля даже при безбелковой диете. Как мы видели, количество хлористого натрия, выделяемого почками, резко снижается, когда при значительных потерях его с потом возникает необходимость в экономии; это в равной степени может случиться в условиях пустыни, при недостатке воды. С другой стороны, человек, который пьет соленую воду, или потерпевший кораблекрушение на море, пытающийся пить морскую воду, оказываются в совершенно иной ситуации. Концентрация морской воды вдвое выше, чем возможная максимальная концентрация человеческой мочи, и поглощение такой воды приведет только к прогрессирующей и быстрой дегидратации. Если бы дегидратированный человек попытался пить мочу, то для выведения содержащихся в ней растворенных веществ потребовалось бы ровно столько воды, сколько она содержит сама.

**Потение при дегидратации.** Общий объем воды, необходимой для образования пота, может легко достигнуть 10—15 л в день, и снижение этого огромного количества могло бы иметь значение более реальное, чем небольшое уменьшение воды, которая тратится на мочеобразование. Если бы почки человека могли бы, скажем, работать вдвое эффективнее, могло бы сохраниться около 200 мл воды в день. По сравнению с тем, что выделяется с потом, это могло бы составить 1—2%, что вряд ли имеет значение. С другой стороны, уменьшение вдвое того количества, которое расходуется на потоотделение, могло бы быть действительно важно.

Количество расходуемой с потом воды определяется нуждами терморегуляции. Так как тепловая нагрузка прежде всего зависит от физических факторов, таких как разность температур кожи и воздуха и тепловая радиация, трудно ожидать, что может быть достигнута существенная экономия воды. Те, кто думают, что человек путем тренировки может научиться экономить в пустыне воду, подобно тому как можно улучшить спортивные рекорды, принимают желаемое за действительное.

В детальных исследованиях физиологии человека в пустыне, проведенных группой Рочестерского университета под руководством Адольфа, с очевидностью выяснилось, что человек не может научиться обходиться в пустыне меньшим количеством воды, чем это диктуется существующими физическими условиями [131]. В одном испытании две группы молодых людей, одинаковых по весу, одновременно отправились в пеший поход в пустыне. Условия для обеих групп были одни и те же, за исключением того, что одни могли пить сколько хотели, другая же группа не пила вовсе. После 8-часового марша при 35°C среднее испарение воды составило у группы с водой 5.24 л, у группы, лишенной питья, — 4.68 л, или на 11% меньше. Это показывает, что величина потоотделения сохраняется примерно в близких пределах, независимо от того, пьет человек или не пьет, хотя в последнем случае некоторое снижение все же наблюдается. Трудно сказать, было ли это вызвано какими-то физиологическими различиями, так как члены одной группы оказались более дегидратированными (потеря веса составляла 7.4%, в отличие от 4.3% в группе, где вода давалась без ограничения), или наблюдаемая разница связана с какими-то более тонкими различиями, например более экономным способом ходьбы, уменьшением ее темпа и пр., у группы, лишенной воды.

**Снижение объема крови.** Когда потовые железы выделяют воду, непосредственным источником этой воды является притекающая к коже кровь. Однако количество пота, образованного за несколько часов, может превысить весь объем крови, и потому потеря воды должна в какой-то мере возмещаться и за счет внесосудистой воды. Обмен воды между кровеносными капиллярами и тканями происходит очень быстро, но он подчиняется сложным законам, которые известны далеко не полностью.

Когда рочестерские исследователи изучали эффекты дегидратации у человека, они наблюдали, что вода плазмы крови расходуется в относительно большем количестве, а не пропорционально общей потере воды. Когда дегидратация человека составляла 1—11% к его весу, уменьшение объема плазмы крови было в 2 <sup>1</sup>/<sub>2</sub> раза выше, чем можно было бы ожидать, исходя из общей потери воды [8]. Подобные же результаты наблюдал Робинсон [282], который в среднем получил снижение объема плазмы на 6.5% у людей, дегидратированных на 3% к весу их тела.

В этих опытах не наблюдалось существенных изменений общего количества циркулирующих эритроцитов, или белков крови, что установили также и исследователи рочестерской группы. Таким образом, важным последствием потери воды плазмы является повышение концентрации эритроцитов (по гематокриту) и концентрации белков плазмы. Это ведет к увеличению вязкости крови, что создает дополнительную нагрузку для сердца, которое должно теперь затрачивать больше усилий для прокачивания крови через сосуды. Как мы вскоре увидим, снижение объема плазмы и повышение ее вязкости, действительно, создают большие осложнения.

**Ч а с т о т а п у л ь с а и ф у н к ц и я с е р д ц а.** Почти 200 лет тому назад Блэгден наблюдал учащение пульса у людей, подвергающихся воздействию высокой внешней температуры [54, 55]. Многие исследователи в дальнейшем подтвердили это наблюдение, и Адольф и его сотрудники провели систематические исследования деятельности сердца при различных степенях водного дефицита [285]. В этих исследованиях была установлена тесная связь между повышением частоты пульса и степенью дегидратации; пульс учащался примерно на 40 ударов в минуту по сравнению с нормой, когда дегидратация вызывала потерю веса тела на 8%. Физическая работа, конечно, приводила к еще большему учащению пульса и создавала еще большее напряжение для сердца и без того перегруженного в условиях дегидратации.

При изменении ударного объема сердца у дегидратированного человека было найдено снижение пульсового объема. И если частота пульса увеличивалась на 40% от исходной величины, то и ударный объем снижался соответственно примерно на 40%. В результате количество крови, перекачиваемой сердцем за 1 мин. (минутный объем), оставалось приблизительно неизменным [285].

Затруднения для нормальной циркуляции крови создавались, таким образом, в результате учащения работы сердца, снижения ударного объема и повышения вязкости крови. Все это вместе взятое и составляет главный фактор в реакции организма на перегревание и дегидратацию. Если температура тела регулируется, тепло, образуемое в глубоких частях организма, должно транспортироваться к коже, где оно рассеивается. Этот перенос тепла осуществляется главным образом кровью, притекающей к коже, так как прямое проведение тепла из глубины к поверхности — процесс очень медленный и в общем транспорте тепла он не играет существенной роли. Если все тепло, образуемое в теле, не будет удаляться и рассеиваться, температура тела начнет подниматься, а выносливость организма в такой ситуации крайне ограничена. Кровь, которая используется для транспортировки тепла к коже, — это кровь артериальная, которая, таким образом, отвлекается от своей нормальной функции — снабжения тканей кислородом. Это усугубляет

губляется и тем, что общий объем крови в результате дегидратации уменьшается. Если к тому же увеличивается и вязкость крови, то к сердцу предъявляются требования, которые оно не способно удовлетворить.

### Пределы дегидратации, смерть от «жажды»

В исследованиях, которые проводила рочестерская группа над человеком в пустыне, пределы дегидратации организма никогда не превышали 8—11% к весу тела. В общем исследователи нашли, что при потерях воды меньше 10% к весу тела смертельной опасности нет и что большинство признаков неблагополучия исчезает в течение часа, как только человек получает возможность пить, сколько ему захочется. В то же время известно, что эти симптомы достаточно неприятны. При потере веса на 2% чувство жажды очень сильно, но, по-видимому, оно не усиливается при дальнейшем нарастании водного дефицита. При потере 4% ощущается сухость во рту и глотке, а функциональные нарушения выражаются в апатии, сонливости, замедлении движений, раздражительности. При 6% все эти симптомы усиливаются, а при 8% слюноотделение полностью прекращается, язык кажется распухшим и липким, речь затруднена, возникает ощущение, которое старые путешественники в пустынях называли «ватный рот».

Какие признаки соответствуют потерям воды, превышающим 10% веса тела, известно только из рассказов людей, случайно заблудившихся в пустыне. Полный драматизма отчет об одном из таких случаев имеется у Мак-Ги. Он описывает случай выздоровления человека, который заблудился близ мексиканской границы с однодневным запасом воды и был найден только через 8 дней; по-видимому, это непревзойденный рекорд подобного пребывания в пустыне [208].

Даже и при умеренной дегидратации количество мочи снижается до минимума. Полное прекращение мочеотделения никогда не наблюдалось Адольфом, но другие видели гематурию или полную анурию при высоких степенях дегидратации. Вероятно, недостаточность почек обусловлена в этих случаях нарушением кровотока, необходимого для их адекватной функции.

Образование пота не прекращалось ни у одного из рочестерских испытуемых, и неизвестно, какая степень дегидратации нужна для того, чтобы потоотделение резко нарушалось. Если оно прекратится в условиях, когда внешняя температура выше, чем температура тела, человек быстро погибнет от перегревания.

На основе наблюдений симптоматики человека при нарастающей дегидратации и учитывая данные, полученные на животных, можно предположить, что летальный предел для человека — это потеря 18 или 20% веса. Более точно это, вероятно, зависит и от температуры воздуха, и от скорости развития дегидратации, и от ин-

дивидуальных свойств. Надежнее считать, что летальный предел лежит где-то между 15 и 25% водного дефицита [9]. Однако человек уже при потере веса свыше 10% ни физически, ни умственно не способен о себе заботиться, а когда водный дефицит достигает 12%, человек уже не может глотать и без специальной помощи не может выйти из этого тяжелого состояния. Адольф утверждает, что, когда дегидратация доходит до такого предела, воду нужно вводит внутривенно, внутривентально, через желудочный зонд или клизмой.

### Температура тела при дегидратации

Когда дегидратация человека прогрессирует, температура его тела имеет тенденцию подниматься. Это наблюдение подтверждено многочисленными данными рочестерской группы, по-

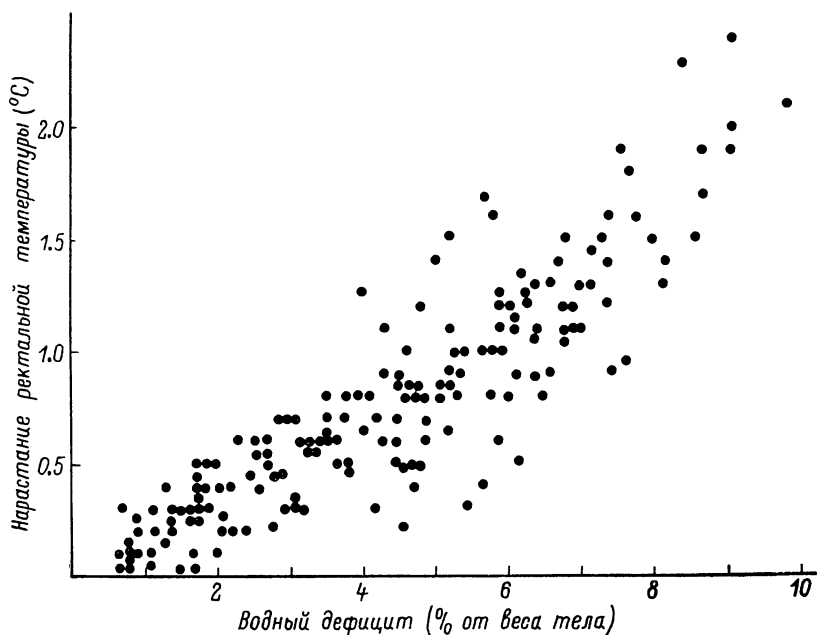


Рис. 3. При повышении дегидратации ректальная температура человека имеет тенденцию возрастать. При дефиците воды 10% температура повышается примерно на 2° С. Из: Адольф [5].

лученными в лабораторных опытах и в условиях пустыни. Было установлено, что ректальная температура нарастает линейно, по мере увеличения дегидратации, и увеличивается на 2°С, когда последняя достигает 10% к весу тела (рис. 3). Если в это же время производится физическая работа, ректальная температура растет

еще быстрее и повышается на 2°C уже при дегидратации в 6 или 7%. Обычно считают, что для человека выгоднее, когда температура тела остается постоянной,<sup>4</sup> а ее повышение рассматривают как результат нарушения теплоотдачи. При этом исходят из следующих оснований: «Так как перенос тепла от тканей, где оно образуется, к периферии — есть функция транспорта, повышение температуры тела указывает, что тепло уже не транспортируется кровью с той же скоростью, с какой оно образуется, следовательно периферический кровоток становится неадекватным» [285]. Вероятно, правильно, что задержка тепла не связана с ограничением механизма потоотделения, так как подъем температуры наблюдается и у лиц, которые привычны к тепловым воздействиям и потоотделение у которых не нарушено. Задержка тепла может быть вызвана снижением его транспортировки из глубины к поверхности. Это заключение подтверждается тем, что в этих случаях вязкость крови повышена, причем снижается и эффективность работы сердца в связи с уменьшением его ударного объема и увеличением частоты пульса.

Но повышение температуры тела можно рассматривать и с иной точки зрения. Оно ведет к снижению тепловой нагрузки извне, со стороны внешней среды (если температура последней выше температуры тела), так как разность температур между средой и более холодным телом уменьшается. Поток тепла из среды в организм в общем пропорционален разности их температур. Следовательно, он уменьшается, когда разность становится меньше. Как мы увидим ниже, верблюд прекрасно использует это простое правило элементарной физики.

Ясно, что повышение температуры тела может иметь и недостатки, и преимущества. Во всяком случае, не следует рассматривать его исключительно как недостаточность терморегуляции.

Точно регулируемое повышение температуры происходит при физических упражнениях. Старое предположение, что человек «разогревается» потому, что образуется избыток тепла, которое не успевает рассеиваться, оказалось неверным. В последовательных экспериментах Нильсен показал, что повышение ректальной температуры одно и то же при данной интенсивности работы и что имеется линейное соотношение между температурой тела и рабочей нагрузкой (рис. 4) [238]. Подъем температуры не зависит от условий теплоотдачи; он одинаков и когда работа происходит при комнатной температуре, и при температуре, близкой к нулю, причем испытываемый работает почти голым, т. е. когда излишек

---

<sup>4</sup> Для простоты мы пренебрежем колебаниями температуры, которые возникают в отсутствие тепловых или холодовых стрессов или активности. В качестве исходной мы будем пользоваться температурой, которую можно считать «нормальной» для данного лица, для данного времени суток. Отпадает необходимость учитывать индивидуальные вариации и «нормальной температуры».



тепла мог бы легко отдаваться. Таким образом, этот подъем температуры не вызван невозможностью рассеивать тепло, а точно регулируется, в зависимости от уровня работы.

«Взрывообразное» повышение температуры. Когда человек постепенно дегидратируется в жаркой пустыне, смерть, вероятно, не является прямым результатом по-

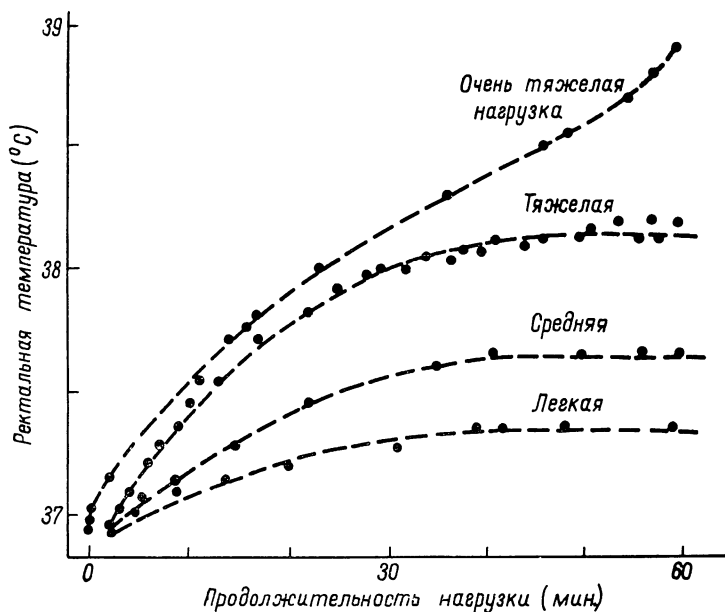


Рис. 4. При упражнении ректальная температура повышается, но в течение получаса она выравнивается. Уровень, на котором она устанавливается, зависит от тяжести нагрузки. В этом опыте при наивысшей нагрузке плато вообще не было достигнуто.  
Из: Нильсен [238].

тери воды. Непосредственной ее причиной является то, что Адольф назвал «взрывообразным» повышением температуры. Вероятно, имеются серьезные основания для такого предположения, которое он обосновал наблюдениями на других видах животных.

В опытах Адольфа у собаки при температуре воздуха около 50°С быстро начиналось терморегуляторное полипноэ, тепловая одышка (panting) [9]. За счет испарения воды она теряла 1.5% веса тела за час, обнаруживая при этом те же прогрессирующие симптомы, что и человек: слабость, повышение частоты пульса, нарастание ректальной температуры и увеличение вязкости плазмы крови. Все эти эффекты дегидратации не являются неожиданными, но когда дегидратация достигла 14% к весу тела, ректальная температура животного начала взрывообразно нарастать. В этой

стадии собака может остаться живой, если только сразу устранить воздействие горячей атмосферы или дать ей воду для питья. С водой же собака обнаруживает превосходную теплорегуляцию и может жить неопределенно долго при температуре воздуха  $55^{\circ}\text{C}$ .

В чем же причина смерти? Собака продолжала часто дышать, и рот ее оставался прохладным, хотя ректальная температура нарастала. Очевидно, взрывообразный подъем температуры в глубине тканей происходит потому, что поток тепла, оттекающий к охлаждаемым поверхностям, становится недостаточным. По-видимому, повышение вязкости крови и перегрузка сердца вместе с уменьшением объема крови достигают в этот момент пределов и кровь уже не поступает с должной скоростью к охлаждаемым поверхностям. Однако недостаточность циркуляции может быть обусловлена не только нарастанием вязкости крови; в симптоматике взрывообразного повышения температуры есть нечто, поразительно напоминающее циркуляторный шок. Два главных фактора, обуславливающие шок, — снижение объема крови и крайняя степень расширения сосудов — выступают на первое место среди условий возникновения взрывообразного повышения температуры. Необходимо было бы выяснить, что происходит в этот момент с кровяным давлением: если оно высоко, фактор вязкости имел бы большое значение, если оно низко, ситуация могла бы обладать всеми свойствами шока.

В прохладной атмосфере дегидратированные собаки выживают дольше, при сохранении нормальной ректальной температуры. Наивысшая степень дегидратации возникала при потере 17% к весу тела, и в этом случае смерть была обусловлена нарушением функций организма, вызванным мало понятным механизмом, связанным с недостатком воды.

Мы должны допустить, что причины дегидрационной смерти у человека и у собаки в общем близки. Оба обладают хорошей терморегуляцией, и хотя локализация испарения воды у них разная, оба используют воду для рассеивания тепла примерно с одинаковой эффективностью. В то время как смерть в жаркой среде наступает на фоне взрывообразного повышения температуры, смерть от дегидратации в прохладной атмосфере, вероятно, наступает в результате постепенного нарушения нормальных функций.

### Может ли человек депонировать воду?

Здесь вполне уместно поставить вопрос о физиологическом депонировании воды, потому что многие думают, что, готовясь провести день в пустыне, выгодно «пропитать» себя большим количеством воды. Распространено мнение, что именно так поступает верблюд, наполняя свой желудок водой, когда готовится к многодневному пути по безводной пустыне. Почему же человек не мог бы сделать то же самое, пусть хоть в меньших масштабах?

Обычно ощущение жажды у человека ориентирует его на то, чтобы восстановить и удерживать на нормальном уровне содержание воды в теле. Если введен излишек воды, то, независимо от того, почему это сделано, она быстро будет выведена почками. Если введено большое количество воды, она обычно всасывается за  $1/2$  часа или за час и снова выделяется, за час или за два. Но в пустыне ситуация несколько иная. Если в период, предшествующий питью, диурез низок, в крови циркулирует относительно большое количество антидиуретического гормона. И, следовательно, внезапно введенная вода не будет экскретироваться с такой скоростью, как это могло бы происходить в обычном климате. И действительно, если человек выпивает 1 л воды, а это примерно предел того, что он может выпить сразу, и затем выходит в жаркую пустыню, вода будет настолько быстро использована для потоотделения, что ее избыток не окажет большого влияния на диурез. В испытании, при котором люди выпивали по литру воды непосредственно перед началом марша по пустыне, только 15% выпитого избытка воды выделялось почками, остальные же 85% были использованы для образования пота [69].

В то время как вода и всасывается, и выделяется одинаково быстро, изотонический раствор соли быстро всасывается в кишечнике, но выделяется много медленнее, примерно в течение всего дня [317]. Введение солевых растворов не оказывает непосредственного диуретического эффекта. А так как потребность в соли при этом также повышена, то для «прегидратации» пить солевые растворы, возможно, имеет больше смысла, чем пить чистую воду.

Конечно, проще нести литр воды в желудке, чем во фляге. Однако если общая дневная потребность составляет, скажем, 10 л, то очевидно, что один литр, будь то вода или солевой раствор, составляет лишь малую часть того, что требуется. Человек должен иметь в пустыне воду, и в больших количествах.

### **Может ли человек уменьшить количество воды, нужной для терморегуляции?**

Представление о возможности тренировки человека к экономичному расходу воды в пустыне кажется резонным, но не находит фактического подтверждения. Грубо говоря, потребность в воде диктуется нуждами рассеивания тепла, количество которого определяется двумя компонентами: образованием метаболического тепла и поступлением тепла из окружающей среды. Если любой из этих компонентов будет уменьшен, пропорционально снизится и расход воды.

Мы знаем, что продукция метаболического тепла зависит от объема выполняемой работы и что при тяжелой работе нужно больше воды для нужд терморегуляции. Очевидно, избегая работы, мы экономим воду. Однако же мы знаем, что величина обмена не

может быть уменьшена ниже нормального уровня покоя, и здесь возможность экономии воды кончается.

Если тепло поступает в организм извне, то ситуация становится более сложной. Выше уже упоминалось (стр. 25), что повышение температуры тела уменьшает поступление тепла извне. Сравнение людей, которые могли пить свободно и которые не пили, показало наличие небольшой, но достоверной экономии воды у последних [131]. Причины этого различия не так ясны, но оно может быть обусловлено ббльшим повышением температуры тела у тех, которые не пили, что и вело к уменьшенному поступлению тепла извне. Однако разница в расходе воды составила всего 11%, и, таким образом, достигнутая экономия воды не была велика.

Испарение в легких несомненно не может быть снижено, так как выдыхаемый воздух насыщен водяными парами. Да это и не имело бы значения, потому что легочное испарение так же связывает тепло, как и кожное. Небольшие количества воды в моче и испражнениях, всего около  $1/2$  л в сутки, вряд ли могут быть еще уменьшены. Если бы даже часть этой воды была сохранена, то это не имело бы существенного значения по сравнению с огромными потребностями потоотделения. Следовательно, если бы мы могли ожидать такой экономии, которая снизила бы потребность в питьевой воде, то это могло бы быть только уменьшение потоотделения. Здесь есть лишь одна возможность, которую мы еще не обсуждали, — возможность изолировать поверхность тела от поступления тепла извне.

**Значение одежды.** Если в пустыне положить кирпич, он быстро воспримет тепло из воздуха и нагреется за счет радиации от солнца и из окружающей среды. Очевидно, сплошная изоляция холодного тела снизит поступление тепла извне, и кирпич, помещенный в термос, будет нагреваться много медленнее. Тот же эффект наблюдается и у человека. Адольф [3] обнаружил, что у людей, сидящих на солнце в легкой одежде, уровень испарения (которое отображает количество тепла, поступающего извне) ниже, чем у обнаженных людей. Рочестерские исследователи далее собрали дополнительную ценную информацию. Средние данные показали, что летом в пустыне люди, одетые в легкую одежду цвета хаки, воспринимали на 55% меньше тепла извне, чем обнаженные [227].

Значение одежды варьирует в зависимости и от ее свойств и от внешних условий. Основываясь на опытах Адольфа, есть основание предполагать, что легкая одежда в жаркий день в пустыне может снизить расход воды до двух третей того количества, что расходуется без одежды. Отсюда с неизбежностью следует, что для экономии питьевой воды шорты и рубашки с короткими рукавами — отнюдь не лучший костюм для пустыни.

Могло бы показаться парадоксальным, что одежда создает преимущества в жаркой среде. Однако по этому поводу можно много сказать. Все, о чем мы сейчас говорим, относится скорее к экономии воды, чем к удобствам. При умеренной жаре для людей Запада действительно удобнее носить легкую одежду. С другой стороны, я нашел, что стремление снять с себя лишнее платье резко меняется, когда температура поднимается очень высоко. В Сахаре в июньскую жару нам стало казаться невыносимым выходить в легкой одежде, как это мы делали раньше, в более прохладное время. Мы перешли на длинные, мешковатые арабские брюки и рубашки с длинными рукавами. Прохладным утром было приятно завернуть рукава, но когда наступала удушающая полуденная жара, с отвернутыми рукавами мы чувствовали себя хуже.

Разумеется, изоляцию за счет одежды нельзя увеличивать бесконечно. Метаболическое тепло продолжает образовываться, и внешнее тепло также в какой-то степени продолжает поступать в тело через обнаженные поверхности и сквозь одежду. А одежда создает препятствия для испарения. Следовательно, идеальной была бы одежда, которая, не мешая испарению с кожи, в то же время создавала максимальную изоляционную защиту против поступления тепла извне в результате проведения и радиации. Свободная одежда лучше, чем плотно прилегающее к телу платье, которое обычно носит западный человек, так как она не препятствует циркуляции воздуха, и пот испаряется с кожи, вместо того чтобы впитываться в одежду и испаряться с ее поверхности. Белая одежда лучше отражает радиацию в видимой части спектра, но этот эффект имеет меньшее значение, чем можно было бы предполагать: для инфракрасной части, на долю которой приходится около половины всей энергии солнечной радиации, даже самая белая одежда ведет себя как абсолютно черное тело. Поскольку радиация от почвы также в основном длинноволновая, инфракрасная, то белизна одежды и здесь не имеет значения. Любой материал является (за исключением металлических поверхностей) черным телом.

Аравийские бедуины пришли к типу одежды, которая удовлетворяет сформулированным выше требованиям. Их длинные белые бурнусы, сотканые из шерсти, носят и зимой, и летом. В июне один кочевник произвел на меня сильное впечатление, когда я увидел его, идущего из пустыни со своими верблюдами. Когда, придя в оазис, он сбросил свои два шерстяных бурнуса и кафтан, оказалось, что на нем еще и рубашка с длинными рукавами.

Широкая шерстяная одежда кочевников, кроме того, хорошо защищает и от холода. В пустыне зимой может быть очень холодно, и когда бедуин сидит «по-турецки», развернув свой бурнус вокруг себя наподобие тента, он создает свой маленький микроклимат.

А когда он устраивается спать на земле, в лучшем случае под защитой открытой с одной стороны палатки, то теплая одежда — это желанная защита от холода.

## Р Е З Ю М Е

Человек обладает прекрасной терморегуляцией, и он может путем потоотделения рассеивать тепло в десятикратном количестве по отношению к исходной величине обмена. Потоотделение может достигать 12 л в день, а на короткие периоды — до 3 л в час и более.

Одна из проблем высокого потоотделения — это опасность потери соли. Пот может содержать различные количества хлористого натрия, но всегда достаточные, чтобы привести к значительной потере соли, если потоотделение велико. Наиболее обычный симптом — тяжелые и болезненные мышечные судороги — возникает, если для замещения потери жидкости вводится вода, которая разводит жидкости тела. Следовательно, введение относительно больших количеств соли является абсолютно необходимым.

Потребность в воде проявляется чувством жажды, стремлением к питью. Характерно, что человек не может выпить достаточно воды, чтобы сразу возместить потерю, даже если располагает достаточным количеством воды. Следовательно, он подвергается произвольной дегидратации, которая в течение одного дня в пустыне часто достигает 3—5% к весу тела. Стремление к полной компенсации водопотери проявляется вместе с принятием пищи. Человек не может выпить сразу больше чем приблизительно 1 л жидкости.

Когда организм теряет воду, диурез снижается до минимума — несколько меньше чем  $\frac{1}{2}$  л в сутки. Функция почек остается на этом уровне, пока не начинается самая тяжелая стадия дегидратации. Потоотделение, по-видимому, остается на уровне, определяемом потребностями отдачи тепла, несмотря на возрастающую дегидратацию. С увеличением дегидратации появляются признаки значительных циркуляторных расстройств. Объем плазмы крови падает более значительно, непропорционально общему снижению жидкостей тела. В соответствии с этим повышается вязкость крови. Увеличивается частота пульса и уменьшается ударный объем сердца, при сохранении его минутного объема.

Когда тяжелая дегидратация возникает в жаркой среде, циркулирующая кровь перестает выносить метаболическое тепло к коже с должной быстротой. Хотя потоотделение продолжается и кожа может оставаться прохладной, температура в глубине тканей поднимается быстро или взрывообразно. На этой стадии дегидратации смерть в среде с высокой температурой вызывается взрывообразным подъемом температуры тела, быстро достигающей рокового предела, 41—42° С.

Человек не может депонировать воду в организме, и тренировка к более экономному расходу воды в пустыне вряд ли вообще возможна. Потребность в воде определяется потребностями рассеивания тепла. Одежда в известных пределах снижает расход воды, образуя изолирующий барьер, препятствующий притоку внешнего тепла к поверхности кожи.

## ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ. ПРЕИМУЩЕСТВО БОЛЬШОГО ТЕЛА

### ТЕПЛОВОЙ БАЛАНС

Животные все же живут в пустыне! Хороший фонарь ночью или немного терпения днем позволяют обнаружить самых разнообразных млекопитающих, рептилий, птиц и насекомых.

Если говорить просто, есть три способа приспособления животных к жизни в жаркой пустыне: они могут избегать тепла, пассивно ему подчиняться или активно бороться с ним путем испарения воды.

Рассмотрим кратко эти возможности. Простейший способ избежать перегревания — это уйти под землю. Несколько дюймов в глубину — и огромные вариации температур сглаживаются. Кроме того, температура не достигает тех крайностей, как в воздухе или на поверхности почвы [347, 294]. Животные, роющие норы, т. е. уклоняющиеся от перегревания, могут выходить на поверхность только прохладными ночами и ведут нормальную, но ночную жизнь.

Оставаясь на поверхности днем, они подвергались бы перегреванию. И если бы они не стали испарять воду, температура их тела неизбежно поднялась бы. А в этом последнем случае они смогли бы существовать лишь при условии, если бы обладали выносливостью к повышению температуры тела, превышающей пределы, известные для других животных. Однако до сих пор нет данных, что пустынные позвоночные обладают большей устойчивостью к повышению температуры тела, чем их родственники, живущие в умеренном климате. Для насекомых и других членистоногих положение может быть и иным. Нередко можно наблюдать летающих насекомых днем, когда температура воздуха достигает примерно  $40^{\circ}\text{C}$ ; случайно можно видеть насекомое, ползущее днем по горячему песку, и часто видишь жуков-скарабеев, как они катят свои маленькие шары из навоза по горячей поверхности почвы. К сожалению, мы не располагаем адекватной информацией о действительной температуре их тела, измеренной достаточно надежной техникой. Мы можем только предполагать, что если

и существуют животные, способные пассивно приспособляться к высоким степеням нагревания, то, вероятнее всего, это насекомые.

Борьба с перегреванием путем испарения воды эффективна, как это мы видели на примере человека, но обходится «дорого» в среде, где воды мало или она недоступна. В то время как человек зависит от своих культурных адаптаций, животные могут рассчитывать только на природные ресурсы. Там, где нет свободной воды, животные могут использовать только воду, содержащуюся в растениях или в теле добычи. Повышение потребности в воде для борьбы с перегреванием получает особое значение в засушливой пустыне с крайне бедными источниками получения воды. Крупные животные, такие как пустынные бараны, газели и верблюды, лишены возможности скрываться днем под землю, и в лучшем случае могут найти для отдыха лишь небольшую тень. Такие животные стоят вплотную перед дилеммой: расходовать свои скромные ресурсы воды для испарения или действительно изжариться!

### Перегревание в результате поступления тепла извне и размеры тела

Если мы положим в пустыне большой кусок льда и рядом с ним — маленький кусочек, то последний растает много быстрее, чем первый. Если маленький камушек и большой обломок скалы вынести из прохладной комнаты, где они приняли одинаковую температуру, и поместить в пустыне под прямыми лучами солнца, то маленький камень быстро нагреется, а большой в это время останется еще относительно холодным. Мы можем выразить различие между большими и малыми предметами, сказав, что большие имеют большую тепловую инерцию (при этом мы допускаем, конечно, что те и другие обладают одинаковой теплопроводностью и удельной теплоемкостью).

Маленький предмет нагревается быстрее потому, что он имеет относительно большую поверхность. Если мы представим, что большой камень или кусок льда измельчены в мелкие кусочки, много новых поверхностей придут в соприкосновение с воздухом и воспримут радиационное тепло. Вот почему та же самая масса камня нагреется много быстрее, а толченый лед скорее растает.

Математическое выражение отношений между поверхностью и массой достаточно просто. Если мы представим, что данный куб разделен на малые кубики с длиной ребра, равной  $1/10$  большого, то их общая поверхность будет в 10 раз больше исходной. Если длина ребра составит  $1/100$ , общая поверхность возрастет в 100 раз, и т. д. Это правило сохраняется и для тела иной формы, если при делении его исходная форма сохраняется. Следовательно, мелкий объект будет иметь поверхность, которая по отношению к весу увеличивается в той же мере, как уменьшаются линейные размеры.



Предметы неживые воспринимают тепло только из окружающей среды, пропорционально их поверхности; тепловая же нагрузка животного в пустыне складывается из двух компонентов: тепла, поступающего из внешней среды, и тепла метаболического. Первый включает тепло, поступающее путем проведения из воздуха, а также за счет радиации от солнца и почвы. Так как оба эти процесса осуществляются через поверхность тела, то внешняя тепловая нагрузка будет пропорциональна этой поверхности. Дело обстоит таким образом, что и теплопродукция у млекопитающих в большей степени пропорциональна поверхности, чем весу тела животного.<sup>1</sup> Поэтому общая тепловая нагрузка животного, обусловленная метаболическим и внешним теплом, будет также приблизительно пропорциональна поверхности, и маленькое животное, с его относительно большой поверхностью тела, находится в условиях, значительно менее благоприятных для поддержания температуры тела на достаточно низком уровне.

**Теплопроводность.** Поток тепла, поступающий в относительно холодное тело из горячей среды, следует обычным физическим законом теплообмена. Этот поток включает два компонента, один из которых обусловлен теплопроводностью между двумя средами, непосредственно контактирующими, а другой — определяется радиационным обменом между объектами, без их прямого контакта. Когда эти процессы разыгрываются в жидкой или газообразной среде, теплообмен, связанный с теплопроводностью, дополнительно усложняется в результате конвекции в этих средах.

Переход тепла путем проведения зависит от разности температур, теплопроводности среды и, конечно, от площади контакта. При данной разности температур количество поступающего тепла увеличивается вдвое, если площадь контакта удваивается. Практически можно считать, что в условиях пустыни поступление тепла

---

<sup>1</sup> Величина обмена у млекопитающих детально исследована, и накопленные данные всесторонне обсуждены [45, 67]. Сущность этих данных состоит в том, что теплопродукция (или потребление кислорода) животными, как функция размера тела, имеет более тесное отношение к его поверхности, чем к весу. Если построить для млекопитающих различных размеров, от мыши до слона, графическую зависимость между величиной обмена ( $M$ ) и весом тела ( $W$ ), по логарифмическим осям координат, все точки лягут близко к прямой линии, определяемой уравнением  $M = K \times W^{0.74}$ , где  $K$  — константа, числовое значение которой зависит от принятых единиц. Эта линия называется «кривая от мыши до слона» Бенедикта. Если величины обмена были бы в точности пропорциональны поверхности тела, то уравнение выглядело бы как  $M = K \times W^{0.67}$  (если допустить, что форма у всех животных одинакова).

Уравнение имеет теоретическое значение, но для нас это не представляет существенного интереса, так как нам важна только связь размеров тела и теплопродукции и необходим только расчет тепловой нагрузки, исходящей от животного; в качестве приближения мы можем допустить, что величина обмена пропорциональна поверхности тела.

путем проведения пропорционально площади контакта и, конечно, разности температур.

**К о н в е к ц и я.** Если холодный воздух соприкасается с теплым телом, слой воздуха у поверхности будет нагреваться и подниматься вверх. Это движение воздуха возникает благодаря разности температур и называется натуральной конвекцией, которая увеличивает перенос тепла сверх величины, обеспечиваемой молекулярной теплопроводностью как таковой. Конвекция возникает и при противоположной ситуации, когда холодное тело контактирует с нагретым воздухом, но тогда слой воздуха у поверхности будет охлаждаться и устремляться вниз. Аналогичная ситуация возникает и в жидкостях, но к проблемам, связанным с животными пустыни, это не имеет отношения.

**Р а д и а ц и я.** Радиационный теплообмен следует закону Стефен—Больцмана. Радиационный теплообмен между двумя телами происходит в обоих направлениях, и конечный итог пропорционален разности четвертой степени абсолютных температур поверхностей и эффективной площади радиации объектов. В уравнение входит также отражательная (или поглотительная) способность поверхностей. Следовательно, хотя радиационный теплообмен является сложной функцией, мы снова имеем очевидный факт, что количество переносимой тепловой энергии пропорционально поверхности тела.

Если мы теперь суммируем всю тепловую нагрузку из внешней среды в пустыне, то окажется, что поток тепла, связанный с проведением и конвекцией, а также и радиационное тепло поступают в организм в количестве, пропорциональном его поверхности. Таким образом, общая тепловая нагрузка, состоящая из двух компонентов — метаболического тепла, образующегося внутри, и внешнего, проникающего снаружи, — приблизительно пропорциональна поверхности тела. Это дает нам отличную возможность сравнивать животных, сильно различающихся по величине тела. Мелкие животные находятся в значительно более трудном положении, чем крупные, потому, что поверхность их тела по отношению к их весу много больше, в чем можно убедиться путем самого простого подсчета.

### Оценка потребности в воде

Если животное, подвергаясь воздействию тепла в пустыне, сохраняет свой тепловой баланс, оно должно испарять объем воды, который соответствовал бы количеству поступающего в организм тепла. В предыдущей главе мы видели, что потоотделение порядка 1 л в час — не необычно для человека в жаркой пустыне. 580 ккал., рассеянных путем испарения этого литра воды, соответствуют сумме метаболического тепла и тепла, поступившего из внешней среды. Если мы примем эту величину за основу, то

каково будет положение крупного или мелкого животного, когда они вынуждены будут бороться с перегреванием, при воздействии температуры одной и той же интенсивности?

Вопросу о терморегуляции у животных в условиях жаркой пустыни посвящено немного исследований. Учитывая крайнюю сложность условий внешней среды — изменчивость температуры воздуха и почвы, а также солнечной радиации, — чрезвычайно трудно оценивать и сравнивать результаты, полученные в разных местах в разное время.

Одно из наиболее существенных исследований в этом плане было проведено гарвардской группой, которая под руководством Д. В. Дилла работала в Неваде, во время строительства гидроэлектростанции Боулдер Дэм (позднее переименованной в Гувер Дэм) на реке Колорадо. Эти работы были посвящены главным образом человеку в связи с частыми случаями солнечного удара среди рабочих в первом периоде строительства плотины. Однако учитывалось и значение сравнительно физиологических исследований данной проблемы для понимания механизмов адаптации к условиям пустыни.

В опытах на Боулдер Дэм [2, 104] осел и собака исследовались в дневное время, параллельно с человеком. В качестве воздействия был использован переход в жаркое время дня на дистанции 6.4 км. Таким путем оказалось возможным получить точные сравнительные характеристики для трех различных видов: осла, человека и собаки — в совершенно одинаковых условиях нагрузки и воздействия высокой внешней температуры.

Интересно здесь было то, что собака испаряет воду только с дыхательных путей, в результате терморегуляторной одышки, а человек и осел — потеют. Это дает возможность сравнивать терморегуляторные достоинства обоих способов — испарения воды с кожи и с дыхательных путей (табл. 1). Если наши изложенные выше соображения правильны, то расход воды на терморегуляцию

Т а б л и ц а 1

Испарение у осла, человека и собаки в течение жаркого летнего дня, в юго-западной пустыне США

|                | Вес тела,<br>кг | Испарение,<br>‰ на 1 кг<br>веса тела<br>за 1 час | Испарение,<br>кг на 1 м <sup>2</sup><br>за 1 час |
|----------------|-----------------|--|--|
| Осел . . . .   | 96              | 1.24   | 0.573  |
| Человек . . .  | 79              | 1.41   | 0.600  |
| Собака . . . . | 16              | 2.62   | 0.657  |

при пересчете на единицу поверхности тела должен быть примерно один и тот же, независимо от способа испарения.

Я соединил в таблице данные, полученные во время перехода в пустыне. Совершенно очевидно, что на единицу веса тела собака расходует воды примерно вдвое больше, чем более крупные по размерам тела человек и осел. Однако если мы сделаем пересчет на единицу поверхности тела,<sup>2</sup> то будет видно, что у всех трех расход практически одинаковый. Конечно, невозможно с полной точностью предсказать расход воды у очень больших или очень маленьких животных только в результате подсчетов, основанных на величине поверхности тела. Но примерный порядок величины водных затрат может быть рассчитан. И совершенно очевидно, что для маленького животного нет другого пути преодолеть простой закон физики; при его относительно большой поверхности тела ему не остается ничего иного, как уйти под землю от сжигающего тепла.

Если маленькое и большое животное находятся днем в пустыне, подвергаясь совершенно одинаковым внешним воздействиям, и если они вынуждены поддерживать свой тепловой баланс путем испарения воды, мы могли бы рассчитать ожидаемую величину испарения исходя из предполагаемой тепловой нагрузки, которая должна быть пропорциональна поверхности их тела. Наблюдения Дилла и сотрудников были произведены в пустыне, которая вряд ли особенно отличается от любой другой пустыни, и потому мы можем использовать их цифры как достаточно характеризующие тепловую нагрузку для среднего жаркого летнего дня в пустыне.

Ожидаемая величина испарения, необходимого для рассеивания тепловой нагрузки в пустыне, является экспоненциальной функцией веса тела; на логарифмических координатах графическая зависимость будет иметь линейный характер. Однако на линейной шкале (рис. 5) экспоненциальное повышение расхода воды выявляется с особенной отчетливостью, когда в борьбу с перегреванием в пустыне вступает маленькое животное. Вес тела мелких пустынных грызунов укладывается в пределах 10—100 г.

Если животное весом в 100 г останется днем на поверхности пустыни и если оно обладает физиологическими механизмами, нужными для испарения воды, оно должно было бы затрачивать на поддержание постоянной температуры тела количество воды, равное около 15% веса тела в час, а для животного в 10 г этот расход составил бы до 30% веса тела. Совершенно очевидно, что только из-за своих малых размеров такие животные не могли бы стать

---

<sup>2</sup> Для определения поверхности тела я пользовался формулой  $S=0.1 \times W^{0.67}$ , где  $S$  — поверхность тела (в м<sup>2</sup>) и  $W$  — вес тела (в кг). Это не совсем точно, так как не предусматриваются различия в форме и положении тела, но для целей данного сопоставления такая точность достаточна.

дневными, по той простой причине, что за немногие часы они целиком истратили бы на испарение всю воду, содержащуюся в теле. Как следствие этого такие животные и не обладают обычными механизмами активной защиты от перегревания: они не потеют и не развивают теплового полипноэ.

Возможный выход, позволяющий мелким животным переносить воздействия дневной жары, мог бы заключаться в увеличении

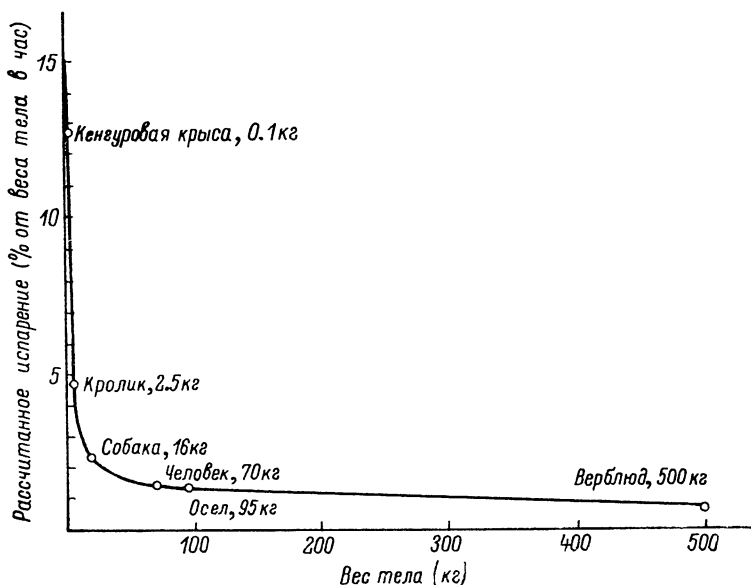


Рис. 5. Рассчитанная величина испарения, необходимого для поддержания постоянной температуры тела в жаркой пустыне у млекопитающих с различными величинами тела. Кривая рассчитана исходя из допущения, что тепловая нагрузка пропорциональна поверхности тела (см. текст). Видно быстрое повышение теоретической «стоимости» терморегуляции у мелких млекопитающих.

их выносливости к повышению температуры тела. В этом случае вместо того, чтобы удерживать температуру тела путем испарения, они могли бы допускать повышение температуры сверх предела, возможного для других животных. Однако, насколько это известно, ни одно из пустынных млекопитающих не обладает этой возможностью, и, по-видимому, млекопитающие вообще не способны переносить повышение температуры тела выше  $44^{\circ}\text{C}$ .

Если мы теперь обратимся к другому концу шкалы величин тела на рис. 5, мы обнаружим, что очень большие животные, как например верблюд, имеют явное преимущество, обусловленное самими размерами тела. Однако с увеличением размеров

значение этого преимущества не возрастает со строгой пропорциональностью. Если мы подсчитаем преимущество верблюда, вытекающее из его размеров, то можно заключить, что он должен расходовать на единицу веса вдвое меньше воды, чем человек. Если бы в отношении других факторов они были бы одинаковы, верблюд мог бы прожить без воды вдвое больше. Как мы увидим в следующей главе, они отличаются не только размерами тела. По сравнению с другими животными верблюд не только более вынослив к потерям воды, но обладает еще и механизмами, позволяющими ему уменьшать поступление тепла извне.

## ВОДНЫЙ БАЛАНС — РАСХОД И ПРИХОД

Хотя животные и могут выдерживать кратковременные потери воды, но в течение более длительных периодов водный баланс должен сохраняться. Это значит, что весь расход воды должен возмещаться равнозначным приходом. Вот простой перечень этих статей расхода и прихода.

| Р а с х о д | П р и х о д               |
|-------------|---------------------------|
| Испарение   | Питье                     |
| Моча        | Вода, содержащаяся в пище |
| Испражнения | Метаболическая вода       |

В последующих главах мы неоднократно еще будем возвращаться к этому балансу и обсуждать его отдельные статьи. Главная трудность при расчете обеспечения водного баланса в пустыне состоит в том, что перегревание повышает испарение, компенсировать которое питьем трудно, так как обычно вода для питья недоступна. Многие животные вынуждены ограничиваться только второй статьёй нашего приходного баланса, т. е. водой, которая содержится в пище. После дождей пустынная растительность становится сочной и растения содержат много воды. Однако по мере наступления сухого сезона растительность подсыхает и лишь некоторые растения, как например кактусы и другие суккуленты, сохраняют высокое содержание воды, и их сочная мякоть служит источником воды для многих животных. Другие животные способны существовать и на сухой пище. При этом они могут использовать только метаболическую воду, т. е. получаемую при окислении пищи, не считая небольших количеств воды, сорбируемой семенами и другими сухими частями растений. У таких животных водный баланс крайне напряжен; весьма ограниченное поступление воды должно покрыть все потребности, и самое небольшое повышение расхода воды нарушает этот шаткий баланс.

**М е т а б о л и ч е с к а я   в о д а.** Образование метаболической воды важно для многих животных пустыни. Для некоторых животных это единственный источник воды. Окисление органиче-

ских соединений ведет к образованию воды из присутствующего в них водорода, и когда вещества пищи окисляются в процессе обмена, количество образующейся воды зависит от содержания водорода в метаболизируемых пищевых веществах.<sup>3</sup> Количества воды, образующейся при окислении главных веществ пищи, показаны в табл. 2. В течение многих лет высказывалось мнение, что животные пустыни могут обходиться какими-то специальными механизмами, усиливающими образование метаболической воды. Но образование метаболической воды совершенно не зависит от того, живет ли животное в пустыне или является обитателем нормально увлажненной зоны. Нет такого способа, посредством которого животное могло бы повысить выход метаболической воды сверх того, что определяется количеством водорода, содержащегося в окисляемом веществе.

Другое распространенное неправильное представление основано на допущении, что животные могут образовывать больше воды, повышая свой обмен. Надо еще учесть, что чистый приход воды, остающейся в распоряжении организма, ни в коем случае не будет равен величинам, указанным в табл. 2, так как окисление пищевых веществ требует затрат кислорода.

Т а б л и ц а 2

Образование оксидационной, или метаболической, воды при метаболизации различных веществ пищи

Величины для белка показаны для условий, когда конечным продуктом азотистого обмена будет мочеви́на

|         | H <sub>2</sub> O, из 1 г вещества | O <sub>2</sub> , л, потребление на 1 г вещества | O <sub>2</sub> , л, на 1 г образовавшейся H <sub>2</sub> O |
|---------|-----------------------------------|---|--|
| Крахмал | 0.556                             | 0.828   | 1.489  |
| Жир     | 1.071                             | 2.019   | 1.885  |
| Протеин | 0.396                             | 0.967   | 2.441  |

Вместе с тем, дополнительная затрата кислорода требует дополнительной вентиляции легких, а следовательно, и дополнитель-

<sup>3</sup> Небольшие количества водорода элиминируются неокисленными как часть органических соединений (экскретов). У млекопитающих наибольшее значение имеет мочеви́на, с которой благодаря ее составу — CH<sub>4</sub>N<sub>2</sub>O — удаляются значительные количества водорода. У птиц, рептилий и многих насекомых мочеви́на C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>N<sub>4</sub>O<sub>3</sub> заменяет мочеви́ну как основной конечный продукт белкового обмена. Экскреция этих содержащих водород продуктов метаболизма определяет относительно низкий уровень образования воды при метаболизме белков.

ного испарения воды в легких, пропорционально повышению потребления кислорода. Таким образом, усиленное образование метаболической воды в результате увеличения обмена дает чистую потерю, а не выигрыш воды. Для животного совершенно бесполезно было бы, сохраняя покой, усиливать обмен специально для получения метаболической воды. Как мы увидим ниже, у некоторых млекопитающих важные преимущества в поддержании водного баланса во время сна или летней спячки (эстивации) могут создаваться не путем повышения, а как раз за счет снижения обмена.

Обсуждая расходную часть нашей балансовой таблицы, мы уже говорили об огромных вариациях в использовании воды для испарения. Испарение не только служит причиной наиболее интенсивного истощения водных ресурсов организма, но и является фактором наиболее вариабельным. Мы видели, что этот пункт статьи расхода может быть существенно снижен, если животное тем или иным путем избегает перегревания. А для маленьких животных вообще нет иного выхода: чтобы выжить, они должны укрываться от перегревания. Но даже если у них вода не используется для целей терморегуляции, все равно остается некоторая неизбежная потеря воды через поверхность тела и в особенности через дыхательные органы.

Мелкие животные не имеют потовых желез (за исключением пахучих желез на подошвенных подушечках), однако все же некоторая потеря воды через кожу происходит. Ее называют поразному: неощутимая перспирация, диффузионная потеря воды и проч. Потери воды через чешуйчатую кожу змей и ящериц, вероятно, очень незначительны, но рептилии в отношении потери воды с выдыхаемым воздухом сталкиваются с той же проблемой, что и млекопитающие. Выдыхаемый воздух насыщен водяными парами, хотя его температура обычно несколько ниже, чем в глубоких частях организма; последнее обстоятельство несколько снижает содержание в нем водяных паров. Насколько мы знаем, ни одно из позвоночных не может уйти от необходимости поддерживать увлажнение мембран, через которые совершается газообмен с внешней средой.

Насекомые наиболее успешно осваивают безводные ареалы. Платяная моль, которая благоденствует на сухой шерстяной одежде в помещениях с центральным отоплением зимой, живет, вероятно, в наиболее «засушливом климате пустыни» и тем не менее получает достаточно воды для жизни и роста. Внешняя кутикула насекомых почти непроницаема для воды, а их респираторная система состоит из тонких трубочек, где, по-видимому, только последние, терминальные концы допускают прохождение воды. Поразительно, что некоторые насекомые способны извлекать из воздуха известное количество влаги, которая там имеется. Не удивительно, что насекомые оказываются более способными



к обитанию в сухих местах по сравнению с любыми другими животными и составляют такую важную часть фауны пустынь.

Образование испражнений и мочи связано с неизбежными потерями воды. Даже самый сухой кал содержит некоторое количество свободной воды. Объем воды, элиминируемой почками, зависит от количества продуктов обмена и их концентрации в моче. Млекопитающие сецернируют жидкую мочу, и те из них, у которых почки способны продуцировать высоко концентрированную мочу, имеют преимущество. Следовательно, расход воды зависит от эффективности почки, и мы находим у пустынных млекопитающих почки, наиболее «мощные» в этом отношении.

Птицы и рептилии выделяют полужидкую мочу, так как основное количество азотистых продуктов обмена они выделяют в виде мочевой кислоты. Мочевая кислота и ее соли почти нерастворимы, и, выделяя своеобразную пасту, состоящую из кристаллов мочевой кислоты, эти животные расходуют для образования мочи относительно мало воды.

У насекомых обнаруживаются наиболее совершенные формы решения водной проблемы и в отношении экскреции. Они не только выделяют мочевую кислоту и извлекают почти всю воду из содержимого кишечника, но некоторые насекомые депонируют мочевую кислоту в различных частях тела, полностью избегая, таким образом, необходимости ее экскретировать [352].

Мы не упомянули еще об одной дополнительной статье нашего водного баланса. В период, когда самки млекопитающих кормят детенышей, значительное количество воды требуется для образования молока. Одной из возможностей снизить эту потерю воды явилось бы образование более концентрированного молока. Высказывалось мнение, что очень высокое содержание жира в молоке тюленей и китов — 30—40%, — по сравнению с 2—5% у большинства наземных млекопитающих, связано скорее с их обитанием в морской среде, где пресная вода относительно недоступна [186], чем с необходимостью обеспечить концентрированной пищей потребности очень быстрого роста детенышей у этих животных. Мы располагаем достаточными сведениями о составе молока лишь у одного животного пустыни — верблюда, у которого содержание жира составляет около 4% [24, 185]. Таким образом, здесь не обнаруживается каких-нибудь возможностей более экономного расходования воды. Но когда предъявляются дополнительные требования к водным ресурсам, детеныш не оказывается в худшем положении, чем мать. По-видимому, наиболее распространенный способ решения проблемы обеспечения потребности в воде в связи с лактацией заключается в том, что период размножения совпадает с временем года, когда температуры еще умеренные и имеются наибольшие шансы на выпадение дождя.

У мелких млекопитающих, у которых вода не используется для нужд терморегуляции, ситуация может быть и иной. Было бы

чрезвычайно интересно знать, кормит ли более концентрированным молоком свое потомство кенгуровая крыса, которая находится с детенышами в прохладной норе и обеспечивает свои потребности в воде почти исключительно путем окисления.

## Р Е З Ю М Е

Животные, обитающие в пустыне, приспособляются к суровой среде тремя путями: избегая перегревания, пассивно подчиняясь ему или преодолевая его путем испарения воды.

Важное значение имеет величина животного. Мелкие животные беззащитны от перегревания — они не способны потеть или охлаждаться, усиленно испаряя воду с поверхности дыхательных органов. Поверхность их тела относительно слишком велика, и для рассеивания тепла им потребовалось бы чрезмерно большое количество воды. Поэтому они располагают единственной возможностью — избегать теплового воздействия. Мелкие животные пустыни — ночные и только ночью покидают свои норы. Насколько нам известно, ни одно млекопитающее или рептилия не способны выдерживать слишком большое повышение температуры тела. Только большие животные способны бороться с перегреванием путем испарения воды.

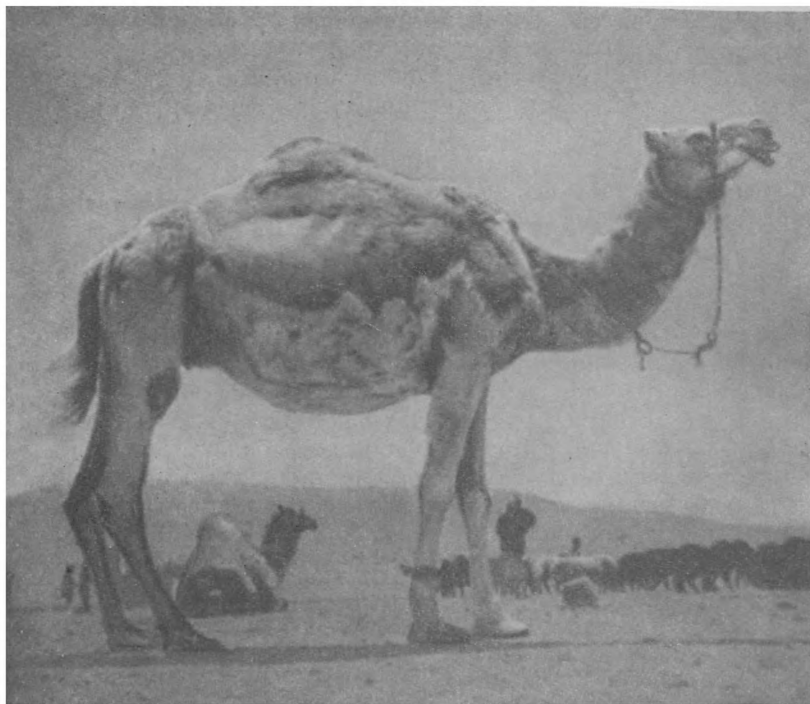
В водном балансе животного приход и расход должны быть равны. В среде с ограниченными водными ресурсами способны существовать только животные, умеющие ограничивать потребление воды. Для животных пустыни важно обладать почками, способными выделять высоко концентрированную мочу, кишечником, который может наиболее полно извлекать воду из фекальных материалов. Если это возможно, такие животные должны были бы располагать механизмами, которые могли бы снижать потери воды и испарением. Так как испарение составляет наиболее важный пункт в расходной части водного баланса, и в то же время оно и наиболее переменчиво, максимальный успех животных пустыни зависит от того, насколько точно и целесообразно регулируется этот источник затраты воды.

## ВЕРБЛЮД

Захватывающие рассказы о верблюде создали ему славу наиболее замечательного животного пустыни. Он способен пересекать знойные просторы Сахары, он может пить соленую и горько-соленую воду, ядовитую для человека и других животных. И бедуин, лишенный воды, может спасти жизнь, принеся в жертву своего верблюда, в желудке которого он найдет жидкость для питья. Что правда и что вымысел в этих замечательных рассказах?

Исключительные качества верблюда как верхового и вьючного животного по достоинству оценены очень многими путешествовавшими по пустыне. Однако достоверные сообщения не так многочисленны, как красочные описания, избыточные в популярной литературе о путешествиях в пустыне. Замечательно разносторонний исследователь Сахары профессор Моно из Дакара собрал хорошо документированные описания маршрутов, по которым верблюды проходили дистанции, где расстояния между двумя пунктами поения превышали 500 км [228]. В этом перечне фигурируют и собственные путешествия Моно. За 21 день, с 12 декабря 1954 г. по 2 января 1955 г., он вместе со своей группой пересек безводный Пустой Квартал Сахары, проделав маршрут в 870 км по прямой. Подсчет действительной длины маршрута показал, что дистанция равнялась 944 км, или почти 600 миль. В этом путешествии Моно показал себя как целеустремленный и неутомимый исследователь пустыни, вдобавок к его выдающимся качествам зоолога, ботаника, геолога и археолога.

Почти все путешествия, фигурирующие в описаниях Моно, совершались зимой или ранней весной. Это лучшая, самая прохладная пора в пустыне. Местами могут выпадать и дожди, вызывая развитие свежей растительности, которая не только служит верблюду пищей, но и утоляет жажду. Когда наступает лето, редкая растительность подсыхает, и в то же время все повышающаяся температура увеличивает напряженность водных ресурсов животного. В это время года верблюды нуждаются в более частом поении, но продолжительность времени, которое они могут пробыть без воды, зависит от многих факторов: состояния раститель-



ВЕРБЛЮД (*CAMELUS DROMEDARIUS*)

На нижней поверхности тела животного видны участки, покрытые длинной зимней шерстью, в то время как на верхних частях тела заметны следы стрижки и большая часть шерсти острижена. Второй верблюд, который виден между передними и задними ногами первого, демонстрирует, как, поджав под себя ноги, он уменьшает экспонируемую солнцу поверхность. Фото д-ра Б. Ротенберга.

ности, температуры, ветра и солнца, от того, насколько тяжела их работа, какой груз они несут и как далеко им надо идти.

Нет сомнений, что верблюд — это исключительное животное. Он не может укрыться от суровых условий дня в пустыне, спрятавшись под землю, подобно обитающим в норах грызунам. Каким же, однако, способом может верблюд обходиться столь продолжительное время без воды?

Эту загадку лучше разбить на ряд вопросов. Запасает ли верблюд воду, которую затем использует постепенно, по мере необходимости? Имеет ли верблюд такую же температуру, как другие млекопитающие, или он может переносить повышение температуры тела, роковое для других? Может ли его шерсть, изолирующие качества

которой славятся в холодных странах, защитить его самого от перегрева в жаркой среде? Обладает ли верблюд особой выносливостью к снижению общего количества воды в теле и могут ли его клетки и органы продолжать свои функции несмотря на высокую степень дегидратации?

Ответы на эти вопросы помогут нам понять некоторые из наиболее загадочных физиологических свойств этого необыкновенного животного.

## ЗАПАСАЕТ ЛИ ВЕРБЛЮД ВОДУ?

Когда человек пьет после потери воды, он восстанавливает нормальное содержание воды в организме. Пьет ли верблюд таким же образом, как и человек, «за прошлое», чтобы восстановить затраты, или же он может пить и «в счет будущего», делая запасы для удовлетворения потребностей, которые возникнут позднее? Когда путешественники в пустынях видели, как верблюды выпивали огромные количества воды и затем обнаруживали почти невероятную способность к длинным переходам, они легко могли заключить, что это огромное количество воды верблюды запасают в предвидении будущих потребностей. Дополнительное подтверждение этого предположения искали в необычном строении желудка верблюда.

**Желудок.** Верблюд, как и другие жвачные, имеет несколько желудков, или, точнее, несколько отделений — преджелудков, которые являются как бы преддверием к истинному желудку, где происходит секреция ферментов и кислоты. Жвачные, как правило, имеют четыре желудка, называемые: рубец, сетка, книжка и сычуг. Поскольку большинство исследователей предпочитает делить желудок верблюда только на три части, спор относительно того, как их называть, еще не закончен. Но это нам сейчас не так важно, поскольку название первого отдела — рубец — споров не вызывает. У коров рубец — это большой, округлой формы мешок, который работает как бродильный «бак», где бактерии и простейшие помогают переваривать клетчатку. Внутренняя его поверхность гладкая, лишена желез, а жидкость, которая в нем содержится, — это в основном слюна, проглоченная вместе с пережеванной пищей.

Строение рубца верблюда иное. На внутренней поверхности его слизистой имеются две зоны, содержащие дивертикулы, которые делятся складками слизистой на камеры первого и второго порядка. В гребнях перегородок между камерами заложены мощные мышечные пучки, которые некоторые исследователи считали сфинктерами. Предполагалось, что вся эта структура составляет систему водных отделений, или «водных мешков», которые могут закрываться «сфинктерами», чтобы туда не проникали ферментируемые массы корма из рубца. Существовало представление, что

верблюд якобы может по мере надобности расслаблять эти сфинктеры и выпускать чистую воду. Это соображение было высказано не взирая на то, что пучки эти ориентированы прямо, и нельзя себе представить, каким образом они могли бы функционировать как сфинктеры, закрывая мешки.

«Водяные мешки» в желудке верблюда были известны еще Плинию, который приписывал им ведущую роль в способности верблюдов выживать в знойных африканских землях. В последующие 2000 лет это убеждение бесконечно повторялось, несмотря на ряд попыток его опровергнуть.

В начале прошлого столетия анатомия желудка верблюда была тщательно изучена сэром Эверардом Хоумом, который опубликовал прекрасный рисунок (рис. 6) [154]. Он предположил, что объем и структура мешков вряд ли подходят для сохранения в них сколько-нибудь значительных количеств воды. Несмотря на данные Хоума и ряд позднейших сообщений, в которых также высказывались сомнения о возможности депонирования воды в желудке верблюда, такими терминами, как «водные отделения», «водные мешки», «водные ячейки», продолжают пользоваться в учебниках и популярной литературе.

Общий объем дивертикулов рубца не так велик, и их общая емкость равна примерно 5 л [199]. Даже если все они полностью заполняются водой, совершенно фантастическим было бы допущение, что потребности крупного животного можно удовлетворять из этого источника в течение ряда дней в жаркой пустыне. Напомним, что человек, например, легко потребляет в пустыне 10—15 л воды за один день.

Дальнейшее ниспровержение гипотезы о депонировании воды последовало, когда был определен состав содержимого мешкообразных структур. Из 13 верблюдов, которых я имел возможность исследовать после забоя, ни у одного не содержалось воды в мешках [300]. В самом рубце находилась грубо пережеванная пища, образующая полужидкую массу с обильным содержанием жидкости. Мешки же были заполнены более плотными массами пищевых частиц и содержали меньше жидкости. Это наблюдалось всегда, независимо от того, паслись верблюды без воды, или находились в оазисе с ежедневным поением, или были напоены непосредственно перед забоем.

Как мы упомянули, основная полость рубца содержала много жидкости. Когда содержимое рубца брали в руки, некоторое количество зеленоватой дурно пахнущей жидкости просачивалось между пальцами. Несомненно, это и есть та жидкость, которую отчаявшийся путешественник в пустыне стал бы пить, если бы это было последним средством спасения жизни.

Содержимое рубца у верблюдов, которых мы исследовали, в среднем составляло 11% веса тела, а у некоторых животных доходило до 15%. Это величины того же порядка, что и у других жвачных.

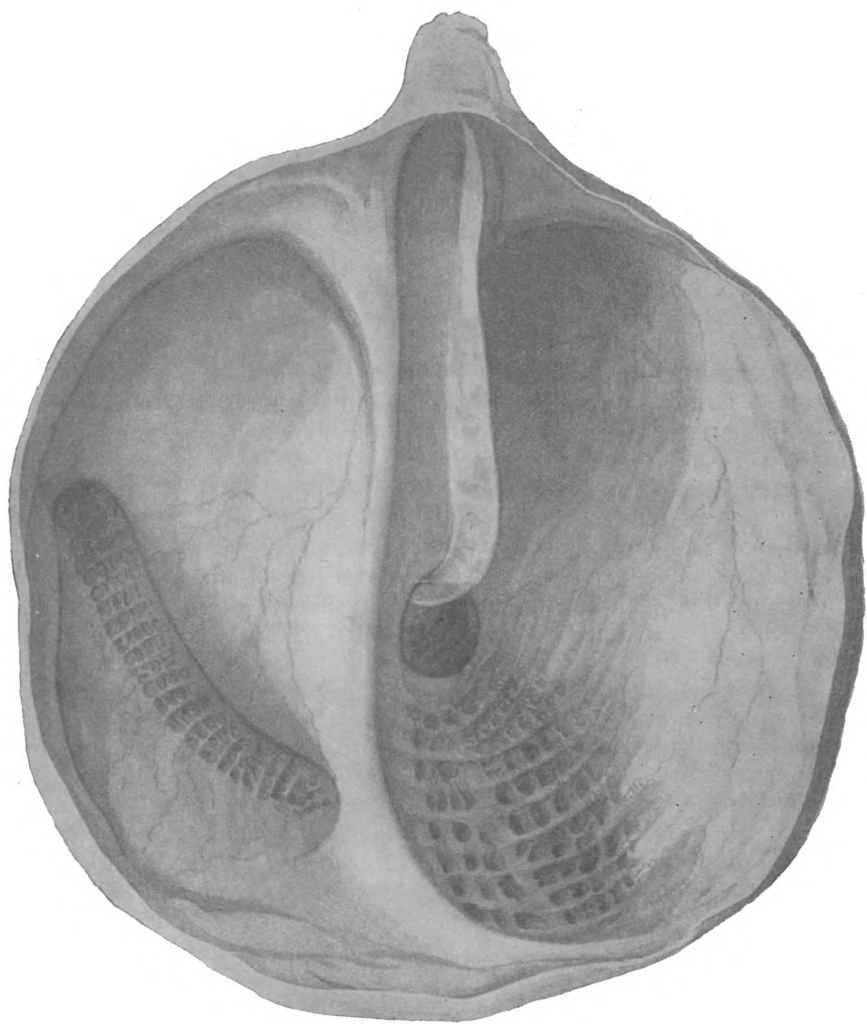


Рис. 6. В 1806 г. необычная структура рубца у верблюда была тщательно описана сэром Эверардом Хоумом, который пришел к заключению, что отделения, или «мешки», не пригодны для запасаения воды. Рисунок Хоума воспроизведен из: *Philosophical Transaction of the Royal Society*, 1806.

У крупного рогатого скота вес содержимого рубца также составляет 10—15% к весу тела, а иногда и более [276]. Пережеванная полужидкая пищевая масса из рубца верблюда содержит в среднем 83% воды, а жидкость, которая стекает с этой массы, содержит 98% воды. Пищеварение у жвачных всегда требует больших количеств воды, и у верблюда дело в этом отношении обстоит так же, как можно было бы ожидать у любого жвачного животного.

Дополнительные доказательства, что эта жидкость не является чем-то необыкновенным, получены при анализе ее состава (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Состав жидкостей рубца и его дивертикулов у верблюда. Из [300]

Жидкости, найденные в рубце и в его дивертикулах, имеют совершенно отличный от воды состав. Их суммарная осмотическая концентрация почти как у крови, а по составу они похожи на слюну

*Средние величины у 13 животных*

|                        | Na,<br>мэкв./л | K,<br>мэкв./л | Cl,<br>мэкв./л | Осмотическая<br>концентрация,<br>мосм./л |
|------------------------|----------------|---------------|----------------|--|
| Жидкость рубца . . .   | 106.9          | 17.6          | 17.6           | 281                                      |
| Жидкость дивертикулов  | 109.4          | 17.6          | 17.5           | 282                                      |
| Плазма крови . . . . . | 156.3          | 4.56          | 109.6          | 338                                      |
| Вода . . . . .         | 1.4—1.9        | 0             | 1.46—2.34      | —  |

Какая-либо существенная разница между жидкостью, взятой из рубца или выдавленной из содержимого мешков, отсутствует. Осмотическая концентрация обеих жидкостей настолько близка к крови, что совершенно очевидно, что это не депонированная вода. По относительному содержанию ионов эти жидкости близки к тому, что обычно находят в слюне жвачных. Однако жидкость рубца осмотически концентрирована несколько менее, чем другие жидкости тела, тогда как слюна овцы несколько более концентрирована, чем кровь [103]. Концентрация натрия в рубцовой жидкости высокая, при относительно низкой концентрации калия (часть которого может происходить из растительных материалов) и хлоридов. Хотя мы не исследовали другие анионы, но, вероятно, основным является углекислый натрий — главный компонент слюны жвачных, так как рН жидкости рубца в большинстве случаев равнялся 7.6—8.0. Углекислый натрий служит для нейтрализации больших количеств кислых продуктов брожения, образующихся в рубце, и, вероятно, верблюд в этом отношении не отличается от любых других жвачных животных.

Если эти специальные мешкообразные структуры не связаны с депонированием воды, то в чем же их функция? В то время как слизистая рубца у других животных не содержит желез, и это правильно также и для большей части рубца верблюда, на дне «водных отделений» железы имеются. Впервые их видел Пиллье [259],



а в последующем они были детально описаны [141]. Общее число этих желез составляет порядка 100 млн, и, по-видимому, они сецрнируют в полость рубца большую часть имеющейся там жидкости, водные растворы близки по составу и функции к слюне жвачных. Следовательно, по предполагаемой роли этих желез в пищеварении их можно рассматривать как акцессорные слюнные

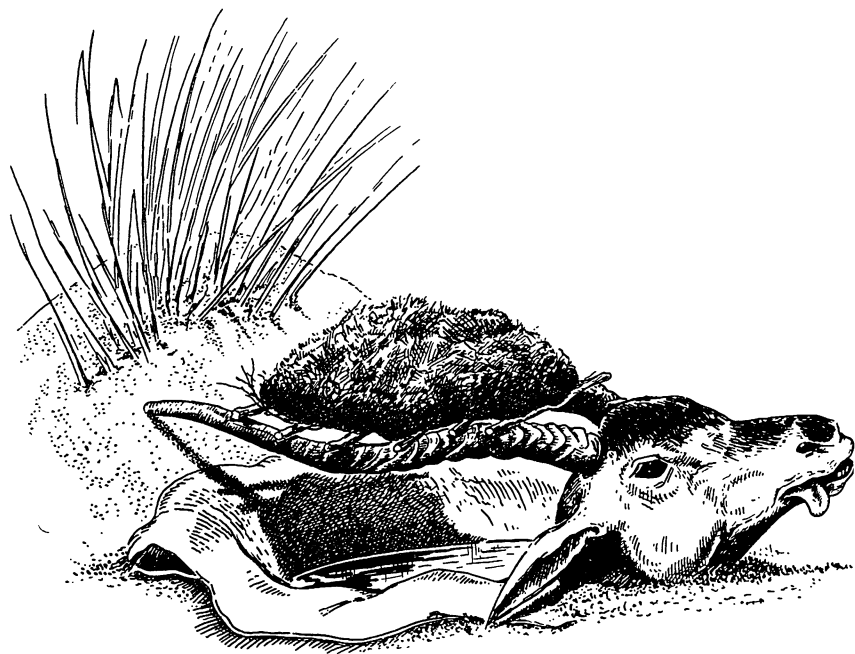


Рис. 7. Чтобы получить жидкость из рубца антилопы аддакс, туземные охотники Сахары помещают содержимое желудка на палочки, уложенные в ряд поперек рогов. Жидкость стекает каплями на подложенную шкуру. Из: Декейзер и Дериво [102].

железы, хотя анатомически они, разумеется, таковыми не являются. Удивительно, что они локализируются в обычно безжелезистом рубце. Разделение мешков на камеры первого и второго порядка, которое натолкнуло многих авторов на ложную гипотезу «водяных мешков», вероятнее всего, служило для увеличения поверхности той части слизистой, где расположены железы. Второй преджелудок у жвачных также имеет в стенке дивертикулы первого и второго порядка — отсюда и его название «сетка». У верблюда эта структура напоминает железистые мешки рубца, стенки их также содержат подобные железы. Хотя объем этих мешков и невелик (литр или два) и сетка у других жвачных выглядит примерно так же, но губчатая структура дивертикулов этого

отдела желудка верблюда натолкнула на мысль, что и здесь запасается вода. Однако эта идея не подтвердилась никакими доказательствами. Общий объем всех преджелудков, кроме рубца, у наших верблюдов равнялся 3.5—8.5 л — это не так-то много для животных, весящих от 300 до 500 кг.

Для того чтобы увериться, что и кишечник верблюда не имеет необычно большого объема, мы взвешивали его содержимое и нашли, что в тонком кишечнике оно составляет в среднем 3.5 и в толстом — 7.7 кг. Эти количества несколько меньше того, что описано у коров.

Таким образом, в рубце имеется, действительно, большое количество жидкости. Единственная ошибка состояла в допущении, что это — депонированная вода. Эта жидкость в критическом положении может служить прекрасной заменой питьевой воды, несмотря на ее неаппетитный вид и крайне неприятный запах. Погибающий от жажды человек готов пить что угодно, не исключая и собственную скудную мочу, а жидкость из рубца верблюда физиологически не хуже, чем чистая вода. То, что она содержит электролиты, — это, скорее, ее достоинство, так как человек, страдающий в пустыне от жажды, одновременно теряет с потом много солей. Вероятно, из жидкости рубца нельзя получить много питательных веществ: по нашим данным ее общий плотный остаток не превышает 2%.

Верблюд — это не единственное животное пустыни, которое в крайней нужде может обеспечить человека питьем. У других жвачных в рубце также имеется большое количество жидкости, которую можно при случае использовать. Антилопа аддакс (*Addax nasomaculatus*) — единственное крупное животное, которое Моно наблюдал регулярно в своем путешествии по Пустому Кварталу и за которым охотятся туземцы Сахары. Чтобы извлечь жидкость, они кладут содержимое рубца на ряд палочек, уложенных поперечно на рогах убитой антилопы: под рога подкладывается ее кожа, куда и стекает просачивающаяся жидкая часть рубцовой массы (рис. 7). Моно описывает, как остаток полупереваренной растительной массы скармливают верблюдам, которые без особенной охоты поедают эту добавку к их рациону [228].

### Вода из горба

Широко распространено совершенно неправильное представление о роли горба в водном обмене верблюда. Я не буду пересказывать детские сказки о том, что горб — это водяной бак, так как в действительности горб состоит из жировой ткани и содержит по преимуществу жир.

Неправильное представление о роли горба возникло потому, что было известно, что жир при окислении образует воды больше, чем его собственный вес (1 г жира дает 1.07 г воды). Это значит, что верблюд, который выходит в пустыню с горбом, весящим,

скажем, 40 кг, несет потенциальный запас воды более 40 л. И когда этот жир окисляется в процессе энергетического обмена, освобождается соответствующий объем воды. Отсюда возникла совершенно ложная идея, что горб — это не только запасной источник энергии, но и дополнительный «резервуар» воды.

Насколько я мог установить, первоначальная идея, что животные пустыни могут обеспечивать себя водой в основном путем окисления жира, исходит от Штроля [326]. Эта идея столь проста и соблазнительна, что ее принимали даже компетентные биохимики [20].

Прежде всего все животные, окисляя жир, получают эквивалентный объем воды; почему же все они не могут жить в пустыне? Препятствие заключается в том, что для окисления жира необходим кислород. А для его получения нужно усилить вентиляцию легких. Но выдыхаемый воздух насыщен водяными парами, следовательно соответственно возрастает и расход воды. Количество же дополнительно испаряемой воды равно примерно тому объему, который образуется при окислении жира, а в очень сухом воздухе даже может превысить количество образовавшейся метаболической воды.

Т а б л и ц а 4

**Образование воды и рассчитанная величина легочного испарения в сухом воздухе при уровне обмена 10 000 ккал.**

Подвергается ли окислению жир или крахмал — испарение в легких превышает количество образуемой воды. Чистая водопотеря несколько выше при метаболизации жира

|           | Использованное вещество, кг | Окислительная вода, кг | O <sub>2</sub> , потраченный на окисление, л | Приблизительное испарение в легких, кг |
|-----------|-----------------------------|------------------------|--|--|
| Жир . . . | 1.06                        | 1.13                   | 2130   | 1.8                                    |
| Крахмал . | 2.39                        | 1.33                   | 1980   | 1.7                                    |

В этом можно убедиться путем самых простых расчетов (табл. 4). Допустим, что верблюд расходует 10 000 ккал. в сутки. Если бы вся эта энергия добывалась окислением крахмала, количество окислительной воды было бы больше, чем если субстратом служит жир. Кроме того, для окисления крахмала требуется меньше кислорода, следовательно в этом случае меньше было бы и испарение воды в легких. Если вдыхаемый воздух абсолютно сух, потеря воды через легкие в обоих случаях превзойдет образовавшуюся при окислении, но чистая потеря при окислении крахмала будет меньше.

Из этого простого расчета можно сделать следующие заключения: а) при данном уровне обмена крахмал дает больше окислительной воды, чем жир; б) при образовании воды используется дополнительно кислород; в связи с этим в легких увеличивается испарение, которое в сухом воздухе превышает количество образовавшейся воды; в) при окислении крахмала чистая потеря воды меньше, чем при окислении жира.

И все же, хотя горб ни прямо, ни косвенно не является водяным депо, его значение для верблюда очень велико. Верблюд, как и другие животные, несет свои энергетические резервы в виде жира. Жир освобождает больше энергии на единицу веса, чем другие пищевые вещества. Создается значительная экономия энергии при переносе ее запаса в наиболее легкой форме. Это особенно важно для животного, которое может оставаться без пищи длительное время.

### Есть ли у верблюда другие резервы воды?

Если горб и желудок не могут быть водными депо, нет ли у верблюда каких-либо иных резервов воды? Верблюда исследовали многие превосходные анатомы, и некоторые необычные структуры у него были найдены, но ни одной из них нельзя было приписать функцию депонирования воды. Для того чтобы иметь реальное значение, запасы воды должны присутствовать в таких количествах, что их трудно было бы не заметить. Но у многих верблюдов, которых я сам вскрывал, не было обнаружено никаких признаков воды в неожиданных местах или в необычных количествах.

Однако легко было бы посмотреть жидкость, если бы общее количество воды в теле животного было бы больше обычного, а концентрация солей в жидкостях тела соответственно меньше. Но доказательств для такого предположения нет. Определение у верблюдов общей воды антипириновым методом показало, что особых отличий от других млекопитающих у них не наблюдается [78]. В наших исследованиях в Сахаре мы не обнаружили каких-либо особенностей и в концентрации жидкостей внутренней среды верблюда. В недавнее время Макфарлан с моей группой работал в австралийских пустынях и получил аналогичные результаты, используя для определения общей воды тритиевый метод.

Остается одна последняя возможность. Пек предположил [247], что у верблюдов через несколько часов после питья возникает «физиологический подкожный отек», продолжающийся около 24 часов. Это наблюдалось у верблюдов, получавших излишек соли. В северной Африке, где я работал, мне не приходилось наблюдать отеков у верблюдов, за исключением одного случая. Одному из наших подопытных животных давали некоторое время

для питья только соленую воду. Через несколько дней он заметно прибавил в весе. Концентрация электролитов крови оставалась на обычном для верблюдов уровне, но общее количество воды, видимо, увеличилось. Он выглядел опухшим и отечным, и несомненно в его теле содержалось воды больше, чем обычно. Было ли это ему полезно — это, конечно, другой вопрос. Так как начальная концентрация крови у этого верблюда не отличалась от таковой у других, потеря воды при испарении могла бы привести к повышению концентрации. Поскольку повышение концентрации солей вредно само по себе, такое животное не могло бы находиться в лучшем положении, чем другие. Есть, вероятно, смысл провести дальнейшие исследования отношения между потреблением солей и воды у верблюдов в условиях развивающейся дегидратации.

## ПРОБЛЕМЫ ТЕПЛА

### Температура тела верблюда

Давно было известно, что температура тела верблюдов очень непостоянна, поэтому сложилось мнение, что терморегуляторный механизм у этого животного весьма грубый [84, 310]. На деле же оказалось, что вариабельность температуры у верблюда даже больше, чем об этом сообщалось ранее, но в то же время она регулируется значительно лучше, чем это предполагали. Может показаться, что в подобного рода утверждении имеется противоречие, потому что мы привыкли считать идеальной теплорегуляцию человека, с его способностью поддерживать температуру тела на весьма постоянном уровне. Но, как мы увидим ниже, повышение температуры тела дает для животного пустыни заметные преимущества.

Когда мы говорим о «температуре тела», мы обычно имеем в виду не среднюю температуру тела, а, скорее, какую-то предполагаемую среднюю температуру в глубоких частях. Обычно измеряют глубокую ректальную температуру, которая в пределах нескольких десятых градуса соответствует температуре глубин тела.

Покойный Х. С. Бейзет, один из старых крупнейших знатоков по вопросам температуры, характеризовал термин «температура тела» как неправильный [40]. Действительно, установить истинную среднюю температуру хоть и желательно, но практически почти невозможно. Кожа почти всегда холоднее глубоких частей, и температурные градиенты распространяются внутрь от поверхности кожи на различную глубину. При низкой температуре внешней среды эти градиенты могут увеличиваться и значительная масса тела может быть более холодной, чем его «центр». Прием, использованный Хартом для определения средней температуры мыши, заключался в том, что животное убивалось и сразу количество тепла в нем определялось в соответствующем калориметре [146].

Такой радикальный метод практически не применим для крупных животных, но так как для наших рассуждений нам нужно только приблизительное определение содержания тепла, мы можем допустить, что температура «центральных» частей организма с достаточной точностью отражает «температуру тела», и ректальная температура, определить которую возможно с нехитрой техникой, может быть использована как достаточное приближение.

Мы обнаружили, что зимой у верблюдов в Сахаре суточная ректальная температура варьирует в пределах  $2^{\circ}\text{C}$  — от  $36$  до  $38^{\circ}\text{C}$ . В это время года температура воздуха колеблется приблизительно от точки замерзания до  $+20^{\circ}\text{C}$ . При этом мы установили, что суточные колебания температуры тела верблюда имеют регулярный, циклический характер и что эти циклы совершенно независимы от изменений погоды, ветра, солнца, дождя и проч.

Одним из оснований, по которому верблюд получил репутацию животного с плохой терморегуляцией, явилось то, что Сержан [310] обнаружил у верблюда после дождливых холодных ночей низкую ректальную температуру, порядка  $34$ — $35^{\circ}\text{C}$ . Действительно, в пустыне очень холодно, когда температура приближается к нулю и дождь с ветром еще больше усиливает стужу. Однако в трех случаях, когда мы испытывали влияние такой погоды, мы не наблюдали, что она особо действовала на наших верблюдов. Они поддерживали нормальную температуру тела, характерную для времени суток, когда она измерялась. У нас нет оснований сомневаться в данных Сержана, опытного исследователя из института Пастера; мы можем только сказать, что наши верблюды вели себя иначе.

Летом вариации ректальной температуры были много больше, причем более низкая температура наблюдалась обычно утром, а высокая — в полдень. Утренние температуры обычно были  $34$ — $35^{\circ}\text{C}$ , а вечерние — около  $40^{\circ}$  или выше. Наибольшие суточные изменения, которые мы наблюдали у одного из животных, были в 8 часов утра —  $34.5^{\circ}$ , а в 19 часов —  $40.7^{\circ}$ ; т. е. за 11 часов температура поднялась на  $6.2^{\circ}\text{C}$ .

Несколько раз мы наблюдали, что ректальная температура у верблюда снижалась особенно быстро около 6 часов утра. До этого момента кожа была прохладной, но она внезапно теплела, когда ректальная температура начинала падать. Падение ректальной температуры нельзя было объяснить внешним охлаждением, потому что к этому времени температура воздуха и солнечной радиации уже начинала подниматься. Более вероятно, что снижение вызывалось внезапным расширением сосудов, в результате которого охлажденная периферическая кровь устремлялась к глубоким частям. Если это правильно, то это значит, что верблюд с особой эффективностью использует охлаждающее воздействие

среды и что минимальный уровень температуры тела прекрасно регулируется.

На рис. 8 представлены две типичные записи температуры. Особо бросается в глаза то, что у животного, лишенного питьевой воды, температурные колебания значительно более выражены. При ежедневном поении суточные колебания составляли примерно  $2^{\circ}\text{C}$ , т. е. столько же, сколько и зимой. Если же животные лиша-

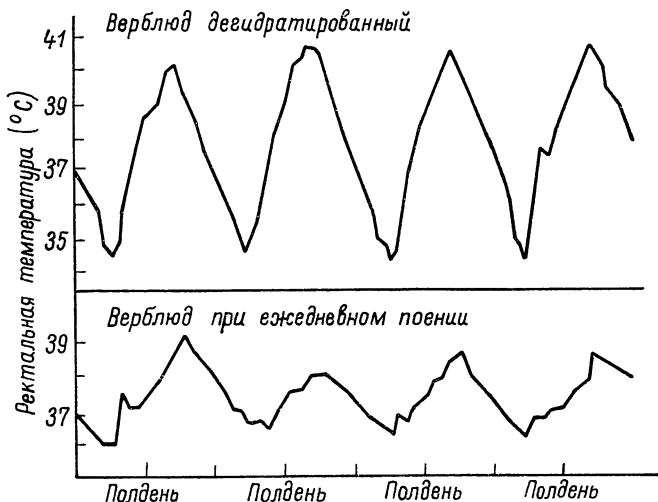


Рис. 8. Если верблюд лишен питьевой воды, то ректальная температура может обнаружить суточные колебания, достигающие до  $5-6^{\circ}$ . Если же его поить ежедневно, эти колебания будут много меньше. Из: Шмидт-Нильсен и др. [304].

лись воды, температура не только значительно повышалась днем, но снижался и ее утренний минимум, как это можно видеть на верхнем графике.

Летальная температура для верблюда не известна, но ни в одном случае мы не наблюдали повышения ректальной температуры сверх  $40.7^{\circ}\text{C}$ . Это, видимо, близко к пределу, который не может быть превышен без вреда, и, по всей вероятности, верблюд не может переносить значительное дальнейшее повышение температуры. У человека верхний совместимый с жизнью предел — около  $42^{\circ}\text{C}$  для мозга [40]. Эффект высоких температур зависит от их продолжительности, и возможно, что длительное действие температуры  $41^{\circ}\text{C}$  может быть опасно и близко к пределу, допустимому для человека. Мы никогда не наблюдали у верблюдов повышения температуры сверх  $40.7^{\circ}\text{C}$ , несмотря на то что летом в Сахаре внешняя температура все повышается и повышается. Это заставляет предполагать о наличии у животных очень хорошо

регулируемого верхнего предела и что дальнейшее повышение предотвращается путем усиления теплоотдачи. Было бы исключительно интересно получить дополнительные сведения о выносливости верблюда к повышению температуры тела, так как возможности подобных исследований в странах, где верблюд является обычным объектом, улучшились, мы можем ожидать тщательных и критических исследований, которые дадут значительные результаты.

**Преимущества колеблющейся температуры тела.** Если внутренняя температура остается постоянной, то при взаимодействии организма с внешним теплом все поступающее в организм тепло должно рассеиваться путем испарения воды. Напротив того, если температура тела при этом поднимается, все тепло, которое пошло на согревание тела, можно рассматривать как депонированное. Значение такой аккумуляции тепла можно проиллюстрировать следующим примером. Если средняя температура верблюда весом в 500 кг повысится на  $6^{\circ}\text{C}$ , то это будет означать аккумулялирование 2500 ккал. (при удельной теплоемкости  $\approx 0.8$ ), а рассеивание этого тепла путем испарения потребовало бы затраты почти 5 л воды. Вместо того это тепло рассеивается в течение прохладной ночи путем проведения и радиации, без дополнительной затраты воды.

Таким образом, повышение температуры тела во время повышенного теплового воздействия следует рассматривать как средство депонирования тепла, до тех пор, пока оно не сможет быть выделено без расхода воды. Если утренняя температура тела особо низка, это повышает количество тепла, которое может быть депонировано, и отодвигается момент, когда будет превзойден предел температурной выносливости и когда необходимо использовать воду, чтобы предупредить дальнейшее повышение температуры.

Дневное повышение температуры тела имеет еще и иное преимущество. Приток тепла из внешней среды в относительно «холодное» тело зависит от разности температур, и если эта разность уменьшается, приток снижается. Следовательно, повышение температуры тела верблюда более чем до  $40^{\circ}\text{C}$  будет сопровождаться значительным уменьшением притока тепла извне. Точное определение размеров этого снижения тепловой нагрузки и количества воды, которое в связи с этим экономится, сделать невозможно, так как трудно установить интегральную внешнюю температуру и точно учесть все условия поступления тепла в организм извне.

Когда человек и собака реагируют на дегидратацию повышением температуры тела, то это рассматривается как выражение неадекватности периферического кровообращения, вследствие чего тепло перестает переноситься к поверхности тела в нужном количестве [9, 70]. Подтверждением этого является снижение эффективности работы сердца у человека (стр. 22) и повышение ректальной температуры примерно на  $2^{\circ}\text{C}$ , когда дегидратация



достигает 10% веса тела. У верблюда повышение температуры тела, видимо, не является признаком расстройтва теплоотдачи, а в этом выявляется активно регулируемое свойство механизма по сохранению воды.

Влияет ли температура тела на величину обмена? В определенных пределах уровень многих физиологических процессов повышается вместе с температурой. Изменения, которые происходят при повышении температуры на  $10^{\circ}\text{C}$ , обозначаются как  $Q_{10}$ . Если повышение интенсивности данного процесса двухкратное,  $Q_{10}=2$ , если температура повышается в 2.5 раза, то  $Q_{10}$  становится равным 2.5, и т. д. Обычно этому эффекту у млекопитающих уделяют мало внимания, потому что температура их тела остается почти постоянной. Однако — это обычный температурный эффект, причем значение  $Q_{10}$  для человека составляет 2.3—2.9<sup>1</sup> [67, 110].

Если для верблюда значение  $Q_{10}$  было бы таким же, как для человека, обмен должен был бы нарастать у него с утра до полудня при повышении температуры тела на  $6^{\circ}\text{C}$  приблизительно на 65—90%. А priori можно предположить, что такое повышение обмена маловероятно. Во-первых, усиление обмена привело бы к истощению энергетических резервов, и, во-вторых, оно увеличивало бы образование тепла как раз во время высокой температуры, когда дополнительная тепловая нагрузка особенно нежелательна. В новейших исследованиях на верблюдах в Австралии, совместно с Хаммелем, Роусоном и Кроуфордом, мы установили, что  $Q_{10}$  для обмена у верблюда составляет величину порядка 2. Другими словами, обмен верблюда обладает нормальной температурной чувствительностью и не подавляется при высокой температуре.

### Мех как тепловой барьер

Количество тепла, проникающее в организм из «горячей» среды, зависит от свойств покрова, изолирующего поверхность тела. Как мы ранее видели в главе, посвященной человеку, даже легкая одежда снижает степень перегревания и обеспечивает значительную экономию воды, расходуемой для теплоотдачи (стр. 29). Мех животного может играть аналогичную роль барьера против внешнего тепла. Так как его изолирующая ценность выше, чем легкой одежды человека, шерстный покров создает значительные преимущества для экономии воды.

---

<sup>1</sup> Для вычисления  $Q_{10}$ , конечно, нет необходимости в сдвиге температуры на  $10^{\circ}$ . Меньшие температурные интервалы также могут быть использованы для расчета  $Q_{10}$ . Если температурный интервал очень мал, точность расчета соответственно снижается, — отсюда некоторая неуверенность в определении величины  $Q_{10}$  для человека.

Нередко утверждали, что верблюд весной теряет весь свой мех и становится голым, как «ошпаренная свинья». В зоологических садах весной я видел облезлых верблюдов с большими участками кожи, лишенными шерсти, но в пустыне я никогда не видел ничего подобного. Хотя верблюд и теряет шерсть весной, но под ней остается очень толстый и густой летний мех. Мех верблюда очень толстый, но так как арабы обычно стригут своих верблюдов для получения шерсти, о характере нормального летнего меха верблюда трудно судить. Одно из моих животных я выдержал всю зиму, и наблюдал, как происходит линька зимнего меха в течение продолжительного периода весной. Когда же пришло лето, толщина его меха была около 30 мм на боках, постепенно утолщаясь в сторону спины, до 50—65 мм к средней линии, и 110 мм на горбе, где часть толстых волос достигала 140 мм длины. На брюшной поверхности и на большей части ног кожа была покрыта коротким прямым волосом 15—20 мм длиной.

Это было единственное животное, у которого я смог сделать точные промеры естественного шерстного покрова. Другой верблюд, которого я купил в начале марта, привлек меня потому, что был еще нестрижен. Кочевник, который мне его продал, заявил, не объясняя причин, что он не сможет отдать мне его раньше чем через два дня. Все стало совершенно ясным, когда через два дня он привел мне животное, прекрасный мех которого оказался выстриженным. Мои жалобы мало помогли бы, потому что арабы вообще неохотно продавали своих верблюдов. Однако это стриженое животное, крупный самец, оказалось мне очень полезным, послужив контролем для оценки изолирующей, барьерной роли меха у другого животного.

Стриженный верблюд сохранил мех толщиной от 0.5 до 1.0 см, но расход воды у него оказался на 50% больше, чем у животного, сохранившего свой натуральный мех. (Общий расход воды был 3.0 л в день на 100 кг веса тела у стриженного верблюда и 2.0 л у другого). Чтобы убедиться, что эта разница действительно связана с наличием меха, а не зависит от индивидуальных различий животных, мы остригли нестриженого верблюда. Тут я понял, почему моему другу-арабу потребовалось двое суток для выполнения этой работы. Когда я начал работать электрической машинкой, предназначенной для стрижки верблюдов, ее моментально заело песком, забившимся в густой подшерсток, прилежащий к коже.

После нескольких попыток машинка оказалась совершенно бесполезной, и я приступил к выполнению утомительной задачи: целиком остричь верблюда лабораторными ножницами. К счастью, я одинаково свободно владею обеими руками, потому волдыри равномерно распределились между правой и левой рукой. Животное после стрижки не выглядело чрезмерно красивым, но результат меня вполне удовлетворил: испарение теперь возросло до того же

уровня, что и у другого верблюда, чем было ясно доказано, что исходная разница зависела от наличия меха (рис. 9).

Есть, конечно, предел, выше которого утолщение изолирующего мехового слоя перестает быть полезным для животного. Хотя усиление изоляции и снижает поступление тепла извне, но с какого-то момента она начинает мешать и теплоотдаче. Величайшее биологическое значение имел бы мех такой толщины, при которой обеспечивалось бы максимальное снижение поступления

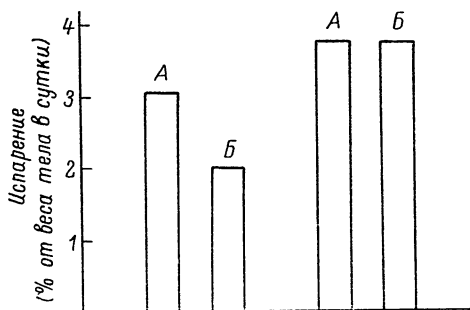


Рис. 9. Летом остриженный верблюд (А) испаряет на 50% больше воды, чем покрытый шерстью (Б), — левая диаграмма. Когда второй верблюд был также острижен — правая диаграмма, — его испарение увеличилось до того же уровня, что и у первого. Это значит, что исходная разница была обусловлена наличием меха. (Разница между уровнем испарения на правой и левой диаграммах связана с повышением внешней температуры). Из: Шмидт-Нильсен и др. [301].

Тогда наиболее низкая температура приходится на поверхность кожи, куда тепло будет устремляться как изнутри тела, так и снаружи, из воздуха. Количество тепла, приносимого обоими потоками, будет обратно пропорционально изоляционным качествам эпидермиса и меха. В подобной системе толстый слой меха создает несомненные преимущества, являясь барьером против внешнего тепла, до тех пор пока он не будет создавать препятствия для прохождения водяных паров от поверхности кожи. Тонкая, сильно васкуляризованная кожа будет выгодной, потому что она сможет легко допускать поток тепла от глубоких частей через эпидермис к ее поверхности, где происходит испарение.

Напротив, если мех смачивается и испарение совершается на его внешней поверхности, то возникает ситуация, показанная на правой половине рис. 10. Тепло теперь связывается испарением на внешней поверхности меха, и потому метаболическое тепло должно проникать не только сквозь кожу, но и через увлажненный

тепла из внешней среды, но не возникало препятствия для рассеивания метаболического тепла.

В этой связи для экономии воды важно также, промачивается ли мех потом насквозь или он испаряется у поверхности кожи, под мехом, проникая затем через его толщу в виде водяных паров. Так как связывание тепла происходит в момент превращения воды в пар, то испарение пота непосредственно на коже, без смачивания меха, имеет несомненное преимущество. Диаграмма слева на рис. 10 соответствует условию, когда вода испаряется непосредственно на коже.

мех, а поверхность шерсти должна иметь температуру более низкую, чем поверхность кожи. Величайший недостаток такой ситуации заключается в том, что теперь отсутствует изоляция между внешней средой и наиболее охлаждаемой частью системы, и поток тепла из воздуха к поверхности, где происходит испарение, колоссально возрастает.

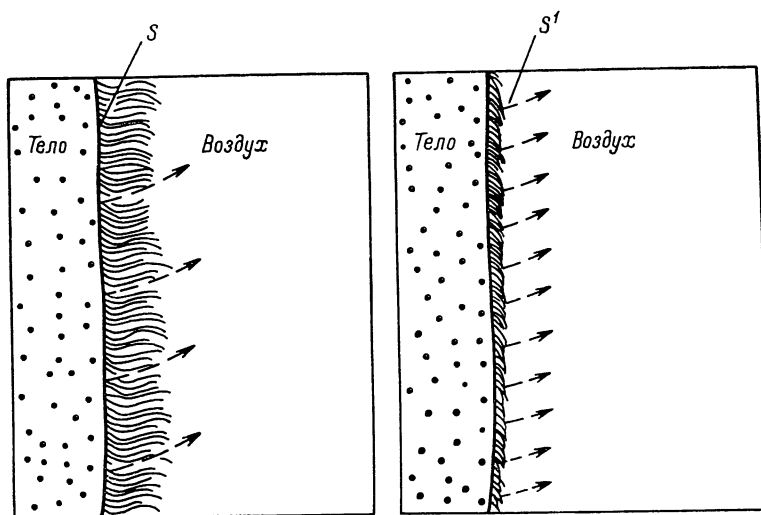


Рис. 10. Упрощенные диаграммы температурных градиентов кожа—поверхность меха у верблюда. Они показывают значение испарения в условиях, когда пот не смачивает шерсть. Прерывистые стрелки — испарение. Слева: если вода испаряется с поверхности кожи ( $S$ ), последняя становится наиболее охлажденной частью системы; изолирующий сухой мех располагается между прохладной поверхностью кожи и горячим воздухом, и в результате приток тепла из окружающей среды снижается. Справа: если мех промокает и испарение происходит с его увлажненной поверхности ( $S^1$ ), поверхность испарения соприкасается непосредственно с нагретым воздухом; кроме того, поток тепла от тела встречает теперь препятствие в виде слоя меха — значит, для поддержания необходимого уровня теплоотдачи приходится тратить значительно больше воды.

Многokrатно сообщалось, что верблюды не потеют, но это ошибка. Верблюды имеют потовые железы, но выделяют пота ровно столько, сколько нужно для теплоотдачи. С точки зрения экономии воды лучше всего, когда пот целиком испаряется у поверхности кожи, а мех остается сухим. Верблюд обыкновенно не выделяет видимого пота, но если для испарения создается искусственная помеха, например под вьючным седлом, кожа и шерсть в жаркий день становятся совершенно мокрыми.

Этот же принцип, касающийся поверхности, с которой испаряется вода, приложим и к человеку. Чрезмерное потоотделение

мало экономично, но человек мало или вовсе не контролирует уровень потоотделения. Однако значительная экономия достигается при использовании свободной одежды, под которой воздух легко циркулирует, а пот испаряется с поверхности кожи. Такой костюм лучше, чем плотно прилегающее платье, промокающее потом, который испаряется с лицевой поверхности одежды.

Выше уже говорилось об известном значении тонкой, хорошо васкуляризованной кожи, сквозь которую метаболическое тепло легко переходит к ее поверхности, где рассеивается испарением. Слой подкожного жира мог бы препятствовать проведению тепла к поверхности. Возможно, что расположение основного жирового депо верблюда в ткани горба вместо более равномерного распределения жира под кожей имеет значение для теплоотдачи. Подобное же распределение жира имеется и у других тепловыносливых животных, например у индийского скота (брахманский, зебу) и у жирнохвостых овец. Может быть, и готтентотские женщины, у которых отложение жира на ягодицах рассматривается как символ красоты, получают известную выгоду в более легком прохождении тепла через кожу поверхности тела?

### Вычисление количества тепла, поступающего извне

Выше мы уже не раз говорили о трудностях, с которыми связана количественная оценка тепла, поступающего из внешней среды. Определение внешней тепловой нагрузки потребовало бы точного учета всех каналов теплового обмена. С какими же трудностями это связано?

Прежде всего как уровень обмена, так и температура кожи животного варьируют. Отдельные области кожи в разные моменты могут по-разному контактировать с внешней средой или менять свое положение по отношению к внешней среде. Кожа покрыта мехом, и даже если теплопроводность шерсти известна, толщина шерстного покрова может быть различной на разных участках поверхности тела. Кроме того, окраска шерсти также может быть различной в разных местах, следовательно, будет варьировать и степень поглощения радиационного тепла. Температура поверхности меха на спине верблюда на солнце может достигать  $70-80^{\circ}\text{C}$  [301], тогда как прилегающая поверхность кожи нагрета примерно до  $40^{\circ}$ . Это значит, что между поверхностью меха и кожей создается градиент более чем  $30^{\circ}$ . Если мы теперь воспользуемся этими данными, чтобы попытаться рассчитать поток тепла, нужно еще знать толщину шерстного покрова. Но какова его геометрическая поверхность? Радиометр, используемый для определения поверхностной температуры, «видит» лишь некую интегрированную поверхность, форму, геометрический план которой надлежит уточнить. Надо принять, кроме того, во внимание характер шерстного покрова, его цвет, угол наклона к солнечным лучам и отно-

сительно радиации от почвы, которая все время меняется. Если верблюд ложится, часть его мехового покрова приходит в соприкосновение с почвой, которая может быть или теплее, или холоднее тела, и кроме того, верблюд, когда ложится, проминает, сдавливает своим весом поверхностный слой почвы, и в результате его теплопроводность также меняется.

Таким образом, тепловая нагрузка из внешней среды определяется многими факторами, непрерывно меняющимися в течение суток. Солнечная радиация происходит из «точечного источника», и количество калорий, падающих на 1 см<sup>2</sup>, легко измерить. Оно остается относительно постоянным в течение нескольких часов в середине дня, при условии, что небо чистое.

Рассеянная радиация — это иное явление; она может меняться в течение дня, становиться положительной или отрицательной в зависимости от атмосферных условий и облачности. Радиация от нагретой почвы (отраженная радиация) будет меняться в зависимости от температуры поверхности почвы, и, конечно, отраженная радиация варьирует и в зависимости от интенсивности солнечной радиации, от ее угла.

Обмен с воздухом путем теплопроводности варьирует в наибольшей степени. Если температура воздуха выше, чем температура тела, поток тепла будет устремляться из воздуха к поверхности тела. Движение воздуха будет увеличивать количество транспортированного тепла. Это как будто противоречит обыденному опыту, который говорит, что движение воздуха охлаждает. Подобное ощущение, однако, объясняется тем, что при влажной коже движение воздуха усиливает испарение, и на ветерке испытываешь приятную прохладу. Если же кожа суха, что нередко бывает в пустыне, движение воздуха воспринимается как неприятное усиление жары. Сильные ветры в жаркий день в пустыне особенно тягостны, и человек инстинктивно ищет защиты, укутываясь в широкую, неплотно прилегающую одежду, которая снижает тепловую нагрузку.<sup>2</sup>

Трудности количественного учета теплообмена организма с внешней средой настолько велики, что это можно сделать для человека лишь применительно к условиям лабораторного эксперимента, где температура воздуха и радиационный режим можно поддерживать на одном и том же постоянном уровне. Это позволяет

---

<sup>2</sup> Во влажных тропиках положение иное. В то время как в жаркой пустыне при 40° С относительная влажность составляет около 10%, в тропиках при температуре 34° она доходит до 85%. Тепловое напряжение одно и то же, но климат влажных тропиков переносится тяжелее, так как кожа в условиях высокой влажности остается все время мокрой. Если подымается легкий ветерок, испарение усиливается; кроме того, воздух чуть холоднее, чем кожа (температура которой может достигать 35° С у человека, сохраняющего тепловой баланс), и потому движение воздуха приносит ощущение приятной прохлады.

составить ясное представление о трудностях, которые возникают при исследовании в природных условиях, со всей их сложностью и непрерывной изменчивостью. Если задача неразрешима, зачем же тогда все это пространное предисловие? Однако дело заключается в том, что мы имеем возможность хотя и косвенным путем, но с достаточной точностью подойти к определению притока тепла извне путем измерения объема испарения.

В табл. 5 суммированы некоторые данные по верблюду, который в начале лета находился в Сахаре и которого поили ежедневно, за исключением периода в 17 дней. Приход и расход воды точно учитывался, и мы обнаружили, что верблюд теряет с испарением много меньше воды, когда он дегидратирован, чем при ежедневном поении. Как мы видели, объем испарения соответствует рассеянию тепла, независимо от того, возникает ли оно метаболически или поступает в организм из внешней среды. Если условия последней остаются неизменными, каким образом верблюд может снизить величину испарения? Ведь это означало бы, что он как-то уменьшает приток тепла извне. Обратимся к данным таблицы.

Т а б л и ц а 5

Суточный расход воды у верблюда (последняя колонка) много меньше, если животное лишено воды

Другие колонки этой таблицы представляют детальный перечень по различным статьям водного баланса. Все цифры — литры на 100 кг веса тела

|                       | Суточный приход |              |                |       | Суточный расход |      |                |       |
|-----------------------|-----------------|--------------|----------------|-------|-----------------|------|----------------|-------|
|                       | выпито          | в кор-<br>ме | окисле-<br>ние | всего | кал             | моча | испа-<br>рение | всего |
| 29 мая—5 июня с водой | 4.46            | 0.05         | 0.21           | 4.72  | 0.38            | 0.34 | 4.00           | 4.72  |
| 5—22 июня без воды    | 1.99*           | 0.05         | 0.21           | 2.25* | 0.30            | 0.52 | 1.43           | 2.25  |
| 22—27 июня с водой    | 4.59            | 0.05         | 0.22           | 4.86  | 0.30            | 0.37 | 4.19           | 4.86  |

\* Среднесуточное потребление воды в периоде лишения воды исчислено с учетом того, что животному в конце периода давалась вода для восполнения создавшегося дефицита [301].

Тепло поступает извне только в дневную жару. Ночью нет нужды тратить воду на охлаждение путем испарения. Однако обязательное испарение через кожу и легкие будет продолжаться, вероятно, на том же основном уровне, что и зимой. Таким образом, для определения доли испарения, связанного с терморегуляцией, из величины общей суточной затраты на испарение следует вычесть ночное (т. е. не связанное с терморегуляцией) испарение. Измерения температуры показывают, что дневная тепловая нагрузка длится около 10 часов. У дегидратированного верблюда испаре-

ние за 24 часа (1.43% к весу тела) должно, следовательно, быть уменьшено на величину 14-часового обязательного испарения (0.36% к весу тела), давая 1.07% веса тела как испарение, связанное с отдачей тепла. У гидратированного верблюда соответствующие величины равны: испарение за сутки — 4.10%, 14-часовая обязательная потеря — 0.51%; следовательно, вода, равная 3.59% веса тела, используется для рассеивания тепла в дневные часы. Верблюд, на котором были проведены эти определения, весил 260 кг, следовательно, при даче воды животное рассеивало путем испарения 5420 ккал. и при сухоядении — 1620 ккал. Таким образом, расход воды на теплоотдачу снижался на  $\frac{2}{3}$ , когда верблюда лишали питьевой воды. В какой степени это связано с фактическим снижением притока тепла извне и какую роль играет здесь депонирование тепла в результате повышения температуры тела?

Количество тепла, задерживаемого в теле, легко подсчитать исходя из повышения ректальной температуры, которое составляло  $2.1^{\circ}\text{C}$  при поении и  $6^{\circ}$  при дегидратации верблюда. Удельная теплоемкость животных равна около 0.8, и при весе верблюда 260 кг депонированное тепло составляло 440 ккал. у гидратированного и 1250 ккал. при дегидратации верблюда.

Так как общий приход тепла может быть выражен как сумма депонированного и рассеянного тепла, мы получим 5860 ккал. при питье и 2870 при дегидратации (рис. 11); другими словами, верблюд, когда он лишен питьевой воды, снижает интенсивность потока тепла извне примерно наполовину. По крайней мере часть этого снижения обусловлена уменьшением температурного градиента внешняя среда—тело, когда температура последнего повышается. Хотя это, вероятно, наиболее существенный фактор снижения поступающего извне потока тепла в условиях дегидратации, он не является единственным. Дегидратированный верблюд стремится принять такую позу, чтобы непосредственная солнечная радиация воздействовала на возможно меньшую поверхность тела. Он ложится на землю, поджимая ноги под себя, обычно головой к солнцу (хорошо гидратированное животное в жаркий день часто растягивается на земле), ориентируя тело по длине параллельно направлению лучей солнца, оставаясь на одном и том же месте с раннего утра, меняя только ориентацию тела по отношению к солнцу, по мере его перемещения. Видимо, то, что он укладывается на место с утра, пока почва еще не нагрелась, имеет важное значение. Если бы верблюд менял места лежки среди дня, приток тепла от почвы мог бы стать очень значительным. Все эти особенности поведения обеспечивают определенную экономию воды на испарение, в дополнение к тому, что дает повышение температуры тела и наличие изолирующего слоя шерсти.

Одну очень интересную подробность в поведении верблюдов наблюдала Пилтерс [261]. Она видела летом в Сахаре, как верблюды в наиболее жаркие часы укладываются на землю малень-



кими группами, плотно прижавшись один к другому. Несомненно, что приток тепла от соседа к соседу меньше (он равен 0, если температура верблюдов одинакова), чем извне, когда обращенные к солнцу поверхности нагреваются до 70—80° С. Можно сказать,

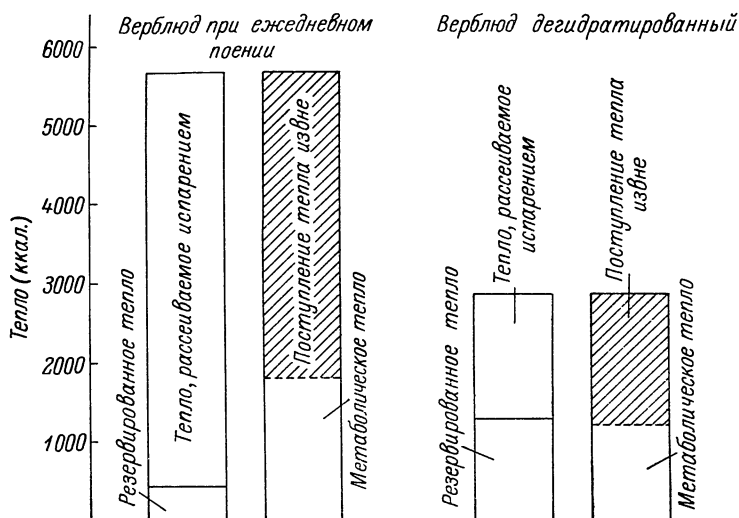


Рис. 11. Внешнюю тепловую нагрузку верблюда трудно измерить непосредственно, но ее можно подсчитать как разницу между общей тепловой нагрузкой и продукцией метаболического тепла. Общая тепловая нагрузка может быть определена как сумма тепла депонированного и рассеянного путем испарения (левые белые столбики). Количество метаболического тепла (белая часть правых столбиков) может быть вычтено из целого, и тогда останется внешняя тепловая нагрузка (затемненная часть). У дегидратированного животного (справа) внешняя тепловая нагрузка много меньше, чем у верблюда, которого поят ежедневно (слева). Из: [301].

что такая группа верблюдов представляет как бы гигантский общественный организм, в котором сводится к минимуму поверхность, через которую может поступать тепло извне. Аналогичный принцип, но в его обратном значении используют молодые пингины, сбиваясь в группы из нескольких сотен особей в «детских садах» во льдах Антарктики, снижая таким образом потери тепла [266].

## ГЛАВНЫЕ КАНАЛЫ РАСХОДА ВОДЫ

### Потоотделение или терморегуляторная одышка

Для рассеивания тепла путем испарения воды используются различные физиологические механизмы. Человек, например, выделяет пот кожными железами. Некоторые животные (наиболее

известный пример такого рода — собака) испаряют воду с влажного языка, полости рта и с верхних дыхательных путей.

Многие жвачные, например крупный рогатый скот и овцы, применяют для терморегуляции оба способа. Как ведет себя верблюд? В прохладные утренние часы частота дыхания у него варьирует от 6 до 11 вдохов, в среднем 8 в минуту. В жаркий полдень дыхание учащается до 8—18 в минуту, или в среднем 16. Глубина дыхания, по-видимому, существенно не меняется, и, вероятно, наблюдаемые небольшие изменения частоты дыхания никакого терморегуляторного значения не имеют. Для того чтобы одышка приобрела значение эффективного способа теплоотдачи, частота дыхания должна увеличиться гораздо сильнее. У крупного рогатого скота в жару она достигает 250 дыханий в минуту [122], а у собаки, для которой одышка — единственный способ терморегуляции, частота дыхания доходит до 300—400 вдохов в минуту [150].

Незначительное учащение дыхания у верблюда примерно того же порядка или чуть меньше, чем это наблюдается у человека. Робинсон нашел, что при выполнении человеком работы при постоянной нагрузке, в очень жаркой атмосфере подъем ректальной температуры на каждый градус отвечает увеличению легочной вентиляции у того же человека, выполняющего такую же работу в условиях прохлады [282]. Это увеличение легочной вентиляции не имеет никакого терморегуляторного значения. Бэйзетт [40] указывает, что респираторная реакция человека, которая резко выражена при подъеме температуры и выравнивается при постоянной температуре, не обнаруживает никаких признаков прямой связи с механизмами охлаждения. Она совершенно отлична по характеру от тепловой одышки животных.

Совершенно очевидно, что верблюд должен потеть. Хотя и общалось, что у верблюда нет потовых желез [199], но это было опровергнуто. Потовые железы распределены у него по всей поверхности тела [194], и пробы с индикаторной бумагой, приложенной к поверхности выбритой кожи, обнаруживают многочисленные отверстия потовых желез, выделяющих пот при воздействии тепла на животное. Пот испаряется на коже под мехом, поэтому видимое потоотделение отсутствует или мало выражено, если только испарению не препятствуют складки кожи или подушка седла.

### Функция почек

**Объем мочи.** Количественные данные о функции почек и образовании мочи у верблюдов чрезвычайно ограничены. Немногие имеющиеся наблюдения показывают, что объем мочи может быть очень малым, но данные, которые могли бы послужить для количественной оценки роли почки в водном балансе, отсутствуют. Необходимо систематически и детально исследовать общий

водный и энергетический баланс у верблюдов в точно контролируемых условиях, подобно тому как это сделано для других домашних животных. Сейчас в странах, где верблюд является важнейшим домашним животным, возможности для таких исследований улучшаются, и они несомненно будут предприняты. В настоящее же время нам остается как можно лучше использовать те немногие наблюдения, результаты которых были опубликованы.

Как и у других млекопитающих, количество мочи у верблюда может значительно варьировать. Зимой, когда растительность зеленая и сочная, с кормом вводится много воды и диурез соответственно повышается. В это время года вода мало или совсем не расходуется на терморегуляцию, и ее излишки удаляются почками. Объем мочи, таким образом, зависит от содержания воды в корме, и прежде всего от того, сколько верблюд съедает корма. Судя по единичным наблюдениям, в это время диурез у верблюда достигает 7 л в день, т. е. несколько меньше, чем у обычной молочной коровы на пастбище [299].

Емкость мочевого пузыря верблюда очень мала, и при высоком диурезе он мочится часто. При спонтанном опорожнении пузыря объем мочи варьирует от нескольких миллилитров до нескольких сот миллилитров. Из общего количества в 299 проб мочи, которые мы собрали у одного верблюда, только одна проба превысила 400 мл, а наибольшая из когда-либо собранных нами проб равнялась 450 мл, что, по-видимому, соответствует максимальной физиологической емкости пузыря. Мочится верблюд необычным путем. Самец имеет препуциальную складку, благодаря которой при мочеиспускании струя направляется назад, как у самки. У обоих полов опорожнение пузыря происходит в положении стоя, причем ритмическое открытие и замыкание сфинктера пузыря обуславливает выделение мочи пульсирующей струйкой. Мочеиспускание происходит относительно медленно и занимает время, в несколько раз большее, чем у человека. Сомнительно, имеет ли такой замедленный акт мочеиспускания какое-либо специальное значение.

Количество мочи, зарегистрированное у многих верблюдов в Марокко, составляло от 1.5 до 5 л в сутки. Эти верблюды кормились и пили «нормально», что для большинства случаев означает нерегулярность, и найденные вариации диуреза не являются неожиданными [78]. Самые низкие объемы мочи, около 1.5 л в сутки, были найдены у верблюдов, не получавших воду для питья [78]. Верблюды, использованные в этих наблюдениях, весили от 400 до 500 кг. У верблюдов при разных режимах пастбы и поения объемы выделяемой мочи колебались от 8 л зимой до 0.5 л летом [200]. Один из верблюдов в течение целой недели выделял в среднем 0.9 л мочи в день, хотя мог пить без ограничения [200]. У верблюдов на пастбище в алжирской Сахаре суточный объем мочи колебался от 1 до 4 л. К сожалению, в этих исследованиях нет данных о ночных мочеиспусканиях, неизвестно, измерялась ли ночная моча [261].

Наших лабораторных верблюдов в Сахаре мы кормили финиками и сухим сеном из травы, собранной вручную между песчаными дюнами. Верблюд весом 300 кг при ежедневном поении выделял за сутки в среднем  $\frac{3}{4}$  л мочи. Если его лишали воды, диурез снижался менее чем до  $\frac{1}{2}$  л. Это примерно столько же, сколько минимально выделяет человек, хотя верблюд весит в 4 раза больше. Диурез может быть увеличен при добавлении избытка поваренной соли в корм, достигая 1 л даже в условиях дегидратации [299].

Чрезвычайно трудно дать интерпретацию этим ограниченным данным. Во всяком случае малая емкость мочевого пузыря свидетельствует, что в нормальных условиях большие количества мочи не образуются. Немногие сведения, которые имеются о количестве образуемой мочи, показывают, что расход воды на образование мочи может быть низким. Более полное представление о способности почек верблюда экономить воду можно получить из данных по максимальной концентрации продуктов экскреции в моче.

**К о н ц е н т р а ц и я м о ч и.** Высокая концентрация солей в моче не только позволяет животному ограничиваться малыми количествами воды для их экскреции, но также пить воду с относительно высоким содержанием солей. Имеются многочисленные сообщения о том, что верблюды могут есть сочные растения в пересохших руслах потоков — вади. Эти растения часто содержат очень много солей. Несколько анализов, которые мы проделали в марте и апреле, показали, что концентрация их, в особенности натрия, была очень высокой. В двух видах растений хлориды были относительно низки, но их заменяла щавелевая кислота, которая обнаруживалась в количествах, заведомо высоко токсичных для крупного рогатого скота и овец. В отличие от других растений пустыни флора вади не засыхает летом; если бы это происходило, растения содержали бы массу кристаллов солей. Но и в невысохших растениях концентрация солей много выше, чем в морской воде.

Говорят, что верблюды могут пить соленую или горькую воду, токсичную для человека и других животных [74]. «Горькая» вода обычно содержит относительно много сульфатов, а иногда также и магниевых солей. Такая вода действует на человека как слабительное, даже если содержание солей в ней относительно невелико. При введении в больших количествах она вредна. Нет точной информации о том, на что способны в этом отношении верблюды, известно только, что в Тунисе в прибрежных местах они кормятся морскими водорослями. Водоросли эти находятся в осмотическом равновесии с морской водой, и в них должно быть много солей, хотя их относительное содержание может различаться. Если же водоросли на берегу подсыхают, то концентрация солей в них должна быть еще выше.

Если животное пьет морскую воду, содержащую около 3.5% солей, оно должно иметь почки, способные выделять мочу еще более высокой концентрации. Обычно белая крыса выделяет мочу

с концентрацией хлоридов в 600 мэв./л, примерно такую же концентрацию имеет морская вода [4], но морская вода содержит сернокислый магний, вызывающий понос, что влечет за собой чистую потерю воды. Но и помимо поноса, выделение мочи, равной по концентрации морской воде, делало бы питье морской воды физиологически бессмысленным. Кенгуровая крыса, моча которой вдвое превосходит по концентрации морскую воду, может использовать ее для питья, несмотря на диарею [292].

В наших исследованиях в Сахаре мы, по-видимому, не смогли установить максимальную концентрирующую способность почки верблюда. Наивысшая осмотическая концентрация мочи, которую мы получили, равнялась 2.760 осм., в то время как нормальная плазма равнялась 0.340 осм. Это значит, что концентрация мочи была в 8 раз выше, чем плазмы (отношение  $u/p=8$ ). Это вдвое выше, чем у человека, где максимальное отношение  $u/p$  составляет около 4.

Высшие концентрации обычных ионов Na, K и Cl, наблюдавшиеся нами, показаны в табл. 6.

Т а б л и ц а 6

Главные составные части двух особо концентрированных проб мочи, собранных у верблюдов в Сахаре

|              | Na,<br>мэв./л | K,<br>мэв./л | Cl,<br>мэв./л | Мочевина,<br>м/Мол. |
|--------------|---------------|--------------|---------------|---------------------|
| 1-я проба    | 834           | 77           | 970           | 229                 |
| 2-я проба    | 11            | 902          | 492           | 1.415               |
| Морская вода | 470           | 10           | 548           | —                   |

Совершенно ясно, что почка верблюда может выделять мочу значительно более концентрированную, чем морская вода. Интересно также отметить, что при высоком Na K был низкий, и наоборот. В большинстве проб мочи преобладающим катионом был K, а Na мог снижаться до уровня 0.4 мэв. на 1 л, но когда верблюды паслись в вади, экскреция Na подскакивала [309]. К сожалению, нам не удалось заставить наших подопытных животных есть соленые растения; попытки же вводить соль с питьевой водой приводили к отеку, а не к экскреции соли.

В литературе есть сообщение о еще более высокой концентрации мочи верблюдов, чем находили мы. Шарно [78] обнаружила концентрацию хлоридов 1068 мэв./л (37.87 г хлора в литре) в моче у верблюда, приведенного в Рабат за 120 км. В течение нескольких дней перехода его не кормили и не поили, но перед выходом он был накормлен соленым кормом и напоен, чтобы ничего не давать ему в пути. Делается это для того, чтобы при убое его

мясо не было водянистым и не потеряло ценности в глазах мясников. Важность этого наблюдения в том, что оно показывает концентрирующую способность почек верблюда, которые могут выводить мочу в два раза более концентрированную, чем морская вода. Это с очевидностью свидетельствует о том, что животное могло бы пить морскую воду, но неизвестно, как относится верблюд к более «трудным» ионам, таким как сульфаты или магний. Шарно обнаружила еще один интересный факт. Когда у верблюда в результате дегидратации диурез снижался с 5 до 1.6 л, концентрации отдельных компонентов мочи повышались непропорционально снижению диуреза [78]. Концентрация хлоридов не менялась, калий примерно удваивался, концентрация натрия возрастала в 9 раз, а сульфатов — в 16 раз. Если в моче гидратированного верблюда сульфаты составляли лишь незначительную часть анионного состава, при дегидратации они стали преобладающими. Это заставляет предполагать, что почки верблюда обладают исключительной способностью выводить сульфаты, и дальнейшие исследования почечной функции верблюда обещают очень много.

Антидиуретический гормон (АДГ). Если животные пустыни постоянно выделяют высоко концентрированную мочу, можно было бы предполагать, что они продуцируют большие количества антидиуретического гормона, чем обычно. Однако это априорное предположение не совсем соответствует действительности. Максимально концентрированная моча свидетельствует о высокой способности почки удерживать воду, но нет оснований думать, что такая почка нуждается в очень больших количествах АДГ, чтобы выполнять свою работу на обычном для нее уровне. Никакой излишек гормона не может заставить почку работать сверх ее максимальных возможностей. При изучении количества АДГ, депонированного в нейрогипофизе и прилежащих отделах гипоталамуса у верблюда, оказалось, что содержание гормона близко к тому, что находят обычно у быков, хотя характер его распределения был несколько иной [1]. Таким образом, нет данных, говорящих в пользу предположения о специальной роли АДГ в способности верблюда экономить воду, но в будущие исследования нужно включить и вопрос о количестве циркулирующего и экскретируемого гормона.

Макфарлан вводил АДГ дегидратированным верблюдам при низком исходном диурезе. Вместо дальнейшего снижения диуреза образование мочи увеличивалось в несколько раз (личное сообщение). Подобный эффект может показаться парадоксальным, но он является следствием увеличенного выведения электролитов под влиянием АДГ. Если выделение электролитов увеличивается и тоничность ранее высоко концентрированной мочи не меняется, общий ее объем должен увеличиться. Макфарлан получил такой же эффект АДГ и у овец.

**Концентрация мочевины.** В 1925 г. Рид [270] сообщил, что он практически не обнаружил мочевины в моче верблюда. Это была поражающая новость, которая заставила предположить, что верблюд выводит продукты азотистого обмена в виде каких-то иных соединений. Так, птицы и рептилии достигают значительной экономии воды, выводя мочевую кислоту в виде полужидкой пасты. Не пользуется ли верблюд аналогичным механизмом для экономии воды? Как и следовало ожидать, глава сравнительной физиологии почек Гомер Смит, находившийся тогда в Шарлоттсвилле (Виргиния), немедленно начал организовывать получение проб мочи верблюда. На его удачу в город прибыл цирк. И ночью, когда цирк торжественно проследовал по городу, чтобы рекламировать первое представление, в процессии участвовал и Гомер Смит вместе со своим ассистентом Гербертом Сильветтом. Они шествовали позади верблюда — Сильветт с фонарем, а Смит с ведром. Оказалось, что моча верблюда содержит нормальные количества мочевины и примерно 60% общего азота в его моче связано с мочевиной [316]. Подобные же данные были опубликованы и Петри [252], который даже заключил, что данные Рида ошибочны, предположив, что тот работал с неактивным препаратом уреазы да еще допустил ошибку при подсчете! Как мы далее увидим, потом оказалось, что Петри поторопился с заключениями.

В числе верблюдов, с которыми мы работали в Сахаре, была молодая трехлетняя самка. Она была половозрелой, но верблюды, как и лошади, продолжают расти и после достижения половой зрелости. Животное лишили воды, продолжая кормить финиками и сеном в течение 17 дней. Мы ожидали, что по мере развития дегидратации концентрация мочи будет нарастать. Именно таким способом мы получали наиболее концентрированную мочу у других животных пустыни, и нам казалось совершенно логичным воспользоваться этим же приемом у верблюда. Однако, к нашему удивлению, концентрация мочевины снижалась со дня на день. К концу периода она упала до 1.5 мМ в литре, т. е. ниже уровня, наблюдаемого обычно в крови у большинства млекопитающих, включая и верблюда (от 2.0 до 10 мМ/л), а общее суточное количество выводимой с мочой мочевины стало меньше 1 г.

Получив подобный результат, мы вспомнили данные Рида о том, что моча верблюда практически свободна от мочевины. Его и наше подопытные животные были сходны в одном отношении: оба они нуждались в азоте, и для них важно было свести затраты белка к минимуму. Верблюда Рида кормили листьями сорго и побегами сладкого картофеля. Это была беременная самка, которой было необходимо экономить белок для удовлетворения потребностей растущего плода, а наш был молодым животным, еще растущим, которое мы содержали 6 недель на рационе, очень бедном белком. Все это не входило в наш план; мы просто воспользовались единственным доступным нам набором кормов, а молодое животное мы

приобрели только потому, что никто из владельцев не соглашался продать вполне взрослую самку. Их берегут для целей репродукции, а нам для исследования функции почек нужна была обязательно самка, так как самцов невозможно катетеризовать, потому что их мочеиспускательный канал образует S-образную петлю. Так стечение счастливых случайностей привело к тому, что мы смогли подтвердить сообщение, которое считалось ошибочным всеми «здравомыслящими» учеными, включая и нас самих [296].

Малое количество мочевины, выводимое нашим верблюдом, соответствовало метаболическому распаду около 2.5 г белка в день. Нет основания думать, что у такого большого животного, как верблюд, белковый обмен может быть таким низким. Более вероятно, что этот феномен основан на необычном обмене азота в рубце. Если мочевина или аммонийные соли скармливают крупному рогатому скоту или овцам, микробы рубца синтезируют из них аминокислоты и белок. Таким путем скот может за счет мочевины удовлетворять значительную часть своей потребности в азоте. Так как мочевина и аммонийные соли много дешевле, чем белковые корма, использование этого феномена в животноводстве имеет большой практический интерес.

У верблюда может возникать примерно следующая ситуация. Вместо выделения в почках мочевина поступает в жидкость рубца, где бактерии сразу же используют ее для синтеза белка. Продвигаясь по желудочно-кишечному тракту, бактериальный белок переваривается верблюдом. Таким образом, верблюд обладает специальным азотистым циклом, позволяющим многократно использовать азот для восстановления распавшегося белка. У других же животных после дезаминирования аминокислот белка этот азот для организма уже потерян и выделяется в виде мочевины.

Пытаясь выяснить, действительно ли мочевина утилизируется таким путем, мы вводили внутривенно верблуду большие количества мочевины. В некоторых случаях мы вливали до 30 г (475 мМ) мочевины, и только 2 г (30 мМ) можно было обнаружить в моче. По-видимому, мочевина «исчезала», так как микробы рубца синтезировали из нее белок.

Нет оснований сомневаться, что подобный же механизм есть и у других жвачных, что и было подтверждено на овцах [155]. Однако это трудно обнаружить в ясно выраженной форме, пока животное не испытывает нужды в белке.

Один из важнейших выводов из данных, полученных в этих исследованиях, заключается в том, что возникают серьезные доказательства несостоятельности некоторых прежних концепций об экскреции мочевины. Если экскреция мочевины может быть высокой у животного, получающего белок в достаточном количестве, и если в то же время экскреция может быть крайне редуцирована, когда животное нуждается в белке, ясно, что у верблюда выделение мочевины должно регулироваться активно. Количество выделяе-



мой мочевины по отношению к объему, поступающему в каналы с гломерулярным фильтратом, может изменяться в 50 раз, а это не совместимо с предположением о том, что мочевина, фильтруясь в клубочке, затем просто пассивно диффундирует обратно в кровь. На простую механическую диффузию не влияла бы общая потребность животного в белке. Если бы обратный переход мочевины в кровь был бы процессом нерегулируемым, обязательно должна была бы быть зависимость величины экскреции мочевины от объема диуреза, чего мы не обнаружили [302].

### Вода в кале

Сухой верблюжий навоз — наиболее распространенное топливо в северной Африке, которое продается на рынках. Это не удивительно для такой безлесной страны, потому что сухой помет травоядных, содержащий много клетчатки, хорошо горит. Но и свежий помет верблюда кажется на ощупь совершенно сухим.

Испражнения верблюда состоят из большого количества мелких продолговатых лепешек, каждая длиной около 3 см. Они очень легки, снаружи лоснятся и почти черные, а на изломе их внутренняя часть состоит из массы грубых, почти сухих растительных волокон.

Количество выделяемых испражнений варьирует в зависимости от состава и перевариваемости корма. Один из наших верблюдов при кормлении финиками и сухим сеном выделял в сутки около 1000 г сухих фекальных материалов. Даже если животное имело свободный доступ к питью, количество воды, выводимой с калом, составляло всего 109 г на 100 г сухого вещества. Это очень мало; например, у белой крысы экскременты содержат более 200 г воды, а у коровы на пастбище — даже около 500 г воды на 100 г сухого вещества.

Эти данные суммированы в табл. 7.

Т а б л и ц а 7

Вода в испражнениях различных животных в граммах на 100 г сухого фекального материала

|  | Н <sub>2</sub> О, г на 100 г сухих испражнений |
|--|--|
| Верблюд, финики и сено, без воды . . . . .       | 76 ± 2.5                                       |
| Верблюд, финики и сено, вода ежедневно . . . . . | 109 ± 5  |
| Осел, финики и сено, вода ежедневно . . . . .    | 181 ± 12                                       |
| Кенгуровая крыса, ячмень, без воды . . . . .     | 83   |
| Белая крыса, ячмень, вода . . . . .              | 225  |
| Человек, смешанная диета . . . . .               | 200  |
| Корова, на пастбище . . . . .                    | 566  |

Может показаться необычным, что мы выражаем содержание воды в граммах на 100 г. сухого вещества испражнений, а не в процентах содержания ее в кале. Однако это имеет основание. Степень перевариваемости определяет количество непереваренных материалов, которые проходят через пищеварительный тракт, и если нам известен объем воды, сопровождающий каждые 100 г непереваренного сухого вещества, то нетрудно рассчитать потерю воды.

Содержание воды в испражнениях осла значительно выше, чем у верблюда, но эти цифры не полностью отражают разницу между обоими животными. Осел не переваривает корм с такой же полнотой, как верблюд, и потому на единицу съеденной пищи выделяет больше фекальных масс. Менее полная перевариваемость корма у осла влечет за собой увеличение относительной потери воды с испражнениями в 3—4 раза по сравнению с верблюдом.

От характера корма и его переваримости зависит не только количество испражнений, но содержание в них воды. Когда наш верблюд пасся в пустыне, количество воды на 100 г сухого помета было в 2—3 раза выше, чем на лабораторном рационе из фиников и сена. Величины содержания воды, которые мы получили в условиях пастбища, имеют примерно тот же порядок, как и опубликованные Шарно [78], единственные данные о содержании воды в испражнениях верблюда, известные мне. Шарно, как и мы, нашла уменьшение количества воды в кале дегидратированного верблюда, но ее цифры были несколько выше. У дегидратированного животного она нашла 168 г воды на 100 г сухого материала, а при свободном доступе верблюда к воде количество ее составляло соответственно 268 г.

Действительно, чрезвычайно интересно, что млекопитающее может столь полно извлекать воду из содержимого кишечника и что лишение животного воды оказывает такое большое влияние на содержание воды в кале. Поскольку кишечник, вероятно, не может транспортировать воду против осмотического градиента и так как при дегидратации концентрация крови увеличивается лишь весьма умеренно, это не может объяснить дополнительное удаление воды. Дальнейшие исследования роли кишечника в процессе сохранения воды могут быть очень перспективными и оправдают затраченные усилия.

### ВЫНОСЛИВОСТЬ К ДЕГИДРАТАЦИИ

Обладает ли верблюд какой-то исключительно высокой выносливостью к снижению общего количества воды в организме? Прежние эксперименты с другими животными показали, что потеря воды, достигающая 18—20% веса тела, имеет роковые последствия. Как мы видели, при одновременном воздействии тепловой нагрузки выносливость к потере воды еще меньше. Когда у собаки в жаркой среде дегидратация превышает 12% веса тела,

животному угрожает смертельно опасный взрывообразный подъем температуры. Может показаться, что другие животные, например крысы и мыши, лучше противостоят высоким степеням обезвоживания. Без воды они могут прожить около 2 недель (в зависимости от влажности атмосферы) и умирают при потере 50% исходного веса [290]. Однако снижение веса здесь связано не только с потерей воды, но и с уменьшением тканевой массы тела. Когда при лишении воды многие крысы прекращают есть, причиной их смерти становится истощение. У крыс, которые погибали после 14-дневного сухоядения, содержание воды в теле снижалось с 68.5 до 65.5%. Если бы потеря веса, равная 50%, зависела только от потери воды, ее содержание в теле должно было бы снизиться до 37%. Для того чтобы отделить эффекты лишения воды от последствий голодания, нужно экспериментировать с животными, которые могут быстро дегидратироваться, другими словами, с теми, которые используют воду для терморегуляции. (Можно использовать и другие приемы, например, вызывая диурез введением осмотически активных веществ, таких, как сахароза или маннит, но подобные воздействия связаны с иными осложнениями).

Когда мы впервые лишили верблюда воды на длительное время, оказалось, что он теряет воду значительно медленнее, чем мы предполагали. После 17-дневного пребывания без воды в январе наш верблюд потерял 36.5 кг, или 16.2% своего исходного веса — 226 кг. В течение этого времени верблюд продолжал съедать примерно столько же, сколько раньше, около 2 кг фиников и  $\frac{1}{2}$  кг сена в день. Так как мы мало знали о верблюдах, об их потребности в корме и величине обмена, мы были не совсем уверены, в какой степени связана потеря веса с обезвоживанием и в какой мере зависит она от голодания. Для выяснения мы решили дать этому животному воды, и верблюд выпил за 10 мин. 40 л, чуть больше, чем нужно было для восстановления его исходного веса. К нашему удивлению, верблюд не обнаруживал дальнейшего интереса к воде как непосредственно после питья, так и позже, в течение дня. Для нас это было первым доказательством, что верблюд пьет только для восстановления исходного содержания воды, а не в предвидении будущих потребностей.

Этот верблюд, в частности, как мы постепенно выяснили из дальнейших опытов, продолжал съедать нормальные количества корма в течение длительного периода, пока он был лишен воды. С биологической точки зрения для животного, конечно, выгодно сохранять аппетит, когда оно собирает свой корм на весьма обширных пространствах, где расстояния от одного источника воды до другого могут быть очень велики. К концу 17-го дня дегидратации верблюд явно хотел пить, но никаких признаков иных нарушений не было заметно. В этом проявилась выносливость верблюдов к дегидратации, не достижимая для других животных. Однако изменения веса (не связанные с потерей воды) могли возникнуть

в течение длительного периода лишения воды, и мы решили отложить дальнейшие опыты до наступления теплой погоды, когда можно было ожидать, что верблюд будет терять воду быстрее.

Мы не установили максимального предела выносливости верблюдов к дегидратации. Мы только выдерживали их без воды во время жаркого летнего периода до тех пор, пока они начинали терять аппетит и появлялись другие признаки серьезного недостатка воды. Но как долго они могли бы далее оставаться живыми, это осталось неизвестным.

В конце июня—начале июля, когда температура воздуха превышала  $40^{\circ}\text{C}$  в течение большей части дня, мы выдержали двух верблюдов без воды в течение 7 дней. Верблюды лежали на земле, полностью подвергаясь радиации от солнца и почвы, без всякой тени; при этом никакой работы они не производили. В течение недели они потеряли один — 26.5 и другой — 27.2% своего исходного веса. Когда потеря веса достигла около 20% веса тела, их аппетит снизился и они почти перестали есть. Когда они получили воду, то выпили большое количество ее, но не вполне достаточное, чтобы восстановить исходный вес. По-видимому, потери тканевой массы были небольшие, так как животные полностью компенсировали разницу веса в ближайшие поения.

Поскольку эти животные переносили потери воды, превышающие 25% веса тела, даже в условиях тепловой нагрузки они, очевидно, не подвергались взрывообразному повышению температуры. Они оставались живы, когда их дегидратация вдвое превышала то, что является пределом для других животных (т. е. 12—14% веса тела). Какую еще дополнительную дегидратацию верблюды могут вынести, никому не известно, так как взрывообразный подъем температуры наступает внезапно, без предупреждения. Неизвестно также, какую степень дегидратации верблюды могут выдержать без тепловой нагрузки, в условиях прохлады, но, вероятно, предел здесь много выше того, до которого мы их доводили.

### **Теряется вода из внутриклеточной или внеклеточной жидкости?**

Человек при дегидратации в жаркой среде особенно снижает объем плазмы крови, непропорционально к общей потере жидкости. У людей в условиях пустыни объем циркулирующей плазмы уменьшался в  $2^{1/2}$  раза сильнее, чем можно было бы ожидать, при пропорциональной потере всех жидкостей [8]. Снижение объема плазмы крови затрудняет циркуляцию, что в далеко зашедших случаях кончается роковым внезапным повышением температуры тела, когда циркуляция оказывается недостаточной для транспортировки метаболического тепла из глубины тканей к кожной поверхности.

У верблюда распределение потерь воды иное. У одного из сахарских верблюдов, в течение 8 дней лишнего воды, вес тела снизился на 17% от исходного. Если начальное содержание воды в теле до дегидратации принять за 65% к весу тела (допущение

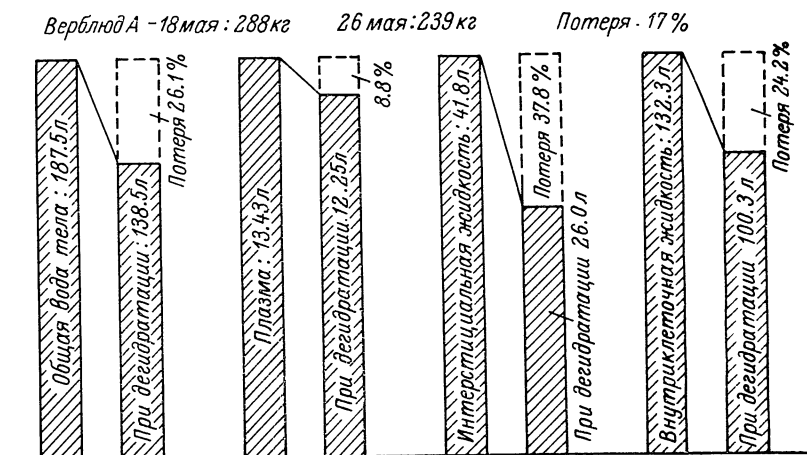


Рис. 12. Верблюд без питья в течение 8 дней летом потерял 49 л воды. Это составляет 17% его исходного веса и 26% общей воды его тела (левая пара столбиков). Наибольшая относительная потеря относится к интерстициальной жидкости, которая уменьшалась почти на 38%.

весьма вероятное), то в результате дегидратации общее количество воды уменьшается на 26% (рис. 12, слева).<sup>3</sup>

<sup>3</sup> Определение общей воды у верблюдов с помощью антипиринового метода не дает надежных результатов. Метод разведения требует, чтобы наклон кривой, характеризующей снижение определяемого вещества в плазме, был установлен совершенно точно, с экстраполяцией от нулевой линии. При этом необходима высокая точность анализа. Трудности, с которыми мы встретились, вероятно, связаны с медленностью и неточностью распределения антипирина, возможно, в связи с большим объемом жидкости в рубце, равновесие с которой устанавливается медленно.

Другие исследователи также встретили затруднения, применяя антипириновый метод у крупного рогатого скота [94] и овец [209], хотя Шарно сообщала об успешном его использовании у верблюдов [78]. Вероятно, другие тестирующие вещества (меченые вещества), например тритий или тяжелая вода, были бы предпочтительнее. Если нельзя применить более надежные методы, возможно допустить, что 65% — это вероятное содержание воды в теле нормально гидратированного животного. Величина такого порядка установлена для многих млекопитающих. Даже если она отклонится от истинной на 5 или 10%, это лишь незначительно изменит величины, представленные здесь в графиках и таблицах.

В наших определениях объема крови мы пользовались синькой Ивенса ( $T=1824$ ) и для экстрацеллюлярной жидкости — тиоцианатным методом. Интерстициальная жидкость высчитывалась как разность между водой экстрацеллюлярной и плазмы.

По проценту снижения объема каждого жидкостного пространства видно, что пропорционально наибольшие потери происходят за счет интерстициальной жидкости. Ее объем снизился на 38%, в то время как объем интрацеллюлярной воды упал на 24%. Наименьшая относительная потеря произошла за счет плазмы крови, объем которой снизился меньше чем на 10%. Таким обра-

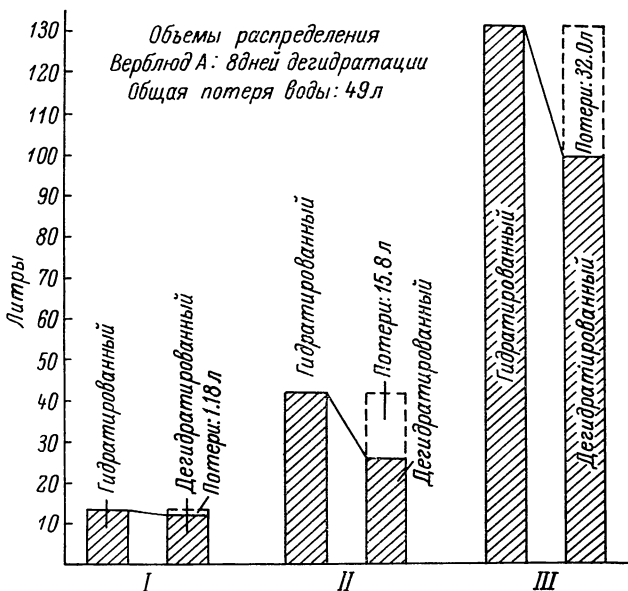


Рис. 13. У дегидратированного верблюда, который потерял 49 л воды (32%), наибольшее ее количество убыло из межклеточной жидкости (I — плазма, II — интерстициальная и III — внутриклеточная жидкости). Тот же опыт, что и на рис. 12.

зом, доля плазмы в общей потере жидкости оказалась наименьшей — обстоятельство, крайне выгодное для поддержания полноценной циркуляции крови.

Хотя интерстициальная жидкость теряет пропорционально наибольшую часть воды, абсолютно наибольшая потеря приходится на интрацеллюлярную жидкость (рис. 13). Так как на нее приходится наибольшее количество всей воды тела, это соответствует примерно  $\frac{2}{3}$  от общей потери воды. Однако потеря, выраженная в процентах, окажется более умеренной.

Значительно более уточненные характеристики потерь по отдельным водным пространствам дали Макфарлан и Моррис, присоединившиеся к нашей группе, когда мы работали в централь-

ной Австралии в 1962 г. Предварительные результаты показывают, что общая вода тела у верблюда составляет от 65 до 75% его веса, причем обнаруживается несомненная зависимость от количества депонированного жира. За 9 дней дегидратации животные теряют  $\frac{1}{5}$  своего веса, что соответствует потере около 30% всей воды тела. Снижение объема плазмы составило 13—24% (в среднем 20%), и тиоцианатное пространство уменьшилось на 12—21% (в среднем — 15%). Это заставляет предполагать, что наибольшая потеря падает на воду интрацеллюлярную и содержащуюся в кишечнике. Из общей потери воды 50% могут приходиться на кишечник, 30% — на внутриклеточное и 20% — на внеклеточное пространство. Эти результаты несколько отличаются от наших прежних данных. Так, исходя из данных, полученных на африканских верблюдах, забитых на бойне, мы не предполагали, что потери за счет воды, содержащейся в пищеварительном тракте, могут быть столь значительны. Однако наши данные об относительно малых потерях жидкости, приходящихся на долю плазмы, близко совпали. Здесь Макфарлан обнаружил, что потеря составляет 20% от общего объема плазмы, тогда как овца при сопоставимом уровне дегидратации потеряла бы половину объема плазмы [209].

Объем плазмы. Было бы интересно знать, какой механизм обеспечивает относительно неизменность объема плазмы у дегидратированного верблюда. Любопытно здесь то, что теоретически неожиданным является не сохранение неизменности объема плазмы у верблюда, а как раз ее резкое снижение при дегидратации, наблюдаемое у других животных и человека.

Такое утверждение требует некоторых пояснений. В качестве примера рассмотрим животное, которое потеряло, скажем, 10% своей воды, причем потеря распределилась равномерно по всем водным пространствам организма. Тогда бы все концентрации растворенных веществ должны были бы соответственно повыситься. Так как соли и другие кристаллоиды свободно входят и выходят сквозь стенку капилляров, они не будут иметь значения. Однако поскольку стенка капилляра непроницаема для белков, повышение концентрации белков плазмы приведет к притягиванию воды из внесосудистого пространства в кровяное русло. И если циркуляция, кровяное давление и проницаемость капиллярной стенки для белков останутся неизменными, равновесие восстановится тогда, когда концентрация белков плазмы и ее объем вернутся к исходному уровню. Поразительный вывод, который отсюда следует, заключается в том, что когда организм теряет воду, объем крови стремится к сохранению своего постоянного уровня, а основная потеря воды происходит за счет экстраваскулярного пространства. Следовательно, объяснения требуют причины непропорциональности потери воды плазмы у дегидратированного человека, а не тенденция верблюда сохранять постоянство объема плазмы.

Конечно, ситуация не столь проста, как это только что изложено. Происходит также и обмен воды между экстрацеллюлярным пространством и клетками, а так как в них много белка и имеются избирательные механизмы транспорта ионов, положение не так легко разъяснить чисто теоретическими рассуждениями. Необходимы дальнейшие исследования реальных процессов перемещения воды, ионов и белков в ходе дегидратации.

Мы наблюдали одно поразительное и, вероятно, важное отличие верблюда от других животных при определении объема кровиметодом введения синьки Ивенса. Краска эта используется для определения объема крови потому, что она связывается с белками плазмы, в результате чего и задерживается на некоторое время в сосудистом ложе. Постепенно она уходит оттуда, со скоростью, которая у разных животных различна. У собаки объем циркулирующей краски каждый час уменьшается на 10% [135], следовательно, концентрация краски уменьшится вдвое примерно через 6—7 часов. У человека скорость исчезновения краски меньше и «период полураспада» занимает около 12 часов [134]. По мере исчезновения краски из крови ослабевает синяя окраска, которую имеет плазма непосредственно после определения ее объема.

Когда мы применили этот метод определения у верблюда, оказалось, что краска из крови не исчезает с такой же скоростью, как у других животных. «Полураспад» краски наступает только через 2—4 недели. Это затрудняло повторные определения объема крови. Одно и то же животное не могло быть использовано для многих определений, так как оно аккумулировало краску и уровень ее все повышался с каждой последующей инъекцией. Стабильность краски в сосудистом ложе может зависеть от многих факторов, как например от большой устойчивости ее связи с белком, меньшим уровнем метаболизации и удаления белков в печени и тканях. Возможно также, что капилляры у верблюда еще менее проницаемы для белка, чем у других животных. Но это свидетельствует о том, что белки плазмы верблюда ведут себя как-то иначе, чем у других животных, и хотя мы еще не понимаем полного значения этих различий, наличие их указывает на исключительные качественные особенности верблюда.

## ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОСЛЕ ДЕГИДРАТАЦИИ

### Способность пить

Человек даже при очень сильной жажде вряд ли может выпить больше одного литра в первую минуту. В следующие 5 или 10 мин. он, вероятно, может выпить еще литр или около того, но пить ему будет все труднее, хотя то, что он выпил, еще не покрывает затрат. Проще говоря, человеку для полной регидратации необходимо несколько часов.



Страдающий от жажды верблюд может выпить сразу очень много. Когда наши верблюды были умеренно дегидратированы, а умеренной мы называем дегидратацию меньше чем 20% к весу тела, они могли за 10 мин. целиком восстановить весь водный дефицит. В нескольких случаях наши верблюды выпивали количество воды, превышающее четверть их веса, а однажды два верблюда выпили более 30% их веса. Одна молодая самка, которая весила 201.5 кг когда начала пить, выпила 66.5 л воды, или 33.1% веса. Другой верблюд, крупный взрослый самец, будучи дегидратирован, весил 325 кг до начала питья и выпил 104 л воды, или 31.8% веса тела. У этого верблюда количество выпитой воды не полностью соответствовало дефициту, который составлял 122 л; однако разница была восполнена сразу же, во время следующего поения.

Молодая студентка, изучавшая поведение животных, Хильда Пилтерс (после замужества ее публикации появляются под фамилией Готье-Пилтерс) собрала исключительно интересные данные о верблюдах северной Сахары. Она с большим мужеством сопровождала стада верблюдов в пастбищных условиях, живя одна среди кочевников пустыни племени Шамба. Ее главная цель заключалась в получении сведений о пастбищных привычках верблюдов и о поедаемости растений различных видов. Она получила попутно много интересной информации, в частности о том, как верблюды пьют [260, 261].

Зимой они независимы от питьевой воды, так как содержание влаги в растениях высокое — 70—80%. За день они часто проходят по 25 км, пощипывая растительность то тут, то там, как это вообще делают верблюды. Так как в это время они не возвращаются в лагерь сами, их приходится пасти все время, начиная с октября—ноября и до апреля—мая.

Летом в растениях мало воды, и верблюды в основном собирают два сухих растения: *Aristida plumosa* и *Anabasis arctoides*, которые содержат всего 10% воды. В это время они сами приходят в лагерь кочевников для поения, избавляя пастухов от тяжелой и опасной необходимости непрерывно сопровождать верблюдов по жаркой пустыне. Верблюды, которые пасутся в песчаных пустынях (эрг), возвращаются к месту водопоя каждые 3—5 дней, но пасущиеся на каменистых плоскогорьях (хаммада) приходят через 2—3 дня. Если же они пасутся в пересохших руслах потоков (вади), где имеется обильная флора галофитов и сочных растений с огромным содержанием солей, то верблюды приходят пить ежедневно, а то и дважды в день. Животные, которые добывают свой корм в вади, должны пить даже зимой.

Когда животные возвращаются к колодцам для водопоя, они выпивают сразу столько, сколько нужно, если это меньше 60 л. Но при большей потребности они через несколько часов снова пьют.

После 3—5-дневного пребывания без воды при температуре воздуха 40—45° С они выпивают огромные количества воды. Наибольший объем воды, выпитый сразу, был равен 107 л — столько выпила лактирующая самка, которая паслась 6 дней среди песчаных дюн. Несколькими часами позднее она выпила еще 60 л. Но самое большое количество — 186 л — выпил один кастрированный самец, который сначала поглотил 94 л, а затем еще 92 л. Это же животное выпило подобное же количество воды в другой день.

Мисс Пилтерс не имела возможности взвешивать наблюдаемых животных. Судя по нашему опыту с животными аналогичного стада, зрелая самка могла весить 400—450 кг, а крупный самец — несколько более 500 кг. Если только эти верблюды при питье не гипергидратировались, это значит, что они выпивали в течение дня значительно более  $\frac{1}{3}$  своего веса при нормальной гидратации, или около половины «дегидратационного» веса!

Мы всегда следили за тем, сколько пьют наши верблюды. Взвешивая их, мы могли устанавливать потерю воды, и выяснили, что они всегда выпивают объем, соответствующий рассчитанному дефициту воды. Мы никогда не видели, чтобы они выпивали заметный излишек, что можно было бы трактовать как излишнее поглощение или питье «про запас». Единственным исключением явился верблюд — выше мы уже о нем упоминали, — который получил значительное количество хлористого натрия, что привело к развитию отека.

Концентрация веществ, растворенных в жидкостях тела, повышается при дегидратации и вновь снижается после питья. О скорости распределения выпитой воды можно судить по концентрации плазмы крови, так как можно допустить, что через определенное время после питья наступает равновесие осмотических концентраций плазмы и других жидкостей тела.

Проведенные исследования показывают, что даже самые большие объемы жидкости, поглощенной верблюдом, равномерно распределяются в течение одного-двух дней.

Выше уже указывалось, что мы не обнаружили никакого депонирования воды, и большие количества жидкости в рубце оказались осмотически почти уравновешенными с остальными жидкостями тела. Других особых больших вместилищ мы не нашли, и трудно себе представить, что жидкости тела в общем могли бы сохранять осмотическое неравновесие — все имеющиеся факты показывают, что вода свободно перемещается в организме. Однако имеются доказательства, что концентрация различных плотных веществ не меняется точно пропорционально, как это можно было бы предсказать исходя из объемов поступившей в организм воды. Но мы не имеем надежных способов измерения общей воды в теле, необходимых для точных подсчетов. Исследования более тщательные, чем те, которые мы выполнили в полевых экспериментах в Сахаре, были предприняты Макфарланом в недавней экспедиции в центральную Австралию.

## Р Е З Ю М Е

Исключительная выносливость верблюда к жаре и дегидратации не зависит от депонирования воды. Хотя желудок верблюда имеет некоторые особенности по сравнению с другими жвачными, нет морфологических и функциональных доказательств, что с этими особенностями связано депонирование воды. Нет оснований думать, что вода депонируется в теле верблюда где-либо еще. Горб содержит жир, и его окисление ведет к образованию воды, в количестве, превышающем вес жира. Однако это окисление требует кислорода, а дополнительная вентиляция легких сопровождается увеличением выделения водяных паров, количество которых больше, чем объем образовавшейся при окислении жира воды.

Температура тела верблюда сильно варьирует, и при лишении животного воды суточные колебания его температуры могут превышать  $6^{\circ}\text{C}$ . Эти флуктуации имеют важное значение для сохранения водного баланса по двум причинам: а) когда температура тела в течение жаркого дня повышается, вода, которая при других обстоятельствах была бы потрачена на поддержание стабильной температуры, остается неизрасходованной. Избыток же тепла резервируется в теле, рассеивается после спадения жары, ночью, без расхода воды; б) при повышении температуры тела снижается приток тепла извне, и таким образом уменьшается расход воды, который был бы необходим, чтобы предотвратить дальнейший подъем температуры. В жаркой среде мех является важным барьером, препятствующим поступлению тепла извне. При сравнении верблюдов, имеющих или не имеющих мех, оказывается, что в совершенно идентичных условиях нестриженный верблюд теряет меньше воды.

У верблюда отсутствует терморегуляторная одышка, но он выделяет пот. Пот образуется в умеренном количестве, и мех остается сухим. Пот испаряется сразу, с поверхности кожи, а не с поверхности меха, что является важным фактором экономии воды.

Верблюд обладает мощной почкой, образующей высоко концентрированную мочу. Точных исследований концентрирующей способности почек у верблюда не проводилось. При некоторых условиях почка не выделяет мочевину, и она ресинтезируется в белок микрофлорой рубца.

Верблюд может выдерживать значительную дегидратацию. В жаркой среде он способен переносить потерю воды по крайней мере до 27% веса тела, т. е. дегидратацию, вдвое большую, чем та, которая вызывает у других млекопитающих катастрофическое повышение температуры. Предел дегидратации для верблюда не установлен. Когда верблюд дегидратируется, потеря воды не сопровождается пропорциональным снижением объема плазмы. Благодаря сохранению объема плазмы поддерживается циркуляция крови, которая в первую очередь нарушается при дегидратации у других животных, в условиях перегревания.

Верблюд отличается способностью поглощать огромные количества воды. За один прием он может выпить объем воды, превышающий 30% веса тела.

З а к л ю ч е н и е. В жаркой пустыне трата воды у верблюда совершается весьма замедленно, главным образом благодаря способности к приспособительным изменениям температуры тела и хорошей изоляции поверхности кожи. Верблюд теряет воду медленно, и это наряду с исключительно высокой выносливостью к дегидратации позволяет ему противостоять лишению воды в течение значительно большего времени, чем это возможно для других животных.

## КРУПНЫЙ РОГАТЫЙ СКОТ В УСЛОВИЯХ ЖАРКОГО КЛИМАТА

Хотя крупный рогатый скот собственно не относится к пустынным животным, которым посвящена эта книга, но он представляет интерес для сравнения, поскольку — это животные, по величине равные верблюду, и их реакции на перегревание и потребности в воде хорошо изучены. Наш интерес прежде всего связан с механизмами тепловыносливости, и мы попытаемся понять некоторые феномены, сопоставляя различия пород более выносливых и менее выносливых. Хотя и имеется много превосходных данных о реакции крупного рогатого скота на перегревание, относительно меньше известно об эффектах, вызванных ограничением воды.

Крупный рогатый скот нельзя рассматривать как животных, от природы хорошо адаптированных к аридным условиям, причем они не имеют диких родственников в пустынях и полупустынях. В связи с хозяйственными задачами получения молока и мяса крупный рогатый скот разводится во многих жарких странах — с разным успехом. Большинство пород является потомками двух основных групп — европейского *Bos taurus* и индийского *B. indicus*, причем последние лучше адаптированы к жаркому климату.

Предком европейских пород, одомашненным тысячи лет тому назад, был, вероятно, тур — представитель *bovina*, в диком состоянии обитавший в густых лесах востока Европы до времени позднего средневековья. Одомашненные группы были хорошо адаптированы к холоду, но отнюдь не преуспевали в жарком климате, как сухом, так и влажном. Индийский скот, который в Соединенных Штатах обычно обозначают общим названием брахманского, известен в других западных странах как зебу; у этих животных характерно наличие жирового горба над лопатками. Существовало большое количество пород, одомашненных еще в доисторические времена. Группа, широко распространившаяся к западу из юго-восточной Азии, включила многие «местные» породы восточной Африки. Они оказались хорошо пригодными в тропическом и полуаридном климате и позднее часто использовались для гибриди-

зации, в целях улучшения тепловыносливости европейских пород. Последние обнаруживали хорошую молочную и мясную продуктивность в прохладном климате, которая не сохранялась в тропиках. Попытки скрестить высокую тепловыносливость индийского скота с продуктивностью европейских пород себя вполне оправдали, и успех и польза таких скрещиваний ознаменовались созданием сейчас широко признанной породы крупного рогатого скота Санта Гертруды, которая образовалась в результате скрещивания шортхорнов с высококровными быками брахманского скота (зебу) на Кинг Ранче в Техасе.

## РЕГУЛЯЦИЯ ТЕПЛА

### Температура тела

Высокая температура воздуха оказывает заметное влияние на температуру тела крупного рогатого скота. Этот эффект более выражен у пород умеренного климата, чем у тропических. Нормальная ректальная температура у коров равна 38—39°C. Эта температура проявляет тенденцию к подъему, когда внешняя превышает 25—30°. У зебу такой подъем начинается только тогда, когда температура воздуха повышается до 35° [357].

Когда ректальная температура повышается до 41°C, животные начинают беспокоиться, у них появляется терморегуляторное полипноэ, язык высовывается и начинается профузное слюнотечение. Ректальная температура до 42°, по-видимому, еще переносима для животного, во всяком случае в течение короткого времени. Если высокая внешняя температура воздействует длительно, угнетается и образование молока, и рост животного, т. е. снижаются экономически важные показатели продуктивности.

Внешняя температура, при которой начинается повышение ректальной температуры, варьирует в зависимости от индивидуальных и породных особенностей животного. (Она зависит также от влажности воздуха и других факторов, влияющих на теплоотдачу).

Сравнение различных пород при содержании их в среде с постоянной температурой 40.6°C при 65% относительной влажности дано в табл. 8

Различие между породами совершенно очевидно. У пород умеренного климата имеется выраженная гипертермия, тогда как зебу сохраняет ректальную температуру, более близкую к нормальной, а одна из этих коров оказалась способной удерживать ректальную температуру существенно ниже окружающей среды. Это значит, что если использовать температуру тела как показатель выносливости к теплу, то индийский скот имеет явные преимущества по сравнению с европейскими породами. По отношению к продуктивности это, видимо, правильно, и данный показатель

Т а б л и ц а 8

Ректальная температура у скота различных пород при температуре воздуха 40—41° С и 65% относительной влажности. Из [357]

Последняя колонка отображает степень различия ректальной и воздушной температур, при непосредственном одновременном измерении термопарой

| Порода                             | Ректальная температура, °С | Различия между температурами, °С |
|------------------------------------|----------------------------|----------------------------------|
| Гольдштейнская . . . . .           | 42.5                       | 2.5                              |
| Бурый швиц . . . . .               | 42.0                       | 1.1                              |
| Джерсейская . . . . .              | 41.6                       | 1.6                              |
| Бурый швиц, телка                  | 41.5                       | 0.7                              |
| Брахманская, лактирующая . . . . . | 41.3                       | 0.7                              |
| Брахманская, телка                 | 41.0                       | 0.4                              |
| Брахманская, сухостоящая . . . . . | 40.4                       | -0.4                             |

явился основанием для разработки так называемого Иберийского теста на тепловыносливость, в котором определяется числовое выражение подъема ректальной температуры при тепловой нагрузке [272]. С другой стороны, как это показано для верблюда, повышение температуры тела может обеспечить значительную экономию воды. Несомненно, если бы европейские коровы, представленные в табл. 8, были бы способны удерживать более низкую температуру, они должны были бы тратить больше воды. Но если температура тела остается выше, чем внешняя, то тепло может отдаваться не только путем испарения, но и за счет проведения и радиации (т. е. по градиенту). К сожалению, отсутствуют исследования, связанные с реакцией крупного рогатого скота в условиях дегидратации, когда животное вынуждено максимально экономить воду. Потому данные по крупному рогатому скоту, которыми мы располагаем, нелегко сравнить с фактами, установленными на верблюдах, но они будут полезны для выяснения значимости некоторых различий в терморегуляторных механизмах верблюда и крупного рогатого скота.

### Испарение воды

Исследование испарения у европейского и индийского скота вскрыло некоторые очень интересные различия [479]. При повышении внешней температуры у европейского скота начинает

повышаться испарение воды; это становится заметным где-то между 15—20°C и быстро усиливается при дальнейшем повышении температуры. Особенно интересно здесь то, что максимальное испарение, по-видимому, происходит, когда внешняя температура начинает приближаться к 30°C, а дальнейшее ее повышение, вплоть до 40°, уже не вызывает дальнейшего повышения расхода воды на испарение. У зебу испарение воды ниже на всем протяжении

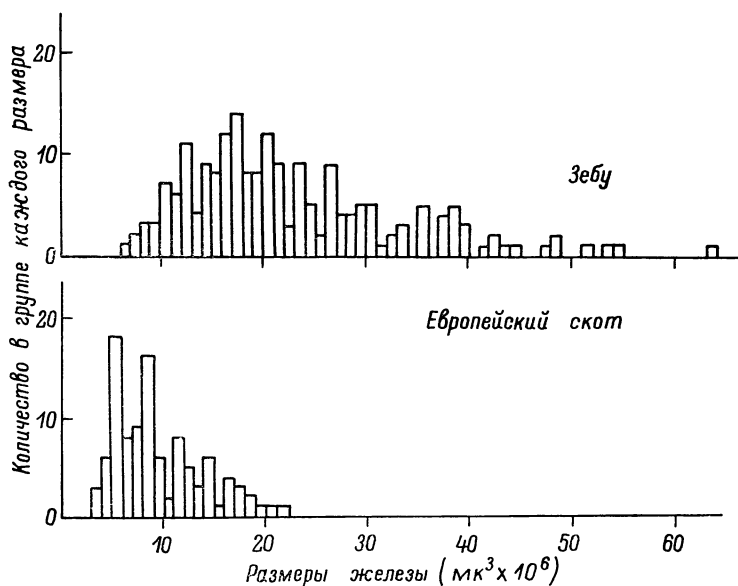


Рис. 14. Потовые железы у индийского зебувидного скота много крупнее, чем у европейских пород. Общее количество потовых желез на единицу площади кожи у зебу также несколько больше.  
Из: Ней и Хеймен [234].

зоны относительно низких температур, а быстрый подъем начинается только между 25 и 30°C, и повышение испарения продолжается до тех пор, пока внешняя температура не достигает 40°. Подобная разница в реакции на повышение внешней температуры является ясным выражением плохой приспособленности европейских пород скота к жаркому климату, где зебу сохраняют продуктивность и хорошее физическое состояние.

**Потовые железы.** Обычное объяснение различий в тепловыносливости заключается в том, что индийский скот имеет потовые железы, а европейский будто бы их не имеет. Если бы это было так, то и в самом деле все было бы очень просто.

Однако британские исследователи в Институте молоковедения Ханна нашли, что коровы пород умеренного климата и тропических зон имеют одинаковое количество и одинаковый тип

потовых желез, т. е. по одной на каждый волосяной фолликул [123]. По сравнению с человеческими потовые железы крупного рогатого скота мелкие, с менее обильной васкуляризацией и не производят впечатление высоко эффективных. (Конечно, гистологические данные позволяют судить об этом лишь предположительно).

Кажущееся сходство потоотделительного аппарата у скота умеренного и тропического климата стало несколько менее загадочным, когда установили, что у индийского скота волосяные фолликулы, а следовательно, и потовые железы расположены более плотно. Среднее количество волосяных фолликулов на 1 см<sup>2</sup> кожной поверхности составило у зебу 1698, у гибридов зебу-шортхорн 1321 и у шортхорнов 1064 [107]. Кроме того, тщательное изучение количества желез [234] на образцах кожи, взятой путем биопсии у живых животных, обнаружило, что у зебу потовые железы много крупнее, чем у трех изученных европейских пород (рис. 14).

Одна из причин неопределенности прежних результатов работ с измерением количества потовых желез заключалась в том, что исследовалось слишком мало объектов, хотя даже между чистопородными представителями одной породы могут быть большие индивидуальные различия в тепловыносливости и, надо полагать, в потовых железах. Другая причина могла быть лишь в том, что потовые железы на препаратах от животных, забитых на бойне, кажутся меньше, чем в пробах, взятых путем биопсии у живых животных [125].

К структурным отличиям, которые могли бы иметь значение, относится то, что у зебу потовые железы залегают ближе к поверхности кожи, чем у европейского скота [108]. Значение этого не совсем ясно, так как пот свободно вытекает из протоков желез на поверхность кожи, но предполагалось, что вода диффундирует сквозь стенку потовой железы к поверхности тела. Одно из оснований для такого предположения заключается в том, что и при высокой внешней температуре и одновременно высокой влажности шерсть остается сухой [125]. Следует отметить, что в этом предположении есть ряд неясностей, потому что многие наблюдатели сообщают о возможности появления видимого пота у коров. Получение достоверных данных о наличии особенностей выводящих протоков потовых желез у коров составило бы нелегкую, весьма трудоемкую задачу из-за очень больших их индивидуальных, породных и возрастных различий, что потребовало бы огромного количества материала, однако затраченные усилия себя оправдали бы.

Предполагалось, что одной из причин приспособленности индийского скота к жаркому климату является то, что он обладает более толстой кожей, которая лучше противостоит атакам мух, клещей и проч. Однако было обнаружено, что, например, у зебу,



как и у джерсейских коров, кожа относительно тонкая по сравнению с другими породами [108].

**Тепловая одышка.** Когда крупный рогатый скот подвергается действию высокой температуры внешней среды, частота дыхания его заметно нарастает. Она может увеличиваться

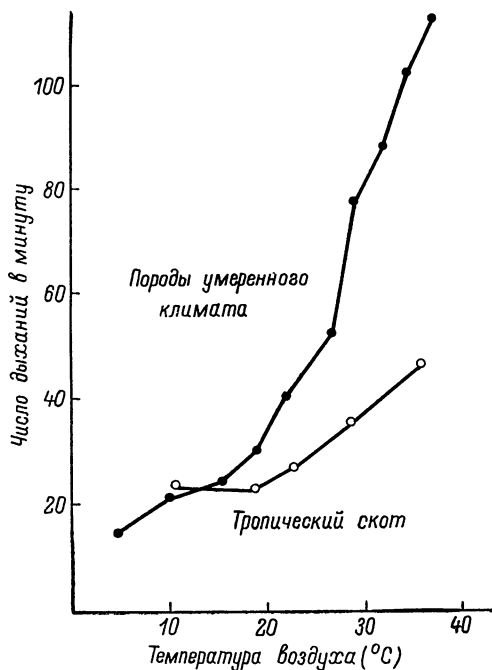


Рис. 15. Частота дыхания при высокой внешней температуре значительно меньше у тепловыносливых тропических пород, чем у пород умеренного климата. Из: Финдли [124].

возможна и другая реакция — учащение дыхания. У зебу дыхательная реакция на температуру выражена более умеренно и начинается при более высокой внешней температуре (рис. 15). Возможно, это одна из причин, почему тропические породы обнаруживают большую устойчивость к высокой температуре. Другое важное отличие зебу — это свойственный ему более низкий уровень обмена по сравнению с европейским скотом [357].

Многие считали, что обмен у крупного рогатого скота снижается при повышении внешней температуры. Такое наблюдение было сделано на лактирующих коровах [180] и объяснялось быстрым снижением молочной продуктивности и поедаемости корма при повышении температуры. Когда в аналогичных температурных условиях содержались телки, то при повышении внешней температуры от 38 до 41°C изменения теплопродукции у них практически не отмечалось, исключая небольшие снижения обмена. Некоторые коровы с отчетливо выраженным снижением обмена при 38°C реагировали значительным его повышением, когда внешняя темпе-

ратура повышается начиная с 25 в минуту до 100 и даже до 250 в минуту [41, 52]. Учащение происходит весьма равномерно по мере нарастания тепловой нагрузки, и не наблюдается внезапного перехода от дыхания покоя к резко учащенному ритму теплового полипноэ [41]. При повышении частоты дыхания должна увеличиваться и работа дыхательной мускулатуры. В результате тепловое полипноэ не только вызывает охлаждение, но связано и с противоположным эффектом — с увеличением теплопродукции. У зебу дыхательная реакция на температуру выражена более умеренно и начинается при более высокой внешней температуре (рис. 15). Возможно, это одна из причин, почему тропические породы обнаруживают большую устойчивость к высокой температуре. Другое важное отличие зебу — это свойственный ему более низкий уровень обмена по сравнению с европейским скотом [357].

ратура достигала 41° [178], что было связано с усилением деятельности дыхательной мускулатуры. Так как трудно расчленить значение отдельных факторов, влияющих на изменения обмена при высокой внешней температуре, и имеющиеся данные недостаточны, вопрос об энергетических затратах, связанных с терморегуляторным полипноэ, требует дальнейшего исследования.

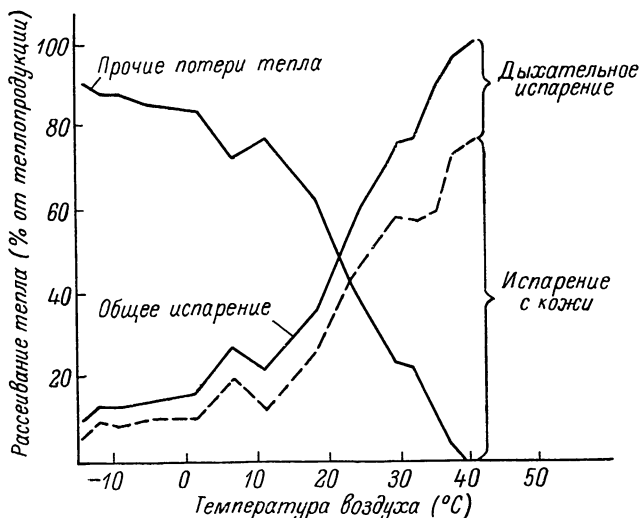


Рис. 16. Общее испарение воды у крупного рогатого скота усиливается при повышении внешней температуры. Это увеличение происходит главным образом за счет поверхностного испарения, в то время как дыхательное испарение играет значительно меньшую роль. По мере того как внешняя температура приближается к температуре тела, все меньше и меньше тепла отдается за счет проведения, конвекции и радиации. Из: Киблер и Броди [179].

**В е л и ч и н а и с п а р е н и я.** Сравнительное изучение испарения у европейского и индийского скота провели Киблер и Броди [179] в зоне температур от  $-15$  до  $41^{\circ}\text{C}$ . Они обнаружили, что у всех пород (джерсейской, голштинской, бурых швицев и зебу) максимальный объем испарения, или «потоотделения», составляет  $150\text{ г}$  воды на  $1\text{ м}^2$  кожной поверхности в час. Испарение с дыхательных путей при терморегуляторном гиперпноэ достигает максимума  $50\text{ г}$  в час на  $1\text{ м}^2$  у европейских пород и у зебу —  $30\text{ г}$ . (Все измерения отнесены к внешней поверхности тела). При максимальном тепловом напряжении,  $41^{\circ}\text{C}$ , количество тепла, рассеиваемого за счет потоотделения, одно и то же у всех пород, а теплоотдача через дыхательные пути у зебу несколько ниже. У всех пород на кожу приходится  $\frac{3}{4}$  всего тепла, отдаваемого путем испарения воды (рис. 16). Из этих исследований не вы-

текает, что у зебу испарение на единицу кожной поверхности выше, но у него общая поверхность тела примерно на 12% больше, чем у европейских пород, и это дает ему определенное преимущество.

Здесь нет необходимости приводить результаты многих исследований, показавших наличие более интенсивного испарения у тропических или гибридных пород: эти работы страдают тем же недостатком, что и исследования Броди, — слишком мало животных было изучено, а индивидуальные и породные различия очень велики. Нельзя забывать, что в Индии [257] имеется множество пород скота и что брахманский скот в Соединенных Штатах может отличаться от австралийских зебу не меньше, чем черный ангусский скот от джерсейского. Для иллюстрации породных особенностей достаточно сказать, что наивысшие величины испарения составили 620 г на 1 м<sup>2</sup> у одной гибридной телки после 3-часового воздействия температуры 48°C и 9% относительной влажности, т. е. более чем в 4 раза выше, по сравнению с 140 г на 1 м<sup>2</sup>, найденными у одного айшира [234].

Развитые кожные складки подгрудка, под шеей и пупочная кожная складка значительно увеличивают общую охлаждаемую поверхность кожи. Интересно, что на коже подгрудка меньше потовых желез, чем на шее, и предполагается, что значение поверхности подгрудка не столько в том, что на нем образуется пот, сколько в том, что с него испаряется пот, стекающий с шеи [234].

**С л ю н о о т д е л е н и е.** При воздействии высокой внешней температуры у скота развивается профузное слюноотделение. У тропических пород в аналогичных условиях это явление незаметно — еще одно различие между породами.

Слюна не растекается по шерсти, и во всяком случае большая ее часть стекает на землю. Таким образом, ее выделение мало способствует рассеянию тепла. Количество воды, теряемое со слюной, может достигать 10—15 л в день [65] — это весьма значительная потеря, тем более, что в слюне содержатся значительные количества минеральных веществ, по преимуществу бикарбонаты натрия и калия, в связи с чем потеря солей может достигать значительной величины.

## Мех и изоляция

Мех, как в этом мы убедились на примере верблюда, может явиться прекрасным барьером, преграждающим доступ внешнего тепла в организм. У крупного рогатого скота дело обстоит иначе. В жарком помещении животные с гладкой шерстью летнего типа имеют несомненные преимущества по сравнению с особями, обросшими густой зимней шерстью. То же наблюдается и в полевых условиях, где к высокой тепловой нагрузке прибавляется и интенсивная солнечная радиация [360]. Это полная противоположность тому, что мы нашли у верблюда, где толстый мех является

благоприятным фактором; как мы увидим позднее, то же относится и к овцам.

Если толстый шерстный покров для коров невыгоден, то стрижка должна влиять благоприятно. Так оно в действительности и есть [53, 360], надо полагать потому, что условия испарения с остриженной кожи улучшаются. Шерсть у всех пород тропического скота тонкая и гладкая, а среди европейского скота особи, имеющие более толстую шерсть, обладают наименьшей тепловыносливостью. Однако в новейшей австралийской работе есть указания, что выносливость к теплу не обязательно должна находиться в прямой связи с типом оброслости: гладкая короткая шерсть может быть показателем особенностей обмена и способности наиболее благоприятно реагировать на стресс [339].

Важен также и цвет шерсти. Светлая шерсть лучше отражает радиацию в видимой части спектра, которая несет половину энергии солнечного излучения. Вероятно, для отражения инфракрасной части это не имеет значения, так как шерсть любого цвета будет в этой части спектра приближаться к абсолютно черному телу. Но необходимы тщательные спектрографические измерения всего диапазона видимой и инфракрасной радиации, чтобы получить количественную информацию об отражаемости для всех длин волн.

В исследованиях, связанных со значением окраски меха [66, 271, 275], установлен один интересный факт [323]. Отражающие свойства шерсти у одного и того же животного, по-видимому, увеличиваются при более высокой температуре. Когда температура в течение 16 недель повысилась с 18 до 35°С, «средняя отражательная способность шерсти» увеличилась на 5—20% у бурых швицев и на 15—40% у зебу.

Отражательные свойства шерсти, конечно, имеют значение в полевых условиях, но это не относится к различиям, которые выявляются при воздействии тепла в закрытом помещении.

**Горб у индийского скота.** В предыдущей главе высказывалось предположение, что локализация жировой ткани в горбу у верблюда имеет значение для теплоотдачи. Если бы тот же объем жира был распределен равномерно в подкожном слое, это препятствовало бы переходу тепла из глубоких тканей к поверхности тела. Это же объяснение, вероятно, подходит и для индийского скота, у которого имеется значительных размеров горб над лопатками, состоящий по преимуществу из жировой ткани и увеличивающийся при хорошей упитанности животного.

Выдающийся горб имеется и у занганского скота в восточной Африке, но он состоит из мускулатуры, выполняющей какую-то локомоторную функцию [225]. Различия в распределении жира у европейского и индийского скота можно связать с их разной тепловыносливостью следующим образом. Европейский скот создавался в прохладном климате, где зима — это самое тяжелое

для существования время. Зимой жир нужен как запас пищи и как изоляция от холода. Эволюция индийского скота происходила в жарких странах, где летом условия кормления наиболее трудные. Эти животные нуждались в жире как энергетическом депо, но теплоизолирующий слой жира в подкожной клетчатке был бы для них излишним. Указывалось [193], что при откорме скота обоих типов жир откладывается у них соответственно или под кожей, или между мышцами, в согласии с высказанными выше мыслями. Эти соображения, может быть, не получают полного подтверждения при тщательной проверке, но они указывают, что в то время как предшествующие работы были сосредоточены на отдаче тепла от поверхности во внешнюю среду, исследование процессов проведения тепла внутри тела также заслуживает внимания.

**Дегидратация и питье.** По-видимому, о выносливости скота к дегидратации ничего не известно, но вряд ли есть основания предполагать наличие у него какой-то особой устойчивости. В условиях прохлады коровы потребляют много воды, а при повышении температуры — еще больше. Общее суточное потребление воды у сухостойной (т. е. не лактирующей) коровы составляет 6% веса тела [334]. Это в 4 раза больше, чем выпивает верблюд в прохладное время, если его поят ежедневно (около 1.5% веса тела).

Есть некоторые доказательства, что при редком поении потребление воды уменьшается. Если зебу допускаются к воде всего в течение одного часа за 2 или за 3 суток, они выпивают на 12.0 и на 30.7% меньше, чем при постоянном свободном доступе к воде. Вероятно, первым результатом такого ограничения воды является повышение концентрации мочи, которая при обычном водном режиме сильно разведена, но используются ли для экономии воды какие-либо иные механизмы, совершенно не известно [127].

Следует еще уделить внимание вопросу о потере воды с испражнениями. Корова при хорошем поении выделяет большое количество мягких фекальных материалов, но при пастьбе в полуаридных областях центральной Австралии кал у коров плотный и почти сухой. Реабсорбция воды в кишечнике с точки зрения ее экономии совершенно не изучена, а это, вероятно, многообещающая область.

Наблюдения над количествами мочи, выделяемыми при тепловой нагрузке у крупного рогатого скота, дали результаты совершенно иные, чем у человека. Выше мы видели, что человек не может сразу выпить достаточно воды, чтобы полностью возместить ее потерю, и что количество выделяемой им мочи падает, а концентрация ее возрастает. Коровы ведут себя совершенно иначе. Когда они под влиянием высокой внешней температуры начинают усиленно пить, увеличивается и диурез, с учащением мочеиспусканий и снижением концентрации мочи [334]. Следовательно, увеличение

потребления воды превышает то, что нужно для покрытия расходов на повышенное испарение. У одной из коров суточный диурез в этих условиях увеличился с 25 до 125 л в день. Создается впечатление, что в этих условиях коровы пьют не для того, чтобы бороться с дегидратацией, а чтобы непосредственно охлаждать тело большими количествами выпиваемой воды, температура которой в этих опытах равнялась 15° С.

## БУЙВОЛ

Буйвол, или карабао, интересен тем, что если у него и есть потовые железы, то их очень мало. Было установлено, что их число составляет около  $\frac{1}{10}$  того, что имеется у крупного рогатого скота [358]. У него очень малая выносливость к высокой температуре, и в жарком климате он может существовать только, если имеет постоянную возможность входить в воду или валяться в грязи. Вследствие его величины уровень обмена у него должен быть низким и относительная поверхность тела небольшая. Соответственно с этим образование метаболического тепла и поступление тепла извне также относительно низки.

Буйволов разводят преимущественно как молочных животных, молоко которых содержит много жира (7.5%) и имеет необыкновенно белый цвет, вероятно, из-за недостатка каротиноидов. Иногда буйволов используют и для работы, но они очень медлительны, и в качестве рабочего предпочтительнее крупный рогатый скот. Используют их в тропических условиях, где тепловая нагрузка все-таки не так тяжела, как в пустыне. Во влажных тропиках температура много ниже, чем бывает в пустынях, но в связи с высокой относительно влажностью охлаждение организма путем испарения не происходит с должной силой.

Относительно водного и теплового баланса у буйвола информация отсутствует, и соответствующие исследования представили бы интерес. Здесь интересно обратить внимание и на возможное значение темперамента этого животного. Знаменитый спокойный темперамент животного придал бы этим исследованиям особый интерес.

## РЕЗЮМЕ

Крупный рогатый скот вообще мало адаптирован к жаркому, засушливому климату, но индийский скот более тепловынослив, чем европейские породы. Различие это, вероятно, обеспечивается большим потоотделением и большей относительной поверхностью тела, а в поле — светлой окраской у устойчивых к теплу пород. Испарение с поверхности тела имеет важное значение. Хотя терморегуляторное полипноэ у крупного рогатого скота и наблюдается, количество тепла, отдаваемого через дыхательные пути,

составляет меньше чем  $\frac{1}{4}$  часть всего тепла, отдаваемого путем испарения. Хотя не выяснено, вызывает ли усиленная мышечная работа, связанная с тепловой одышкой, значительное повышение метаболической продукции тепла, но у теплоустойчивых пород терморегуляторное полипноэ меньше, чем у других.

Обычно потребление воды и диурез у крупного рогатого скота достигают значительных величин. Фактическая выносливость к лишению воды не выяснена. В этой связи наибольший интерес представляет изучение колебаний температуры тела, объема плазмы и крови, определение момента наступления взрывообразного подъема температуры, особенностей концентрации мочи и функции почек, а также реабсорбции воды из кишечного содержимого.

## ОСЕЛ

Крепконогий маленький ослик — одно из наиболее выносливых животных. Он обладает исключительной способностью находить себе корм в самых бесплодных местах, у него быстрый шаг, он может тащить на спине огромный груз и терпеливо, час за часом идти по жаркому иссохшему пути. В странах, где обычно пользуются ослиами, можно часто видеть мужчину, едущего на осле, свесив ноги, почти касающиеся земли, в то время как его жена идет позади с каким-нибудь грузом. Осел прекрасно сочетает в себе лучшие качества велосипеда и колесной тачки и является простым и удобным транспортным средством; он отлично переносит тяжелые грузы, а прокорм его фактически ничего не стоит.

Дикие ослы, африканский *Equus asinus* и азиатский *E. hemionus*, — степные животные, их ареал распространяется на засушливые области континентов. В своем сообщении о животных, обитающих в пустыне Гоби, Рой Чепмен Эндрьюс пишет, что дикие ослы были найдены в большом количестве «в тех частях пустыни, где не было никакой воды» [13]. Дикие ослы никогда не изучались с точки зрения способности существовать в безводных местностях. Что же касается домашних ослов, то, кажется, исследованию физиологов подверглись всего две особи. Один из них был использован группой Дилла в Неваде в 1930 г. с целью получения материала для сравнения с человеком [2, 106], другого изучала наша группа в Сахаре в 1950 г. для сравнения с верблюдом [301]. Таким образом, оба они изучались в некотором отношении попутно, но результаты, полученные на них, представляют существенный интерес. Хотя трудно делать общие выводы исходя из данных, полученных всего на двух животных, мы все же имеем хорошее представление о реакции осла на высокую температуру и дегидратацию и о его свойствах, делающих его столь подходящим для жарких и сухих стран.

Оба они — использованный Диллом и наш африканский осел-самец — были мелкими животными, едва тянули 100 кг, когда были сыты и напоены. Некоторые породы крупнее, например так



называемый испанский осел, используемый в муловодстве, но мелкие ослы, вероятно, ближе к их диким предкам, чем какая-либо иная форма. С полным основанием можно ожидать, что дикие ослы обладают такой же реакцией на жару и недостаток воды, как домашние, но выраженной, быть может, в еще большей степени.

### ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА

Если измерять у осла температуру тела каждый час в течение суток, мы обнаружим такие же колебания, как у верблюда, но менее отчетливые. Во время жаркого периода, когда осла поили один раз в день, ректальная температура его колебалась в пределах двух градусов, от  $36.4^{\circ}$  утром до  $38.4^{\circ}$  С вечером. Животное содержалось под открытым небом, полностью подвергалось действию жары и солнечных лучей, а температура воздуха днем регулярно превышала  $40^{\circ}$  С. Зимой ректальная температура осла варьирует в тех же пределах, с минимумом около  $36^{\circ}$  и максимумом несколько выше  $38^{\circ}$ . По-видимому, у осла имеется прекрасная терморегуляция, обеспечивающая поддержание постоянной температуры тела и в холод, и в жару.

Как ведет себя осел в условиях работы? В исследованиях на Боулдер Дэм в Неваде Дилл располагал молодой ослицей, или по-испански «бурро». Д-р В. Г. Холл, член экспедиции, рассказывал мне, что этот осел был любимцем и собственностью хозяина заправочной станции, который, кроме того, торговал и пивом. Животное любило пиво, и хозяин, заметив это, использовал эту склонность для привлечения туристов, которые останавливались и покупали ослу бутылку пива. Это было хорошей рекламой, которая чрезвычайно увеличивала торговлю. Осел хватал ртом бутылку за горлышко, поднимал голову, и пиво лилось ему прямо в глотку.

В основном опыте члены группы Дилла, 5 человек, по очереди отправлялись с ослом на двухчасовую прогулку, проделывая каждый раз круг около 6.4 км. Предварительно осла не поили 24 часа, и теперь он проходил около 32 км без воды. Его ректальная температура, которая измерялась в конце каждого тура, медленно повышалась с  $38.5$  до  $39.6^{\circ}$  С. И хотя осел шел без груза, но 32 км в жаркий летний день в пустыне — это длинный путь. Однако осел, по-видимому, без затруднения боролся с перегреванием.

Когда мы лишили питьевой воды нашего сахарского осла, суточные колебания его температуры значительно усилились. Утренний минимум утратил свою регулярность и стал, вероятно, на градус ниже, чем мы видели ранее; по мере нарастания дегидратации максимальная ректальная температура несколько увеличилась. Казалось, что  $39.3^{\circ}$  С — это верхний предел и дальнейшему подъему температуры осел противился. Это примерно на один

градус выше обычной дневной температуры, но на  $1.3^{\circ}$  ниже того, что достигается у дегидратированного верблюда. Кажется маловероятным, что осел вообще не способен вынести повышение температуры, превышающее  $39.3^{\circ}\text{C}$ ; легче предположить, что у него вариации температуры тела не используются для сохранения воды с той эффективностью, как у верблюда. Благодаря низким утренним температурам несомненно достигается некоторая экономия воды, так как часть поступающего в организм тепла задерживается в теле наподобие того, как мы видели это у верблюда. Но у верхнего предела температур осел больше похож на человека, который обычно сдерживает подъем температуры, но при дегидратации обнаруживает умеренный подъем ректальной температуры.

В одном случае мы наблюдали у нашего осла температуру выше  $39.3^{\circ}\text{C}$ . Это было на 4-й день опыта с дегидратацией: в полдень ректальная температура начала быстро расти и животное обнаруживало признаки неблагополучия и беспокойства. Когда температура достигла  $39.8^{\circ}\text{C}$ , казалось, что осел находится на грани взрывообразного повышения температуры; ему дали воды, и температура сразу понизилась, так как вода была прохладной, а через несколько часов животное оправилось и казалось совершенно нормальным.

### ПОТЕРИ ВОДЫ

**Механизм потоотделения.** У осла есть потовые железы на всей поверхности тела, он дышит через нос, и у него не бывает терморегуляторного полипноэ. Относительно его потовых желез известно немного, и величина испарения с кожной поверхности измерялась путем прикрепления пластырем к выбритым участкам кожи маленьких чашечек с поглотителем влаги, вес которых определялся до начала и после окончания опыта [269, 301]. Этот и подобные методы имеют некоторые недостатки, прежде всего потому, что они нарушают нормальный теплообмен между воздухом и данным участком кожи, температура которой сама может измениться. Однако «чашечный» метод хорош тем, что он прост, удобен и, несмотря на недостатки, все же дает полезную информацию. Мы проделали таким способом ряд определений потоотделения в области верхнего края лопатки, где шерсть была выбрита, чтобы можно было приклеивать чашку непосредственно к коже. Это место было выбрано потому, что здесь относительно легко прикрепить чашку так, чтобы при движениях животного она не смещалась и воздух не проникал бы через ее закраины.

Испарение при высоких температурах воздуха увеличивалось, однако определенной зависимости между обеими этими величинами не было. В этом нет ничего удивительного, так как температура воздуха сама по себе не является достаточно точным выражением общей тепловой нагрузки, в которую следует включить длинно-

волновую радиацию от солнца и почвы. Лучшее выражение интегрированной тепловой нагрузки мы могли получить путем применения термометра с зачерненным шариком, который помещался в центре зачерненной медной сферы, наподобие так называемого шарового термометра [42]. Измеренная таким термометром температура неподвижного воздуха является хорошим мерилем общей тепловой нагрузки. При ветре показания этого термометра сни-

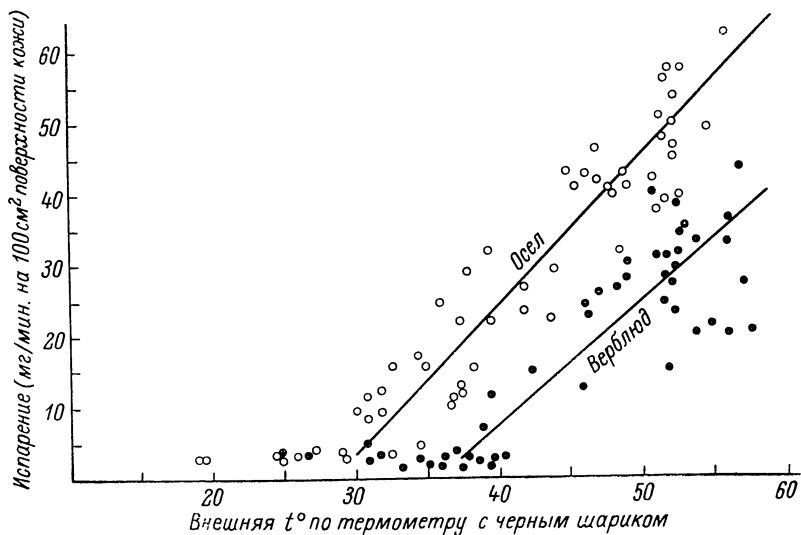


Рис. 17. Испарение с кожи лопатки у осли (кружки) и верблюда (точки) в отношении температур по термометру с зачерненной сферой. При данных условиях показания термометра могут служить приблизительным мерилем внешней тепловой нагрузки. Из: [301].

жаются, хотя фактически тепловая нагрузка животного даже возрастает (термометр с черным шариком, который показывает 50 или 60° С, будет охлаждаться, если мимо него протекает поток воздуха с температурой около 40°, но в аналогичной ситуации больше тепла будет проводиться из горячего воздуха к прохладной поверхности животного, чем поступило бы, если бы воздух был неподвижен).

Зависимость между величиной испарения и показаниями термометра с зачерненным шариком представлена на рис. 17. При низких температурах сделано слишком мало определений, чтобы выявить достоверную разницу между ослом и верблюдом. Перейдя некоторый переломный пункт, испарение повышается линейно с тепловой нагрузкой. Критическая точка, по-видимому, лежит где-то около 30° С для осли и между 35—40° С для верблюда. Наиболее сильное испарение, зарегистрированное у осли, равнялось приблизительно

0.6 мг на 1 см<sup>2</sup> в 1 мин., а у верблюда — 0.4 мг соответственно. Мы не уверены, что достигли предела возможностей потоотделительного аппарата. Для сравнения интересно отметить, что максимальное испарение у крупного рогатого скота, по данным группы миссурийских исследователей, составило 0.25 мг/см<sup>2</sup>/мин. [179], причем этот уровень был достигнут при значительно меньшей тепловой нагрузке.

**Объем и концентрация мочи.** Информация о количествах мочи у осла недостаточна. В нашем распоряжении был самец, с довольно скверным характером, особенно когда он не одобрял наших действий. Осел поворачивался и сразу лягался одновременно обеими задними ногами. Единственная возможность для получения проб мочи, которую мы смогли сыскать, — это было нанять арабского мальчика, который непрерывно пребывал в полной готовности с лабораторным стаканом в руках.

Почти неделю мальчик бдительно стоял на посту, и средний диурез осла варьировал в пределах 1.2—1.0 л, если животное ежедневно поили. Позднее, в периоде дегидратации, мы получили лишь случайные пробы, которые были надежно захронометрированы, и одна из них показала суточный диурез 451 мл — самая низкая величина, в точности измерения которой мы уверены. Объемы мочи были примерно такие же, как у верблюда, но поскольку верблюд весит втрое больше, можно сказать, что относительные величины диуреза у осла втрое больше, чем у верблюда.

Судя по концентрации мочи, в почечной функции осла нет ничего необычного. В общем концентрация калия высока, а натрия — низка, однако это отношение меняется при изменении соотношения данных солей в корме. Состав наиболее концентрированных проб представлен в табл. 9. Некоторые из них получены от дегидратированного животного, но подобные же пробы часто получались и при свободном доступе к воде.

Т а б л и ц а 9

Состав наиболее концентрированных проб мочи осла, собранных в периоды дегидратации

| Cl,<br>мэкв./л | Na,<br>мэкв./л | K,<br>мэкв./л | Мочевина,<br>мМ |
|----------------|----------------|---------------|-----------------|
| 529            | 272            | 230           | 315             |
| 346            | 340            | 312           | 261             |
| 466            | 1.1            | 465           | 158             |
| 376            | 210            | 283           | 559             |

Хотя данные концентрации электролитов значительно выше максимальных у человека, они не свидетельствуют об исключительно

высокой концентрационной способности почки осла. Многие животные пустыни могут образовывать значительно более концентрированную мочу, и даже многие не пустынные животные, как например собака, крыса, концентрируют мочу так же, как осел. Конечно, подробное изучение почечной функции у осла еще может вскрыть интересные детали.

Содержание воды в испражнениях. Помет осла содержит больше воды, чем верблюжий. На лабораторной диете, когда животное могло пить, он содержал 180 г воды на 100 г сухого вещества, в то время как у верблюда — только 109 г соответственно. К сожалению, мы не определили содержание воды в испражнениях осла, лишённого питьевой воды.

Испражнения осла не только содержат больше воды, но и выделяются в большем количестве. При одном и том же объеме корма осел (не жвачное животное) выделяет больше непереваренного материала. Осел выделяет за сутки на 100 кг веса тела около 720 г сухих фекальных материалов, содержащих 1300 г воды. Верблюд же образует всего 370 г сухого вещества испражнений, содержащих только 410 г воды. Иными словами, потеря воды с калом, если отнести ее к размерам тела, у осла в три раза больше, чем у верблюда.

### Величина общей потери воды

Зимой осел на сухом корме при ежедневном поении потреблял количество воды, равное 3.52% его веса. В тех же условиях верблюд выпивал 1.47%. Другими словами, осел при свободном доступе к воде выпивает вдвое больше, чем верблюд. Когда то и другое животное, оставаясь на сухом корме, лишалось воды, осел ежедневно терял 2.5% веса тела, а верблюд — только 1%. Зимой вода не расходуется на терморегуляцию, и только что приведенные цифры отображают основной минимум расхода воды у этих двух животных.

Если допустить на момент, что оба животных обладают одинаковой выносливостью к обезвоживанию организма, например могут потерять количество влаги, предельно равное 30% веса тела, то максимальное время, какое они могли бы прожить без воды, составит 12 дней для осла и 30 — для верблюда. Этот грубый подсчет предполагает, что потери воды сохраняются на равномерном уровне, что животные питаются сухим кормом и преобладает прохладная внешняя температура.

В естественных же условиях растения обычно содержат какое-то количество влаги, особенно зимой, и верблюд, по-видимому, сохраняет водный баланс и практически может оставаться без воды неопределенно долгое время. При кормлении суккулентной растительностью осел также способен обходиться без воды. Если ему требуется, скажем, 2 кг корма (сухой вес) и растения содержат

70% воды, количество свободной воды в корме превысит 4 л. По-видимому, именно поэтому дикие ослы в великих степях Азии и многие другие животные зимой не зависят от источников воды. Когда же приходит лето и растительность высыхает, потребность в воде увеличивается, тем более что возникают дополнительные потребности в воде на нужды терморегуляции; теперь и осел, и верблюд должны пить.

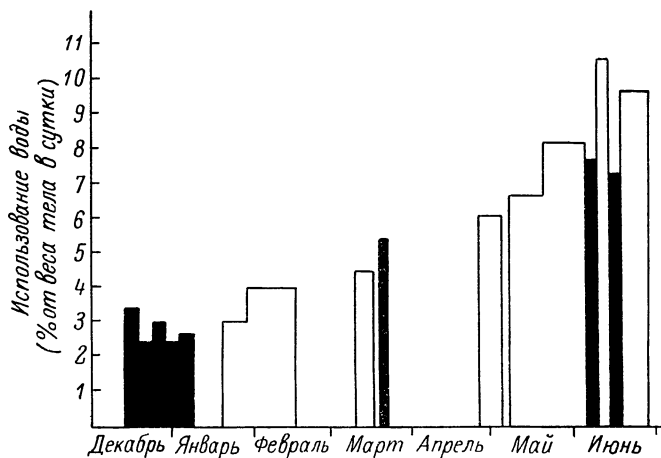


Рис. 18. Уровень расхода воды у сахарского осла летом значительно выше, чем зимой. Если периоды лишения воды (черные столбики) перемежаются с периодами ежедневного поения (белые столбики), становится очевидным, что дегидратация сопровождается лишь умеренным понижением расхода воды. Из: Шмидт-Нильсен и др. [299].

Летом потребность в воде резко нарастает, и ослу нужно в день количество воды, равное 8—12% его веса (рис. 18). У осла при лишении его питьевой воды ее расход несколько снижается по сравнению с тем, что он тратит при ежедневном поении, но эта разница не так значительна, как у верблюда, который при дегидратации способен снизить расход воды вдвое.

Вода, используемая для терморегуляции. Вычитая из общего суточного расхода воды количества ее, затраченные на образование мочи и выделенные с калом, а также на обязательное испарение через легкие и кожу в прохладное время, мы получим объем воды, используемой для рассеивания тепла. Такой подсчет дает величины, представленные графически на рис. 19, где показаны также и данные по человеку, полученные в пустынях Соединенных Штатов [5], в условиях, похожих, но, вероятно, не вполне идентичных тем, которые были в Сахаре. Из диаграммы видно, что осел использует для терморегуляции

в 4 раза больше воды, чем верблюд, но явно меньше, чем человек. Когда Дилл сравнивал осла и человека во время переходов по жаркой пустыне Невады, испарение составляло 1.33% веса тела у осла и 1.47 — у человека [106]. Эти цифры хорошо обоснованы, так как они получены в результате одновременного эксперимента.

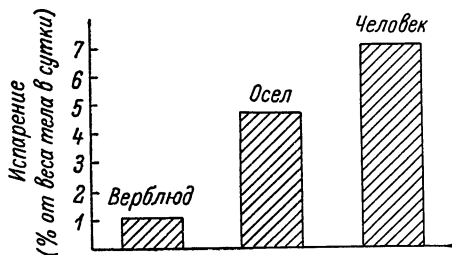


Рис. 19. Вода, используемая для терморегуляции летом, когда животные находятся под прямым воздействием солнца в Сахаре в июне. Цифры для верблюда и осла относятся к периодам, когда животные были лишены воды. Из: Шмидт-Нильсен и др. [299].

Частично различие в количестве воды, потребной ослу и верблюду, связано с тем, что осел в 4 раза меньше и поверхность его относительно больше. Если одно животное весит около 270 кг, а другое 95 кг, то поверхность тела осла относительно на 40%

больше, чем у верблюда. Тогда на единицу поверхности осел тратит втрое больше воды (а не в 4 раза, как на рис. 19), чем верб-

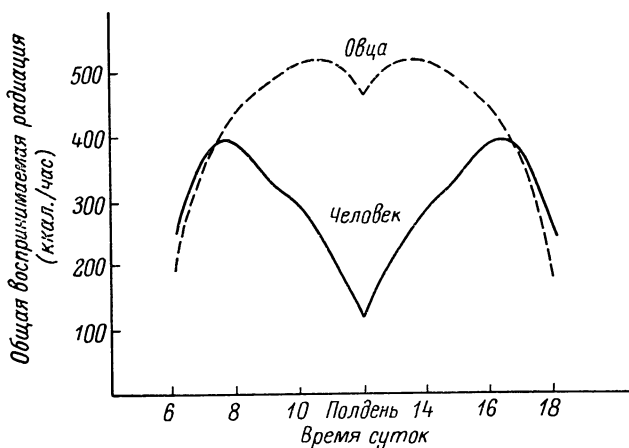


Рис. 20. Рассчитанный приход тепла прямой солнечной радиации у животного с горизонтальным положением тела (овца) по сравнению с вертикальным (человек). Расчет дан для летних условий, на 30-м градусе широты. Из: Ли [197].

люд. Такая разница в величинах испарения может быть приписана прежде всего двум факторам: осел имеет изолирующий слой шерсти менее толстый, чем у верблюда, и он не использует колебания температуры тела для сохранения воды в той мере, в какой это

способен делать верблюду. Еще одна из причин различия состоит, вероятно, в том, что наш осел в жаркое время продолжал стоять, а верблюду в течение всего жаркого времени дня лежит на одном месте, подобрав под себя ноги, уменьшая поверхность тела, подвергаемую непосредственному воздействию внешнего тепла.

Сходство в расходовании воды у осла и человека интересно в одном отношении: оно определяется двумя различиями, но действующими в противоположных направлениях. Осел имеет шерстный покров. Он тоньше, чем у верблюда, но служит лучшей защитой от поступления тепла извне, чем тонкая одежда человека. На прекрасном рисунке в книге Дилла [106] изображен человек, идущий рядом с ослом, сбросив рубашку, беспрепятственно подставляя солнцу верхнюю часть своего тела. Здесь разница явно в пользу осла; однако одновременно действует и другой фактор, но уже в противоположном направлении — это различие в положении тела, в позе человека и осла. Влияние позы на величину поверхности тела, подвергающейся воздействию солнечной радиации, меняется в течение дня, в зависимости от изменения высоты солнца. Значение этого фактора Ли подсчитал для человека и овцы [197], но мы можем с успехом применить эти результаты для сопоставления человека и осла (рис. 20). В течение того времени дня, когда солнечные лучи падают наиболее отвесно, животное с горизонтальной позой лишается преимуществ, которые ему дает лучшая изоляция поверхности кожи. Наличие этих двух факторов, действующих в разных направлениях, объясняет, почему осел и человек оказываются относительно в равном положении по расходу воды на теплорегуляцию.

### **Выносливость к дегидратации**

Осел обнаруживает почти ту же выносливость к потере воды, какую мы нашли у верблюда. И у того и у другого животного, по-видимому, отсутствуют признаки общих нарушений при потерях воды порядка 12—15% веса тела, т. е. при таких степенях дегидратации, которые у многих других млекопитающих вызвали бы катастрофический подъем температуры и смерть. У осла и верблюда потеря аппетита и признаки нарастающих нарушений обнаруживаются только при потере воды, равной 20% веса тела или более.

В двух случаях осел, оставаясь в летнее время 4 дня без воды, потерял 30% веса тела. Судя по его общему состоянию, он находился на грани начала острого подъема температуры, и можно было думать, что животное дошло до предела своей выносливости к дегидратации. Во всяком случае 30% веса — это потеря воды, чрезвычайно высокая по сравнению с другими животными и человеком. Другие животные умирают, вероятно, после потери 17—20% веса, даже при простой дегидратации. Но если она развивается в условиях жаркой среды, то взрывообразный подъем температуры наступает уже при потере около 12% веса [6].



## Жидкостные пространства при дегидратации

В опыте, где Дилл вызывал дегидратацию у осла, заставив его пройти в пустыне 20 миль, было обнаружено, что концентрация хлоридов плазмы у животного возросла на 12.4%. Это довольно близко соответствовало общей потере воды и говорило о том, что вода экстрацеллюлярной и интрацеллюлярной жидкости терялась в одинаковой степени. Исходя из данных, полученных при дегидратации человека, Дилл ожидал, что потеря воды плазмы крови будет относительно большей по сравнению с потерей общей воды организма, и это предположение не противоречило данным по измерениям хлоридов, ибо соли свободно проходят через стенки капилляров. Он был весьма удивлен, однако, увидев, что концентрация белков плазмы не возросла, чего можно было ожидать, если бы объем плазмы уменьшился. В качестве объяснения он предположил, что у осла «протеин, по-видимому, свободно выходит и входит сквозь стенки капилляров» [106]. Однако существует другое возможное и даже более вероятное объяснение. Прежде всего маловероятно, чтобы у какого-нибудь животного стенки капилляров были высоко проницаемы для белка; по моему мнению, отсутствие изменений концентрации белков плазмы попросту указывает, что ее объем поддерживается на нормальном уровне. Так как хлориды свободно входят и выходят через стенку капилляров, их концентрация в плазме должна быть одинаковой с экстрацеллюлярной жидкостью и служит хорошим показателем общей потери воды. У животного при нормальных физиологических условиях белки плазмы нужны для поддержания неизменности объема плазмы, как это мы показали на верблюдах (см. стр. 80), и Дилл нашел именно то, что и следовало ожидать. Его цифры не позволяют подсчитать относительные потери жидкости внеклеточного и внутриклеточного пространств; но легче допустить, что потери воды у осла происходят по тому же образцу, что у верблюда, чем думать о свободной проницаемости капилляров для белка.

Второй интересный вывод из результатов Дилла заключается в том, что хлориды плазмы, концентрация которых при дегидратации возрастает, возвращаются к исходному уровню после регидратации. Это означает, что пот у осла относительно свободно от хлоридов, во всяком случае по сравнению с человеком. Наш опыт в Сахаре, когда мы долгое время кормили нашего осла финиками и сеном, без специальной добавки солей к рациону, привел к тем же выводам. Ничего не указывало на сколько-нибудь заметные потери соли с потом, судя по тому, что концентрация хлоридов оставалась нормальной даже после периодов самого обильного потоотделения (после которого происходила регидратация). Собирать пробы пота для исследования у покрытого шерстью животного не так просто, как у человека, где помощь исследователю оказывает

сам объект исследования. Однако, если бы у осла потери соли с потом были сколько-нибудь значительны, можно было ожидать отложения кристаллов солей на шерсти. При обильном испарении пота в пустыне человек всегда остается сухим, потому что пот сразу испаряется, но кожа при этом покрывается кристалликами соли.

Растительоядные животные, природные корма которых содержат обычно мало хлористого натрия, вообще не могли бы позволить себе выделять много пота, если бы концентрация солей в нем была высока. Вероятно, травоядные, если они вообще потеют, обычно выделяют пот с низкой концентрацией солей, так что избегается ненужная утечка натрия и хлоридов с потом.

Растительоядные могли бы, конечно, продуцировать пот, в котором калий заменял бы натрий. Выделение через кожу облегчало бы функцию почек. Но выделяемые таким образом количества вряд ли значительны, судя по отсутствию солевых инкрустаций в шерсти. У одного из наших верблюдов мы сняли пинцетом с кожи шелушащийся эпидермис. Один грамм этого материала содержал: нерастворимого остатка (преимущественно эпидермальные клетки) 743 мг, хлоридов 127 мг, натрия 41 мг, калия 80 мг, неопределенных веществ 9 мг. Таким образом, отложенные на поверхности кожи соли имели молярные отношения натрия/калий =  $1/1.5$ , причем оба катиона находились в виде хлористых солей

## СПОСОБНОСТЬ ПИТЬ

После 20-мильного марша по пустыне и 36-часового лишения воды осел Дилла выпил 12.2 л за 5 мин. Это примерно в 10 раз больше того, что может выпить за то же время человек, как бы ни велика была его жажда. Наш сахарский осел, который имел примерно тот же вес, мог легко выпить 10 л за 70—80 сек., делая за это время только два вдоха. Рекорд был достигнут, когда он выпил 20.5 л за 150 сек., причем с первыми 10 л он справился за 73 сек.

По-видимому, осел обычно выпивает объем, близко соответствующий потере воды за время предшествующей дегидратации, и потери воды, равные 20% веса тела, восстанавливаются менее чем за 2 мин. При свободном доступе к воде осел не проявляет к ней интереса ни через несколько минут, ни через полчаса, ни через несколько часов после того, как он уже утолил жажду. Таким образом, животное, по-видимому, обладает поразительной способностью с абсолютной точностью восполнять дегидратационные потери жидкости.

Осел удовлетворяет жажду с такой быстротой, что вода еще не может успеть всосаться и разбавить кровь или другие жидкости тела. Очевидно, поглощение воды с большой точностью контролируется каким-то нервным механизмом, связанным с проглатыва-

нием воды, перистальтикой пищевода или, что еще более вероятно, с наполнением желудка. Ряд точных исследований механизмов, контролирующих потребление воды у собак и других животных, был выполнен в лаборатории Адольфа, и, может быть, кто-нибудь соблазнится продолжить эти исследования и на ослах.

Однако, если осел подвергается крайним степеням дегидратации, когда потери веса достигают 30%, он оказывается неспособным сразу выпить то количество воды, которое необходимо для полного возмещения потери. В двух подобных случаях осел сперва за несколько минут выпил 20.5 и 20.3 л (табл. 10). Следовательно, осел смог выпить количество воды, превышающее  $\frac{1}{4}$  часть веса тела; когда в течение следующих 2 часов предлагалась вода дополнительно, осел начинал пить снова, но выпивал опять-таки недостаточно для восстановления начального уровня гидратации. Вероятно, часть потери веса была связана с тем, что животное теряло аппетит и прекращало есть в последние 2 дня периода дегидратации, потому что оно быстро восстанавливало свой исходный вес, когда его начинали регулярно кормить и поить.

Т а б л и ц а 10  
Потребление воды ослом после 4 дней лишения воды в июне

| Количество дней без воды | Вес до дегидратации | Вес после дегидратации | Потеря веса |             | Выпито воды    |                                 |
|--------------------------|---------------------|------------------------|-------------|-------------|----------------|---------------------------------|
|                          |                     |                        | кг          | % веса тела | л              | % от веса тела при дегидратации |
| 4                        | 107.0               | 74.5                   | 32.5        | 30.4        | 20.5<br>(23.5) | 27.2<br>(31.5)                  |
| 4                        | 104.1               | 73.0                   | 31.1        | 29.9        | 20.3<br>(26.9) | 27.8<br>(36.8)                  |

П р и м е ч а н и е. Цифры в скобках обозначают общий объем воды, потребленный в течение 2 часов. Немедленное потребление воды, менее чем за 5 мин., показано без скобок.

Забавный небольшой инцидент показал, что осел, поглощая 20.3 л, выпивает действительно максимально возможное для него количество. Когда он проглотил это огромное количество воды и сделал несколько неверных шагов, он не смог удержать весь выпитый объем воды, и небольшое ее количество, примерно 50 мл, брызнуло струйкой из анального отверстия животного. Это для нас было совершенно неожиданно, но, к счастью, животное стояло на бетонном полу, и проба этой жидкости не была потеряна. Анализ ее показал, что соли в ней были не больше, чем в питьевой воде. Значит, она не была какой-нибудь жидкостью тела. Вероятно, осел заполнил весь желудочно-кишечный тракт, вплоть до анального сфинктера, таким количеством воды, которое он только мог удержать. Но когда он двинулся с места, то уже

не мог сдерживать всю воду целиком и потерял немножко этой драгоценной жидкости.

Быстрое разведение крови и других жидкостей тела, когда вводятся столь значительные объемы воды, должно создавать для животного значительное напряжение. Несомненно, что вода, находясь в соприкосновении фактически со всей поверхностью желудочно-кишечного тракта, должна всасываться с огромной быстротой, вызывая крутое снижение концентрации жидкостей тела. Такое разведение могло бы вызвать у других животных тяжелую водную интоксикацию и смерть, но прямые сравнения такого рода затруднительны, прежде всего потому, что другие животные вообще не могут выдерживать подобные степени дегидратации. У осла любая внезапная регидратация не вызывает патологических эффектов, и полное распределение поглощенной воды, судя по изменениям концентрации плазмы, видимо, происходит менее чем за 8 часов.

Очевидно, способность быстро и полностью удовлетворять потребность в воде имеет для животного важнейшее биологическое значение. Хищники охотно скрываются в засаде близ мест водопоя, и животное, которое может полностью удовлетворить жажду за минуту-две и быстро удалиться, имеет величайшее преимущество. Верблюд способен выпить относительно так же много, как осел, но это занимает много больше времени; животное пьет не торопясь и часто проводит у водопоя 10—15 мин., делая паузы и оглядываясь. Очевидно, домашний верблюд далеко отошел от форм поведения, которые были свойственны его диким предкам, или же ему не было нужды опасаться хищников так сильно, как мелким травоядным.

## Р Е З Ю М Е

Осел мало изучен, и сделанные выше заключения являются исходными, так как в основном они получены всего на одном животном.

В том случае, если осел не использует воду для терморегуляции, он потребляет ее примерно в  $2\frac{1}{2}$  раза больше, чем верблюд. Летом, когда вода нужна для регуляции тепла, потребность в ней у осла в 3—4 раза выше, чем у верблюда.

Главные причины большого расходования воды у осла следующие: а) менее выраженные суточные колебания температуры тела; б) более тонкий шерстный покров; в) поведенческие реакции, ограничивающие поступление тепла в организм, не выражены так резко, как у верблюда.

Осел, как и верблюд, обладает исключительной выносливостью к дегидратации организма, выдерживая потери воды, равные 30% веса тела.

Осел выделяет относительно большое количество испражнений, так как корм не переваривается у него столь полно, как у жвачных. Содержание воды в помете также выше, в результате чего он теряет ее этим путем в три раза больше, чем верблюд. Потеря воды с мочой больше, чем у верблюда.

Имеющиеся данные показывают, что объем плазмы у осла при дегидратации удерживается относительно хорошо. В этом, по-видимому, одно из объяснений его высокой устойчивости к потере воды.

Способность осла к питью поражает: за несколько минут он может выпить воды более  $\frac{1}{4}$  его веса. Объем выпиваемой воды, видимо, точно обусловлен степенью дегидратации и гипергидратация не возникает.

## ОВЦА

Одомашнивание овец началось, вероятно, около 8000 лет тому назад в Малой Азии [117]. Теперь разнообразные породы овец разводятся начиная от Исландии с ее холодным атлантическим климатом и до жарких аридных областей Сахары. Из множества различных пород лишь немногие были предметом систематического изучения, главным образом британских и австралийских исследователей. Естественно, эти исследования ограничивались по преимуществу породами, имеющими наибольшее значение для продукции шерсти и мяса. Фактически ничего не известно о физиологии генетически менее уточненных пород короткошерстных сахарских животных, египетской жирнохвостой овцы и курдючных овец Ближнего Востока. Многие из них разводятся в низко продуктивных и резко засушливых пограничных с пустыней областях, и, по всей вероятности, они легче выносят плохие условия кормления и поения, чем европейские породы. То же, вероятно, относится и к породе овец, которую разводят североамериканские индейцы в жарких и засушливых областях юго-запада Соединенных Штатов — к навахской овце. Эта порода сформировалась позднее, чем типы пород Старого света, однако можно ожидать, что навахские овцы уже хорошо адаптировались к аридным условиям.

Породные различия у овец, вероятно, значительны, даже у относительно близких европейских пород. Например, в жару мериносы пьют в два с лишним раза меньше, чем некоторые другие европейские породы при тех же условиях кормления [95]. Интересно, что мериносы — это порода, выведенная в засушливой части Испании — в Андалузии. Она имеет длинную шерсть, так же как и овцы шотландских хайлендов (высокогорий) и других холодных североатлантических стран. Было бы весьма заманчиво получить сравнительные характеристики некоторых короткошерстных тропических и пустынных пород, включая жирнохвостых и курдючных овец.

Стоит отметить, что родственники домашней овцы — это, скорее, горные животные, чем обитатели степей и пустынь. Тем

не менее среди овец мы находим самые устойчивые к жаре и засухе организмы из животных среднего и крупного размера, которых превосходят в этом отношении только верблюды и некоторые дикие антилопы и газели.

### ТЕПЛОРЕГУЛЯЦИЯ У ОВЕЦ

Ли [196], подвергая воздействию высоких температур различных домашних животных, пришел к заключению, что овца — самая выносливая из них. Мериносовые овцы выдерживали 7 часов в помещении, нагретом до  $44^{\circ}\text{C}$  при относительной влажности 65%, но овцы не могли переносить уже  $41^{\circ}$ , если влажность повышалась до 75%. В течение этого опыта частота дыхания с начальных 30 дыханий в минуту возрастала до 240, а ректальная температура — с величины, близкой к  $38^{\circ}$ , поднималась до  $41^{\circ}$  и выше. Дальше дыхание с закрытым ртом переходило в пантинг с открытым ртом, принимало характер терморегуляторного полипноэ, ректальная температура повышалась почти до  $42^{\circ}\text{C}$ , и создавалось впечатление, что животное подошло к пределу возможности существования в качестве интегрированного организма. При этом частота пульса изменялась поразительно мало: всего лишь с частоты около 40 до 50 ударов в минуту. Кроме того, оказалось, что на частоту пульса не влияют сколько-нибудь значительно изменения в питьевом режиме животного.

У овец в Куинсленде в летнюю жару и засуху наблюдаются колебания суточной температуры тела лишь на  $1.5\text{—}2^{\circ}\text{C}$  [209]. Это меньше даже минимальных колебаний, наблюдаемых у верблюда. Такая устойчивость температуры достигается путем испарения воды, главным образом с дыхательных путей. Дальнейшее изучение мериносов в Джулиа Крик в центральном Куинсленде показало, что у них в середине лета ректальная температура держится на уровне  $40.1 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ , а зимой  $39.6 \pm 0.3^{\circ}$ . Хотя различия между жарким летом и прохладной зимой оказались статистически достоверными, они не очень велики. У овец, стоящих на солнце при температуре воздуха  $41.6$  и  $43^{\circ}\text{C}$ , ректальная температура поднимается до  $41.6^{\circ}$ . Зимой же температура тела в полдень не превышает  $40^{\circ}$  [210].

Такие относительно малые колебания температур показывают, что овца обладает хорошей терморегуляцией как при высоких, так и при низких температурах.

**З а в и с и м о с т ь т е п л о р е г у л я ц и и о т к о р м л е н и я.** Обсуждая вопросы терморегуляции, следует упомянуть об одном существенном отличии между домашними и дикими животными. Домашние подвергались селекции на высокую продуктивность, уровень которой по экономическим соображениям не должен был снижаться и в жаркое время, летом. Чтобы животное было высоко продуктивным, его нужно хорошо кормить, а вы-

сокий уровень кормления неблагоприятен с точки зрения теплоустойчивости. Для дикого животного пустыни лето — это наиболее трудное время, когда недостает корма и воды. Но когда этот период минует, на изобильных зимних пастбищах создаются благоприятные условия для размножения и роста молодняка. Однако и

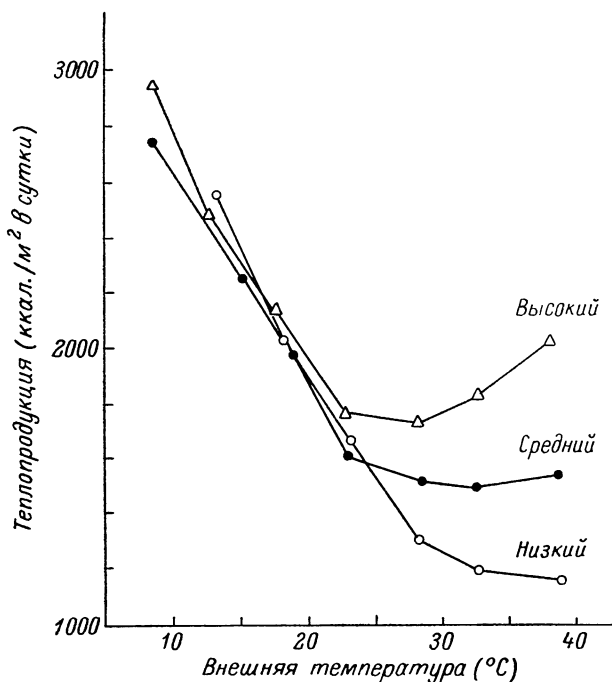


Рис. 21. Величины обмена у овцы при разных уровнях кормления в условиях низких температур идентичны. Однако при высокой внешней температуре продукция метаболического тепла выше у овцы при обильном кормлении. Из: Армстронг и др. [16].

ограниченность кормов летом создает для животных определенные преимущества.

Значение уровня кормления для метаболической теплопродукции ясно показано на рис. 21. При низкой температуре эта овца (которая была коротко острижена) обнаруживала повышение теплопродукции, что было необходимо для поддержания температуры тела. Уровень кормления здесь не имел значения; количество энергии, необходимое для того, чтобы поддерживать температуру тела, не защищенного шерстью, было одно и то же при высоком, среднем и низком уровнях кормления. Интересные различия обнаружились в иной температурной зоне, при высокой температуре среды. Ока-

залось, что при высоком уровне кормления теплопродукция усиливается, а при постепенном снижении интенсивности кормления падает и теплопродукция. Овца при ограниченном кормлении оказывается в условиях, которые напоминают существование дикого животного летом в пустыне, когда количество кормов и их качество снижаются. Недостаток хорошего корма сам по себе снижает внутреннее образование тепла и следовательно — количество тепла, которое необходимо рассеивать путем испарения воды.

### Руно как защита от жары

У овцы обильный шерстный покров (руно) создает такую же защиту от высоких внешних температур, как и у верблюда. Когда овца стоит на солнце, поверхность ее шерсти может резко нагреваться, и у кончиков волос температура достигает  $87^{\circ}\text{C}$  [209]. Хотя эти измерения температуры производились маленькими стеклянными термометрами, я верю в их достаточную точность, так как сам часто наблюдал у верблюдов на поверхности меха температуры порядка  $80^{\circ}\text{C}$  при измерении радиометром. Сальная шерсть овцы становится много грязнее и темнее, чем мех верблюда, и, вероятно, поглощает большую долю солнечной радиации в видимой части спектра.

При высокой температуре у кончиков волос температура кожи равнялась  $42^{\circ}\text{C}$ , другими словами, четырехсантиметровый слой шерсти поддерживал температурный градиент в  $45^{\circ}$  между поверхностью шерсти и кожей. Очевидно, толщина руна является важнейшим фактором, ограничивающим приток тепла извне при наличии столь крутого градиента.

Лучший способ убедиться в защитной роли шерсти — это удалить ее. При более умеренных температурах, когда внешняя температура ниже, чем температура тела овцы, выведение тепла проведением и радиацией при отсутствии руна будет повышаться. Это наблюдалось, как и следовало ожидать, также и при внешней температуре  $30^{\circ}\text{C}$ . Овца, остриженная возможно коротко, так, чтобы длина оставшихся волосков была порядка 1 мм, испаряла лишь половину воды, которую тратила нестриженная овца с десятисантиметровым руном. При повышении внешней температуры до  $38^{\circ}$  величины испарения стриженной и нестриженной овец стали одинаковы [57]. В этот момент внешняя температура почти совершенно точно сравнивалась с внутренней; это значит, что притока тепла извне, сквозь руно, не было и величина испарения была адекватна метаболической теплопродукции.

При более высоких внешних температурах защитное значение шерсти становится важным и нестриженная овца оказывается в лучшем положении. Это было показано убедительными данными многих исследователей. Например, Ли [197] нашел, что наличие руна предотвращает повышение ректальной температуры и учащение



дыхания, когда овца подвергается воздействию высокой температуры в жаркой термокамере.

При изучении овец в полевых условиях, когда они находились на солнце, были получены совершенно ясные результаты (табл. 11). При стрижке удалась загрязненная поверхность шерсти, и отражательная способность нижних, чистых слоев шерсти оказалась значительно выше. В связи с этим температура на светлых кончиках волос у недавно остриженной овцы была много ниже, но так как слой шерсти стал тоньше, температура кожи по сравнению с нестриженной овцой повысилась. Ректальная температура у овец существенно не отличалась, но стриженная могла поддерживать такой же уровень температуры лишь путем двукратного учащения дыхания по сравнению с нестриженной.

Т а б л и ц а 11

Зависимость дыхания у овцы от наличия шерстного покрова. Из [210]

После стрижки овца лишается изоляции от высокой температуры внешней среды, и животное должно теперь учащать дыхание значительно сильнее (последняя колонка), чтобы предупредить подъем ректальной температуры

*Наблюдения проводились в полевых условиях на овце, находившейся на солнце*

|                    | Длина<br>шерсти,<br>мм | Отражае-<br>мость | Температура, °С            |      |                 | Частота<br>дыхания |
|--------------------|------------------------|-------------------|----------------------------|------|-----------------|--------------------|
|                    |                        |                   | на кончи-<br>ках<br>шерсти | кожи | ректаль-<br>ная |                    |
| Нестриженная . . . | 35—40                  | 0.18              | 76                         | 42.5 | 40.2            | 108                |
| Стриженная . . .   | 5—8                    | 0.36              | 53                         | 45   | 39.8            | 230                |

Если воды для питья достаточно, стрижка не имеет для овец особого значения, но если они пасутся на обширных пастбищах со скудной, редкой растительностью, то стрижка, повышая потребность в воде, становится неблагоприятным условием. Длинные и частые перегоны к водопоям требуют затрат энергии и отнимают время от пастбы; вероятно, выгодно было бы пересмотреть вопрос о порядке стрижки с точки зрения ее влияния на продуктивность и экономию воды. Эти же соображения относятся и к верблюдам, так как кочевники стригут своих животных весной. Можно точно сказать, что подобная практика — не в интересах экономии воды летом.

**Испарение через дыхательные пути  
или потоотделение?**

Выше мы видели, что у овец степень тепловой нагрузки отражается на частоте дыхания. Однако известно, что у овец есть и потовые железы. Таким образом, здесь мы встречаемся с тем же вопросом, что и при наблюдениях над крупным рогатым скотом: каково относительное значение испарения с кожи и с дыхательных путей?

Этот вопрос обсуждался многократно [68, 196, 274]. Наблюдения на корриедельской овце (порода не очень теплоустойчивая) показали, что при 40° С она испаряет воды через кожу вдвое больше, чем через легкие [184]. Однако последующие исследователи не смогли подтвердить, что значение кожи столь велико. Прежде всего оказалось, что температура кожи (под руном) выше, чем температура тела [209, 210]. Следовательно, поток тепла должен направляться от кожи в глубину, а не в противоположном направлении. И если овца сохраняет своей тепловой баланс, что в действительности в летнюю пору и происходит, она вынуждена испарением с дыхательных путей удалять не только метаболическое тепло, но и тепло, поступающее извне, через кожу. Хотя, если температура кожи выше, чем температура тела, метаболическое тепло не может двигаться к коже для рассеивания путем отделения пота, но некоторый объем воды может испаряться и в этих условиях и удалять известное количество тепла. В действительности так это и происходит: часть тепла, поступающего извне сквозь слой руна, рассеивается на поверхности кожи и лишь некоторая его доля проникает в тело.

Т а б л и ц а 12

Сравнение функции потовых желез у овец, крупного рогатого скота и человека, которое указывает на наличие огромных различий в их активности. Из [68]

Величины производительности потоотделения у крупного рогатого скота и человека взяты максимальные из имеющихся в литературе

|                  | Потовые железы                  |  | Величина потоотделения |                              | Отношение потоотделения на 1 железу в час к объему железы, мг/час/мм <sup>3</sup> |
|------------------|---------------------------------|--|------------------------|------------------------------|---|
|                  | количество на 1 см <sup>2</sup> | объем секреторной части, мм <sup>3</sup> | на 1 железу, мг/час    | всего, г/м <sup>2</sup> /час |   |
| Овцы             | 290                             | 0.004<br>(0.001—0.008)                   | 0.01                   | 32                           | 2.5   |
| Европейский скот | 1000                            | 0.010<br>(0.006—0.015)                   | 0.06                   | 588                          | 6.0   |
| Человек          | 150                             | 0.003                                    | 1.3                    | 2000                         | 433   |

Особый интерес представляют повейшие данные Брука и Шорта [68] по изучению потерь воды через кожу. Эти исследователи определяли общее испарение через кожу у разных пород овец, а в качестве контроля использовали четырех меринсовых овец с врожденным отсутствием потовых желез. Это позволило им установить, какое количество воды нормально проходит через кожу овцы при

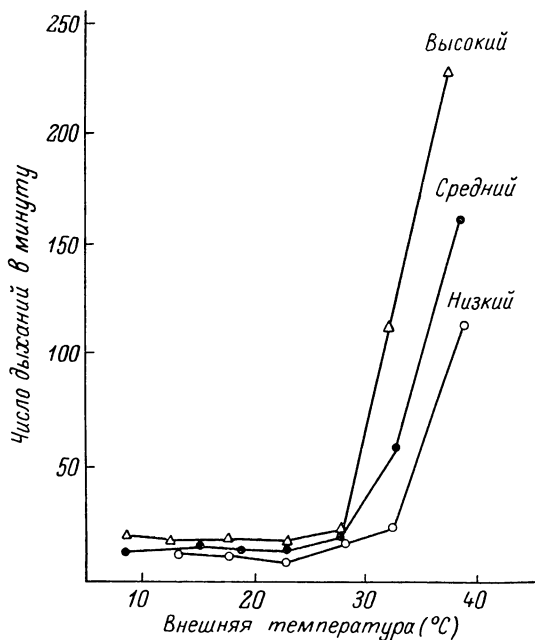


Рис. 22. Частота дыхания у овцы резко увеличивается при высокой внешней температуре. Большое повышение ее у овцы с высоким уровнем кормления обусловлено тем, что у такой овцы выше продукция метаболического тепла: Из: Блэкстер [56].

высоких температурах при отсутствии потовых желез. Вычитая полученные величины из общей величины кожного испарения у нормальных овец, они имели возможность установить с достаточной точностью количество воды, выходящей на поверхность кожи в результате активной деятельности потовых желез. Эти результаты они суммировали в весьма выразительной таблице (табл. 12).

Эффективность полипноэтического механизма подтверждена многими наблюдениями в условиях тепловой нагрузки. Некоторые измерения показывают [196], что дыхание при этом становится поверхностным и терморегуляторное полипноэ не сопровождается

значительным увеличением легочной вентиляции. Усиленно вентилируются лишь верхние отделы дыхательных путей, где и происходит основное испарение воды. Выраженная и тонко регулируемая зависимость частоты дыхания от внешней температуры показана на рис. 22.

По современным данным, у овцы для рассеивания тепла при высоких температурах важнейшее, первоочередное значение имеет полипноэтический механизм. В этом отношении она отличается от верблюда, который, несмотря на значительную толщину мехового покрова, использует для рассеивания тепла прежде всего потоотделение. Дыхание у верблюда в условиях тепловой нагрузки остается медленным, 10—18 раз в минуту, а у овцы может превышать 270 [59], и у ягнят — даже 400 в минуту [210].

### Функция почек

**Количество мочи.** При использовании воды для экскреции наиболее важными показателями являются объем и концентрация мочи. Хотя имеется большое количество работ, посвященных поедаемости корма и выделению испражнений и мочи у овец, исследования в условиях жарких аридных зон весьма немногочисленны. В полевых условиях трудно проводить точный количественный учет экскретов, и так как главной целью большинства этих исследований были поедаемость корма и продуктивность, чисто физиологическим исследованиям овец в экстремальных климатических условиях придавалось лишь второстепенное значение.

Многие австралийские исследователи осознали важность широкого физиологического подхода для работы с домашними животными. Макфарлан как раз один из тех, кто имел возможность проводить свои исследования без необходимости получения непосредственных практических результатов, и его группа представила большой материал по основам физиологии овцы в пустыне.

В полевых условиях в жаркое время Макфарлан [209] нашел, что овца, лишенная воды на 5 дней, выделила за это время 1680 мл мочи, или 336 мл в день. В начале опыта количество мочи было больше (585 мл) и снизилось до 130 мл к 5-му дню. По всей вероятности, последняя цифра составляет минимальный объем мочеотделения, совместимый с нормальной функцией почки. Вес подопытных овец составлял в среднем 50 кг, следовательно, диурез на единицу веса был примерно такой же, как у наших лабораторных верблюдов, которые весили в 5 раз больше и выделяли при дегидратации около  $1/2$  л мочи в сутки. Единственная разница в том, что верблюд, если его поят каждый день, существенно мочеотделение не увеличивает, между тем как у овцы при регулярном поении количество мочи увеличивается во много раз.

В полевых условиях при свободном доступе к воде у мериносов на сухом корме мочеотделение равнялось  $1.34 \pm 0.65$  л за 24 часа зимой и соответственно  $0.73 \pm 0.39$  л летом. Другими словами, летом диурез составлял лишь половину зимнего [209]. Овца, несмотря на возможность свободного доступа к воде, резко снижает объем диуреза в период, когда необходима активная терморегуляция путем испарения. Интересные противоположные данные были получены на гибридных овцах в Шотландии. При воздействии внешней температуры  $38^\circ\text{C}$  мочеотделение увеличилось у них во много раз по сравнению с тем, что выделяли они при низких температурах [56]. Эти результаты напоминают данные относительно сверхизбыточного питья при высокой температуре у некоторых коров (см. стр. 95). Предполагается, что овцы пытались охладить свой организм, поглощая количества воды, намного превосходящие то, что нужно для экскреции мочи и испарения. В данном случае трудно дать, однако, обоснованное объяснение различий между шотландскими и австралийскими овцами, так как, кроме температуры питьевой воды, здесь надо учитывать и уровень кормления (от которого сильно зависит потребление воды), породные различия овец и ряд других факторов, могущих иметь значение.

Имеется интересное сообщение Ивенса [119] о различиях объемов выделяемой мочи, видимо, обусловленных генетически. Среди шотландских черноголовых овец некоторые, обозначаемые как ЛК, имеют низкое содержание калия в эритроцитах по сравнению с высоким содержанием его у других, обозначаемых как НК. Типы ЛК и НК определены генетически, и Ивенс нашел, что они выделяют совершенно различные объемы мочи при одинаковом кормлении и водном режиме. ЛК образует в сутки 524 мл, и НК соответственно 734 мл.

Ивенс считает, что изучение наследственности овец, подвергающихся периодическому воздействию засухи или живущих в полупустынных зонах, имеет специальный интерес. Его наблюдения проводились на овцах, которые имели свободный доступ к воде. Остается неизвестным, определяется ли минимальный объем мочи также генетическими чертами.

**К о н ц е н т р а ц и я м о ч и.** Высшая концентрация мочи у дегидратированных овец по Макфарлану равнялась 3.19 осмоля (осм.). Концентрация плазмы при этом также повышена и доходит до 0.42 осм. Таким образом, отношение концентраций моча/плазма ( $u/p$ ) было равно 7.6. Это отношение является мерилом, указывающим, насколько моча более концентрирована, чем плазма, и свидетельствует, что почка овцы в этом отношении достаточно эффективный орган. У человека  $u/p$  осм. может быть 4.2, но для исключительно эффективной почки африканской песчанки — *Psammomys obesus* — (см. стр. 208)  $u/p$  осм. может достигать 17. Почка овцы далеко отстает от этого рекорда, однако ее можно рассматривать как орган, вполне подходящий для того, чтобы

выделять продукты экскреции с малым расходом воды. (В следующей главе вопрос о концентрирующей способности почек будет рассмотрен более детально).

Изучение почечной функции овцы в жаркой среде обнаружило некоторые интересные особенности [207]. Гломерулярная фильтрация летом примерно вдвое выше, чем зимой. Наибольшие колебания у одного и того же животного равнялись 138 и 40 мл/мин. Это различие не обусловлено острым воздействием высокой температуры, так как внезапное температурное воздействие в течение 4 часов не влияет на величину фильтрации. Кроме того, если действие тепла сопровождается дегидратацией, фильтрация даже снижается, т. е. эффект противоположен тому, что наблюдается в естественных летних условиях.

В то время как объем фильтрации заметно варьирует в зависимости от сезона, соответствующих изменений почечного плазматочка не происходит. Обычно в моче овцы концентрация натрия низка и калия высока. Это понятно у растительноядного животного, корм которого богат калием при низком содержании натрия. Концентрация натрия в моче может быть ниже, чем 1 мэкв./л [209]. Калий активно секретруется почечными канальцами, что опять-таки целесообразно для растительноядного животного.

Когда при тепловой нагрузке дыхательный объем увеличивается, это сопровождается прогрессирующим увеличением экскреции натрия, и отношение натрий/калий в моче нарастает [211]. Это противоположно тому, что имеется у человека, где тепловой стресс сопровождается почечной задержкой натрия. Следовательно, экскреция натрия почкой в условиях перегревания связана с тем, каким способом организм расходует воду для охлаждения. У человека, выделяющего соленый пот, почка задерживает натрий. Овца, у которой испарение идет путем терморегуляторного полипноэ и жидкость испаряется с дыхательных путей без потери соли, натрий почкой экскретируется.

Канальцевая секреция парааминогиппуровой кислоты (ПАГ), как было обнаружено, у овцы очень высокая, вдвое выше, чем у других млекопитающих. Это не является неожиданным, так как многие растения содержат бензойную кислоту и другие подобные соединения, которые выделяются в виде гиппуровой кислоты и ее дериватов. Благодаря высокому содержанию гиппуровой кислоты в лошадиной моче именно из нее она и была впервые выделена (отсюда и ее название); совершенно понятно, что почки травоядных обрабатывают это вещество более эффективно, чем почки хищников (кошки, собаки) или человека.

Выносливость к соленой воде. В рекомендациях различных австралийских властей по вопросу о максимально допустимых пределах солености воды для водопоев скота имеются значительные различия [249]. Почти все считают, что овцы более выносливы к содержащей соль воде, чем другие домашние

животные, и по степени выносливости их располагают следующим образом: овца, крупный рогатый скот, лошадь, свинья. Рекомендации для разных районов отличаются, но высшая разрешенная соленость составляет для овец 2.5% поваренной соли, 2.0% для крупного рогатого скота и 1.5% для лошадей и свиней.

Если животное использует воду для терморегуляции, вопрос о максимально допустимой солености питьевой воды следует рассмотреть под несколько иным углом. Если часть поглощенной воды подвергается «дистилляции», ее минеральный остаток должен быть выведен из организма в меньшем количестве воды. Например, если половина выпитой воды испарилась с потом, другая половина должна быть использована для экскреции содержащихся в воде минеральных веществ в концентрации вдвое большей, чем та, в которой они были введены. Так как предел для минеральных веществ определяется концентрирующей способностью почек, важное значение приобретает отношение между исходным количеством введенной воды и объемом воды, который остается после использования части ее для испарения. Поэтому, если летом испарение велико, то уже относительно низкое содержание солей в питьевой воде может быть непереносимым. Зимой же, когда вода не тратится на испарение для нужд терморегуляции, вода с таким же количеством солей будет для животного приемлемой и безвредной.

Почки млекопитающих не могут в сколько-нибудь заметной степени увеличить путем тренировки свою концентрирующую способность. Мало вероятно, чтобы животное могло «научиться» выводить продукты экскреции более эффективно, чем это присуще данному виду или породе. С другой стороны, мы ничего не знаем относительно возможности увеличения объема солей, выделяемых с потом. По-видимому, общепринято мнение, что у овцы через кожу выделяется очень мало солей, если они вообще выделяются; то же относится и к крупному рогатому скоту. Количественных исследований выделения солей через кожу у домашних животных не существует. Мы знаем, что содержание соли в поте у человека может очень сильно меняться под влиянием самых различных факторов, например, в зависимости от степени акклиматизации, величины продукции пота и проч., и относительно содержание различных ионов в нем также может заметно меняться. Механизм потоотделения у человека настолько отличен от большинства домашних животных, что пользоваться здесь аналогиями немыслимо, и потому возможную роль кожного выделения солей придется изучать непосредственно у крупного рогатого скота и овец.

Длительная выносливость овец к питьевой воде, содержащей хлористый натрий, сернокислый натрий и сернокислый магний, изучалась систематически [248, 250, 251]. В опытах, длившихся 15 месяцев, поение овец водой, содержащей 1% хлористого натрия, не принесло заметного вредного эффекта, при 1.5% такие эффекты

отмечались у части овец, 2% были вредны для всех подопытных животных. Общей реакцией овец было увеличение количества выпиваемой воды по мере возрастания ее солёности, и некоторые овцы поглощали ежедневно в течение 1—10 недель 170—230 г соли. Такое сверхобильное питье имеет одно преимущество: если объём испарения один и тот же, то при обильном питье он составит относительно малую часть вводимого объёма. Следовательно, чем больше воды выпито, тем относительно меньшее повышение концентрации последует в результате испарения. Почкам легче справиться с выведением больших объёмов умеренно концентрированной мочи, чем экскретировать небольшой объём, но с более высокой концентрацией.

Добавление к воде сернокислого натрия или хлористого магния давало некоторый неблагоприятный эффект и порой вызывало диарею. Максимальная концентрация сульфата, не вызывавшая неблагоприятного эффекта у овец, равнялась 0.5% сернокислого натрия в 0.9-процентном растворе хлористого натрия. По-видимому, было бы интересно детально изучить у овец и также у верблюдов почечное выделение сульфатов.

### Дегидратация и выносливость к лишению воды

В полевых опытах, проведенных группой Макфарлана в жарких засушливых районах центрального Куинсленда, овцы оставались без воды в течение 5 дней. Находясь летом на солнце, они получали полностью весь рацион кормов; потому дополнительная нагрузка, связанная с необходимостью добывать себе корм на пастбище, у животных отсутствовала. У этих овец средний вес тела уменьшился с 50.3 до 38.5 кг, или на 23% [209].

Макфарлан рассказывал мне, что наблюдалась значительная разница между выносливостью к жаре овец, изучаемых в его лаборатории, и таких же овец в полевых условиях. В лабораторных опытах овцы после трехдневного воздействия температуры 41° С теряли только 20% веса, в полевых же экспериментах потеря веса могла превосходить 31%. Конечно, условия не вполне сравнимы, так как в лаборатории они были стабильны и распределение тепловой нагрузки во времени совсем иное, чем в течение суточного цикла в поле, с интенсивной радиационной нагрузкой днем и прохладной ночью. Частично потеря веса несомненно связана с расходом тканевых материалов. Овца относительно небольшое животное, и ее обмен настолько высок, что может дать заметную потерю веса за несколько дней голодания.

Потери веса куинслендских овец за сутки были примерно того же порядка, что у осла в Сахаре, но точное сравнение здесь вряд ли возможно, потому что мы не располагаем полными сведениями о всех условиях окружающей среды в периоде, когда животные были лишены воды. При всем сходстве, условия тепловой нагрузки



в Сахаре были более суровыми, чем в Куинсленде. Осел мог выдержать без воды 4 дня, потеряв при этом 30% веса тела, но он, конечно, не выдержал бы еще день или два. Пока нельзя решить, зависят ли различия между овцой и ослом от того, что климатические условия в Куинсленде были менее тяжелыми, или от того, что овцы медленнее теряли воду. Я думаю, что имело значение и то и другое, так как овцы с их толстым слоем шерсти лучше защищены от проникновения тепла извне. Недостатком овец по сравнению с ослом являются относительно меньшие размеры тела. На этих двух животных, вероятно, удобно было бы изучить преимущества терморегуляции путем образования пота или испарения жидкости с дыхательных путей.

Утверждение, что по механизмам приспособления овца во многом похожа на верблюда [210], правильно лишь отчасти. Овца — несомненно одно из наиболее выносливых к условиям пустыни исследованных в этом отношении домашних животных, но она не способна экономить воду в такой же степени, как верблюд. Как мы видели выше, верблюд использует четвертую часть того, что тратит в сравнимых условиях на охлаждение тела в жаркий день осел. И если овца даже и превосходит в этом отношении осла, ей все же не сравняться с верблюдом. Хотя по толщине шерстного покрова овца и верблюд находятся примерно в одинаковых условиях, но в некоторых иных отношениях они обладают неустраняемыми различиями: овца меньше и потому поверхность ее тела относительно больше; далее, она не способна использовать колебания температуры тела для резервации тепла и, наконец, она менее вынослива к дегидратации. Как мы сейчас увидим, овца коренным образом отличается от верблюда по соотношению жидкостных пространств тела.

**Объем плазмы при дегидратации.** Наиболее заметным изменением в распределении жидкостей тела у овцы, лишенной питьевой воды на 5 дней, является резкое уменьшение объема плазмы крови, который снижается почти вдвое по сравнению с исходным (табл. 13).

Это резко отличается от того, что наблюдается у верблюда, у которого при дегидратации объем плазмы крови снижается значительно меньше. В физиологии человека снижение объема крови намного меньшее, чем у овцы, рассматривается как весьма серьезное и считается основной причиной наступления катастрофического подъема температуры и смерти в жаркой пустыне. Когда мы обсуждали механизмы адаптации верблюда, мы пришли к заключению, что одна из причин его поразительной выносливости к дегидратации заключается в его способности поддерживать постоянство объема плазмы крови. Овца является животным, которое по его устойчивости к перегреванию и выносливости к дегидратации явно превосходит уровень, считающийся «нормальным» для других млекопитающих, и приближается к вер-

Таблица 13

Изменения объемов жидкостных пространств и концентрации веществ в жидкостях внутренней среды у овцы, не получавшей воды 5 дней. Из [209]

|   | Исходная величина | После 5 дней без воды | Измерения в процентах |
|---|-------------------|-----------------------|-----------------------|
| Вес тела, кг . . . . .                    | 50.3              | 38.5                  | -23                   |
| Объем плазмы, л . . . . .                 | 3.16              | 1.74                  | -45                   |
| Внеклеточная жидкость, л . . . . .        | 13.3              | 7.3                   | -45                   |
| Na плазмы, мэкв./л . . . . .              | 144.1             | 157.0                 | + 9                   |
| Cl плазмы, мэкв./л . . . . .              | 111.0             | 142.0                 | +28                   |
| Осмотическая концентрация плазмы, мосм./л | 314               | 420                   | +34                   |

блюду. И то, что у нее при дегидратации объем плазмы снижается столь значительно, кажется поразительным. Такое противоречие нуждается в объяснении. Может быть, определение объема плазмы синькой Ивенса в данном случае неточно? Вряд ли это так, поскольку при дегидратации одновременно отмечается повышение концентрации белков плазмы на 60% и показателя гематокрита — на 39%. Оба эти изменения показывают, что установленное уменьшение объема плазмы действительно имело место. У человека тяжелые последствия снижения объема плазмы связаны с тем, что при перегревании ток крови через кожу должен резко увеличиваться; тогда относительная выносливость овцы к уменьшению количества плазмы могла бы частично объясняться тем, что у этого животного главная масса тепла рассеивается за счет испарения воды в дыхательных путях.

Объем экстрацеллюлярной жидкости претерпевает такие же потери, как и плазма, но эти данные труднее интерпретировать, поскольку экстрацеллюлярный объем определялся тиоцианатным методом. Тиоцианатное пространство — величина менее определенная, и неизвестно, как дегидратация может влиять на распределение тиоцианатного иона, а следовательно — и на измеряемый объем. Концентрация натрия в плазме обнаруживает лишь весьма умеренное увеличение, если учесть, что потеря воды очень велика. Возможно, это частично связано с тем, что натрий входит в клетки. С другой стороны, хлориды плазмы повышаются в большем соответствии с повышением осмотической концентрации плазмы (изменение на 34%) и, вероятно, отражают изменения общей воды организма точнее, чем другие методы, используемые для этой цели. Разумеется, необходимо более детальное исследование общей воды тела и распределения дегидратационных потерь между отдельными водными пространствами, с применением радиоизотопных методов (дейтерия и трития).

Удивительно то, что у овцы уменьшение объема крови не сопровождается катастрофическими нарушениями циркуляции. Действительно, у овцы, подвергающейся тепловому воздействию, частота пульса нарастает значительно меньше, чем это наблюдается у других животных в подобных же условиях. У овцы, которая выдерживалась при 41° С в течение 7 часов, пульс участился с 40 всего до 50 ударов в минуту [196]. К сожалению, нет данных о деятельности сердца овцы в условиях прогрессирующей дегидратации и при более тяжелой тепловой нагрузке. Такие данные представляют существенный интерес.

## Питье

Ранее в этой книге говорилось, что животное, которое использует для водопоя отдаленные один от другого источники и в это время подвергается опасности нападения хищников, должно пить быстро и быстро удаляться. Исходя из этого, овца тоже должна была бы удовлетворять свою потребность в воде с достаточной быстротой. Когда овца Макфарлана получала воду после пятидневного сухоядения, она выпивала «сразу» 7—9 л [209]. Это составляет 18—23% от веса при дегидратации и довольно близко к тому, что выпивают верблюд и осел. Так как потеря веса составляла в среднем 12 кг и какая-то часть ее зависела от потери не воды, а плотных веществ тканей, овца, по-видимому, восстанавливает свой водный дефицит сразу, и делает это быстро. К сожалению, в публикации Макфарлана нет сведений о продолжительности питья, и его данные недостаточны для точной оценки регидратации.

При ограничении воды овцы, по-видимому, начинают ее «экономить». В опытах, где вода была доступна лишь в течение одного часа каждый 2-й день, овцы пили столько же, сколько при ежедневном поении, но потребление воды уменьшалось, если интервалы между поениями увеличивались до 3—4 дней (табл. 14). Эти опыты

Т а б л и ц а 14

Если овцу поят ежедневно, то она потребляет значительно больше воды, чем при поении с 3—4-дневным интервалом. Из [82]

|                     | Среднее потребление воды в день, л |  |
|---------------------|------------------------------------|--|
|                     | подопытные овцы                    | контрольные овцы, которых поят ежедневно |
| Поение каждые 2 дня | 1.8                                | 1.8                                      |
| » » 3 »             | 1.5                                | 2.4                                      |
| » » 4 »             | 1.3                                | 2.4                                      |

проведены в Южной Африке, весной, когда температура воздуха была умеренной, порядка 36° С. Авторы высказывают предположение о том, что овца при дегидратации способна снижать свою потребность в воде, однако они не приводят никаких соображений о возможных механизмах такого явления.

## Р Е З Ю М Е

Некоторые породы овец высоко устойчивы к условиям засушливой жары. Лучше всего изучены мериносы, которые широко распространены в Австралии, но, вероятно, некоторые африканские и азиатские породы адаптированы к условиям полупустыни еще лучше.

Овца способна удерживать температуру тела на относительно постоянном уровне и в условиях жаркой внешней среды рассеивает избыток тепла путем испарения жидкости с дыхательных путей. Некоторое испарение воды происходит и через кожу.

Толстое руно создает прекрасную защиту от поступления тепла извне. Стрижка резко снижает выносливость овцы к перегреванию.

Овца обнаруживает исключительную выносливость к дегидратации. Наиболее заметной чертой дегидратации является резкое снижение объема плазмы крови, к чему овца не обнаруживает такой чувствительности, какой можно было бы ожидать.

## ХИЩНЫЕ

Хищные находятся в благоприятном положении, так как жидкости тела их добычи могут обеспечить им значительное количество воды, тем более, что содержание воды в их пище примерно одно и то же зимой и летом. Можно сказать приблизительно, что две трети веса организма животного составляет вода, и это соотношение мало меняется в зависимости от сезона. Таким образом, можно предположить, что плотоядные могут быть независимы от питьевой воды, во всяком случае если им не надо тратить воду на терморегуляцию. На такую возможность указывал Маре, который во время сильной засухи в южной Африке отметил, что дикая охотничья собака (*Lycaon pictus*) была единственным крупным животным, которое не испытывало заметных неудобств от отсутствия питьевой воды [214].

Наиболее известные хищники пустынь и засушливых районов — это шакалы, гиены, койоты и лисы. Лев, которого мы обычно связываем со степями и саваннами, раньше водился и в Сахаре, но в настоящее время там не встречается. Неизвестно, связано ли это с недостатком воды, или же лев нуждается в большем количестве крупных травоядных, чем их имеется теперь в этих обширных засушливых областях.

В великой пустыне Сахары имеется 14 видов хищников. Все они, за исключением маленького, похожего на лисицу феннека (*Fennecus zerda*), встречаются поблизости от воды и оазисов или непосредственно связаны с ними [102]. Так как хищники способны быстро преодолевать большие расстояния, они могут включать посещения водоемов в свои «набеги», особенно если их питье может быть ограничено одним разом в несколько дней.

О физиологии этих животных по существу ничего не известно. С другой стороны, домашняя собака уже давно является излюбленным объектом экспериментов и изучена лучше, чем большинство других животных. Рассмотреть процессы ее терморегуляции и водного обмена будет интересно с различных точек зрения, так как собака, вероятно, обладает рядом черт, характерных для хищных вообще.



#### ФЕННЕКИ (*FENNECUS ZERDA*)

Очаровательные, похожие на лисичек животные из Сахары, размером с небольшую кошку. У взрослых уши относительно еще больше, чем у молодых. Фото Зоологического общества Филадельфин.

#### СОБАКА

Кочевники в центральной Сахаре всегда держат собак в своем лагере. Вместе с верблюдами, овцами и человеком они переживают жаркое лето и, по-видимому, вполне способны выдерживать самые крайние условия жары в пустыне. Почти 200 лет тому назад член Королевского общества доктор Блэгден взял с собой собаку в камеру, нагретую до  $115^{\circ}$  С. Собака находилась в корзине, чтобы предохранить от ожога ее лапы. Эксперимент прошел для нее без всякого вреда. Когда Дилл брал с собой собаку на прогулку в пустыне Невада, ее ноги покрывались волдырями от ожогов в горячем песке, и для защиты пришлось надевать на каждую лапу по несколько табачных хлопчатобумажных кисетов. При этом условии собака могла следовать за ним в продолжительных походах по горячей пустыне. Многие животные пустыни имеют по сравнению с собакой то преимущество, что подошвы ног у них покрыты жесткими волосами. Это позволяет им передвигаться по обжигающей поверхности пустыни [170].

В условиях жаркой внешней среды собака поддерживает температуру тела на необходимом уровне путем испарения воды.

Испарение это в основном происходит с влажной поверхности языка, рта и верхних дыхательных путей. Большой язык свисает изо рта, увеличивая площадь испарения, обильная слюна орошает его, и отдельные капли ее часто падают на землю. Движение воздуха усиливается благодаря очень частому, но поверхностному дыханию, явлению, известному под названием терморегуляторного полипноэ или пантинга.<sup>1</sup> Типичное терморегуляторное полипноэ связано исключительно с рассеиванием тепла и совершенно отлично от усиления дыхания в связи с физической нагрузкой. Например, если собака плавает в прохладной воде, дыхание через нос полностью обеспечивает ее потребность в кислороде [273] и никакого пантинга не возникает.

Наиболее характерной чертой терморегуляторного полипноэ является очень большая частота дыхания, часто до 300 или даже 400 раз в минуту. У собаки в прохладной среде число дыханий — от 10 до 40 в минуту, а когда появляется терморегуляторное полипноэ, дыхание сразу учащается до 300 в минуту или даже превосходит эту величину. Постепенного учащения обычно не наблюдается, и Хемингуэй [150] не отмечал терморегуляторного полипноэ с частотой меньше чем 200 в минуту. При умеренной тепловой нагрузке короткие периоды полипноэ могут перемежаться с дыханием в обычном ритме. Если измерения производятся за период, когда имеют место оба типа дыхания, средние, промежуточные величины не отражают истинной частоты дыхания в условиях терморегуляторного полипноэ.

Единственной причиной возникновения терморегуляторного полипноэ у собаки является повышение температуры тела, от чего бы оно ни происходило. Поэтому оно может быть вызвано экспериментально различными способами, например путем бега на тротуаре, воздействием высокой температуры и радиации от электрической лампы или другого источника тепла, приложением диатермии. Во всех случаях пантинг возникает как ответ, направленный на то, чтобы противодействовать подъему температуры тела. Диатермия особенно удобна, потому что она позволяет приложение точно отмеренной и константной тепловой нагрузки, так что ответная реакция может быть с большой точностью изучена количественно. Ряд ценных исследований с помощью этой методики теплового воздействия проведены Хемингуэем, который действовал диатермическим теплом непосредственно на гипоталамус, показав, что полипноэтический рефлекс связан с повышением температуры этой части мозга [151].

### Эффективность пантинга в терморегуляции

По-видимому, полипноэ — это хороший способ рассеивания тепла. Многие исследователи подвергали собак воздействию

<sup>1</sup> Ранние работы о терморегуляторном полипноэ см. у Бейзетта [39].

высоких температур и пришли к заключению, что собака обладает совершенной терморегуляцией. Собаки вошли в число домашних животных, изученных Ли и его сотрудниками с точки зрения выносливости к высоким температурам [278]. При содержании в течение 7 часов в нагретом помещении они выдерживали температуру  $41^{\circ}\text{C}$ . При  $44^{\circ}$  и повышенной влажности (65%) собак приходилось снимать с опыта уже через 3—4 часа, причем их ректальная температура достигала почти  $42^{\circ}$ . Однако при более низкой влажности они выдерживали 7 часов в помещении с температурой  $43^{\circ}$ , без сколько-нибудь значительного подъема ректальной температуры. Отсюда совершенно очевидно, что полипноэтический механизм может в полной мере обеспечить охлаждение организма при невысокой влажности среды. Однако он страдает тем же недостатком, что и любой другой механизм, связанный с испарением воды, и его эффективность прогрессивно снижается по мере нарастания влажности атмосферы.

### **Преимущества и недостатки терморегуляторного полипноэ**

Одно из явных преимуществ полипноэ в том, что животное само обеспечивает обдувание охлаждаемых поверхностей. Другое преимущество состоит в том, что испарение воды с дыхательных путей не сопровождается потерей солей, которая может быть серьезной, например у потееющего человека. Указывалось также, хотя и неправильно (см. стр. 130), что испарение с дыхательных путей более экономно, чем с кожи, с точки зрения циркуляции крови, так как к легким направляется кровь, которая одновременно и охлаждается, и оксигенируется.

Главнейший недостаток полипноэтического охлаждения заключается в том, что учащенное дыхание, если оно не очень поверхностное, вызывает большее усиление газообмена в легких, чем желательное, что ведет к избыточному выведению углекислоты из крови и тяжелому алкалозу. Другой недостаток в том, что учащение дыхания — это увеличение мышечной работы, которое требует затраты дополнительной энергии, что связано с соответствующим ростом теплопродукции.

Поскольку полипноэ является такой своеобразной формой терморегуляции, эти его аспекты заслуживают дальнейшего обсуждения. По отдельным пунктам мы сможем ограничиться лишь краткими замечаниями, другие нужно будет рассмотреть более детально.

**Потеря солей.** Как мы видели, потеря соли у человека с потом может стать фактором весьма серьезного значения, способным полностью вывести человека из строя. Можно думать, что у других потееющих животных дело обстоит иначе и, например, у верблюда и осла потери солей с потом минимальны.



У собаки в момент полипноэ можно видеть, как слюна капает изо рта, но теряемая этим путем жидкость составляет лишь незначительную часть того, что испаряется. Для эффективности охлаждающего механизма, конечно, нет надобности в таком избыточном слюноотделении. Различные животные, по-видимому, сильно отличаются по их слюноотделительной реакции на перегревание. У овец нет избыточного слюноотделения [197], но у крупного рогатого скота количество слюны, вытекающей изо рта, может достигать 18 л в сутки [65]. Однако это истечение не имеет физиологического значения. Настоящее же полипноэ, при котором большая часть слюны испаряется во рту, не сопровождается никакой потерей солей. С другой стороны, пот всегда содержит некоторое количество солей, хотя нет биологической необходимости терять их в таких количествах, как это наблюдается часто у человека.

Движение воздуха над охлаждающей поверхностью. При низкой влажности воздуха в пустыне для человека нет надобности в дополнительном движении воздуха, чтобы пот полностью испарялся. Обычно испарение происходит с такой быстротой, что кожа кажется сухой, хотя потоотделение достигает 1 л за час или более. Дополнительное движение воздуха может лишь увеличивать внешнюю тепловую нагрузку, если его температура выше, чем температура кожи. Поэтому в сухой пустыне охлаждающий механизм собаки с этой точки зрения не дает ей видимых преимуществ по сравнению с животными, использующими для охлаждения потоотделительный аппарат.

При более низких температурах ситуация становится иной. Дилл [104] показал, что собака превосходит человека по способности рассеивать тепло, образуемое в результате физической нагрузки в обычных лабораторных условиях. Здесь собака имела явное преимущество, обладая собственными средствами вентиляции охлаждающей поверхности, тогда как человек, совершающий тяжелую работу, требует для своего благополучия движения воздуха. К сожалению, мы не располагаем данными о количественной оценке эффективности потоотделительного и полипноэтического механизмов в условиях различных температур и при различной влажности воздуха. Изучение этого вопроса встречает значительные трудности, так как здесь имеется ряд факторов, связанных с различием животных по размерам и форме и степени изоляции поверхности тела. Было бы чрезвычайно интересно, если бы были предприняты широкие исследования по сравнительной характеристике обоих процессов.

Есть ли экономия в циркуляции? Когда тепло отдается у человека через кожу, требуется значительное увеличение кожного кровотока, причем эта кровь «отвлекается» от своей обычной функции — переноса кислорода. Выдвигалось предположение, будто отдача тепла через дыхательные пути не требует дополнительной нагрузки на кровообращение: ведь

кровь при всех обстоятельствах должна протекать через дыхательную систему! Это было бы правильно, если бы испарение происходило в легких, но имеются данные, что дело обстоит совершенно иначе.

По-видимому, у собаки испарение происходит главным образом с большого свисающего языка и влажной поверхности рта и в меньшей степени — с верхних отделов воздухоносных путей. Наиболее сильное доказательство того, что теплоотдача в легких относительно невелика, заключается в том, что между температурами крови в легочной артерии и легочной вене нет заметной разницы. Если бы кровь, оттекающая от легких, была бы в какой-то степени способна охлаждать другие части организма, она должна была бы быть значительно холоднее, чем кровь, притекающая к легким. Когда собака нормально дышит при температуре  $+20^{\circ}\text{C}$ , артерио-венозная разница температур малого круга составляет всего  $0.01^{\circ}\text{C}$ , а при  $-18^{\circ}\text{C}$  возрастает до  $0.03^{\circ}\text{C}$ . Это значит, что кровь в легких не охлаждается, даже когда температура вдыхаемого воздуха на  $56^{\circ}$  ниже температуры тела (и воздух, вероятно, совершенно сухой) [222]. Конечно, этим еще не доказывается, что воздух не охлаждается в легких в условиях терморегуляторного полипноэ, но кажется весьма мало вероятным, чтобы поверхностное дыхание могло существенно менять глубокую легочную температуру. Таким образом, мы можем принять, что у собаки легкие как таковые не играют существенной роли в рассеивании тепла. У крупного рогатого скота измерение температуры крови также не обнаружило существенных артериовенозных разностей в зависимости от того, дышат ли животные нормально или у них происходит терморегуляторное учащение дыхания [58]. Такие различия не были обнаружены и у человека [115].

Если место усиленного испарения не в легких, то охлаждающие поверхности должны быть расположены выше. Поскольку они не участвуют в газообмене, то для целей терморегуляции они требуют такого же увеличения кровотока, какое необходимо при испарении с кожи. Это подтверждается наблюдением, что кровоток через язык собаки увеличивается в 6 раз, когда ее ректальная температура повышается до  $42^{\circ}\text{C}$ , и что нарастание кровотока в языке возникает одновременно с началом полипноэ [113]. Другими словами, предположение об экономии в циркуляции при полипноэ лишено основания.

Газообмен при полипноэ. Стало обычным утверждение, что при терморегуляторном полипноэ дыхание поверхностно и легочный газообмен не меняется [111]. Однако такая уверенность не подтверждена непосредственным изучением животного с применением адекватных методик в условиях терморегуляторного полипноэ. Проще всего было бы выяснить, происходит ли в этих условиях изменение в напряжении углекислоты в артериальной крови. Поскольку она находится в равновесии с альвеоляр-

ным воздухом, состав последнего может быть точно определен по пробе крови. Преимущества такого подхода в том, что получение данных не связано с вмешательством в дыхательную деятельность животного. Применение маски с клапанами для получения проб воздуха или измерение объема выдыхаемого воздуха — все это связано с увеличением сопротивления, увеличением вредного пространства и другими вмешательствами в свободную дыхательную деятельность. Таким образом, получение проб артериальной крови — это не только самый простой, но и самый точный способ получения информации о вентиляции легких. У собаки при терморегуляторном полипноэ содержание углекислоты в артериальной крови иногда снижается до одной четверти от обычного, что свидетельствует о сильнейшей гипервентиляции легких.<sup>2</sup> При отсутствии полипноэ содержание углекислоты в альвеолярном воздухе весьма постоянно и при покое, и во время работы [14, 126, 273]. Изменение щелочного резерва крови при снижении содержания в ней углекислоты наблюдалось при тепловом полипноэ и у крупного рогатого скота, хотя эти животные, как мы видели, пользуются для рассеивания тепла в основном потоотделением [51].

Удаление углекислоты из крови сопровождается значительным сдвигом рН крови в щелочную сторону. У собаки, теряющей  $3/4$  общей  $\text{CO}_2$ , содержащейся в крови, возникает такой алкалоз, который был бы непереносим для человека. Когда человек удаляет углекислоту из крови путем произвольной гипервентиляции, развивается алкалоз достаточно сильный для возникновения тетанических судорог с потерей сознания, наступающей при потере всего  $1/3$  общей углекислоты [314]. Частью физиологического механизма терморегуляторного полипноэ является необычная выносливость к алкалозу.

Многие изменения, возникающие в связи с пантингом, лучше обсудить на материале, представленном на рис. 23. В этом опыте испарение воды с дыхательных путей увеличилось в 10 раз, с 6 мг  $\text{H}_2\text{O}$  в минуту до 50—60. Изменения газообмена выразились в увеличении выхода углекислоты более чем вдвое по сравнению с исходным, причем этот уровень несколько снизился в последующие часы. Потребление кислорода, которое у контрольных собак составляло 6 мл/кг/мин., в начале опыта равнялось 8 с лишним миллилитров и постепенно повысилось до 12 мл. Повышение потребления кислорода — это важный факт, хотя неясно, в какой степени оно вызвано усилением мышечной работы в связи с учащением дыхания как таковым или обусловлено тем, что при перегревании животное становится более активным и беспокойным.

Дыхательный коэффициент ( $RQ$ ), т. е. отношение между выдыхаемой углекислотой и вдыхаемым кислородом, был очень высоким

<sup>2</sup> Возможно, что  $\text{CO}_2$  теряется и через язык. Это несколько изменило бы наши заключения о легочной вентиляции, но положение о высокой устойчивости к алкалозу и в этом случае остается в силе.

в начале опыта, как и следовало ожидать, когда выделение  $\text{CO}_2$  усиливается, без соответствующего увеличения потребления кислорода. Далее  $RQ$  начинает снижаться и через 2 часа достигает своего нормального значения. К этому времени освобождение  $\text{CO}_2$  соответствует потреблению  $\text{O}_2$  и алкалоз не должен был бы дальше нарастать. С другой стороны, в начале опыта углекислота удалялась с большим излишком и возникший тогда алкалоз продолжал существовать и в последующем периоде опыта.

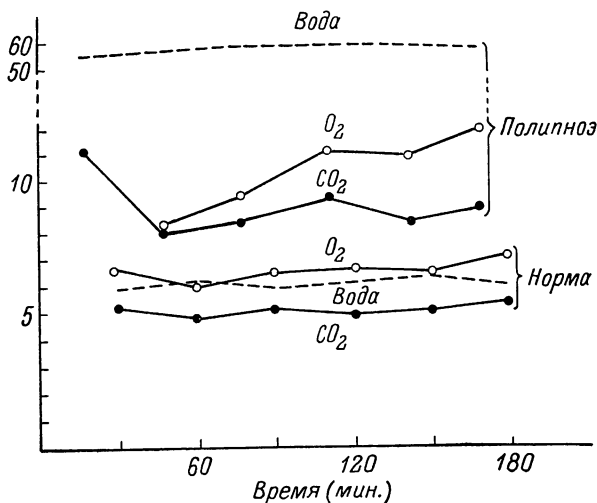


Рис. 23. Изменения дыхательного газообмена и испарения у собаки при полипноэ. Прерывистая часть ординаты соответствует десятикратному увеличению испарения во время полипноэ.  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$  — в миллилитрах на 1 кг веса тела;  $\text{H}_2\text{O}$  — в миллиграммах на 1 кг в 1 мин. Из: Шелли и Хемингуэй [313].

На собаке в условиях пантинга получен интересный факт. Хотя дыхательный объем не снижается настолько, чтобы предотвратить гипервентиляцию легких, но возникает другое изменение, действующее в этом направлении [150]. При терморегуляторном полипноэ грудная клетка более расширена, чем при обычном дыхании, в результате чего в легких в конце выдоха остается больший объем воздуха. Поэтому доля вдыхаемого воздуха по отношению к остальному легочному воздуху становится меньше, чем при обычном дыхании, а это ведет к уменьшенному «вымыванию» углекислоты по сравнению с условиями, когда объем остаточного воздуха нормальный.

Работа тепловой одышки. Усиленная работа дыхательных мышц вызывает дополнительную теплопродукцию, увеличивая общую тепловую нагрузку. В какой-то степени возникает

порочный круг: чем больше потребность в рассеивании тепла, тем больше тепла образуется. Возникает вопрос: во что же «обходится» полипноэ и каково его значение в общем тепловом балансе?

К сожалению, прямые измерения работы при полипноэ нельзя использовать для оценки его «стоимости», так как вмешивается ряд других факторов. Как мы уже говорили, повышенное потребление кислорода частично связано с дополнительной активностью жи-

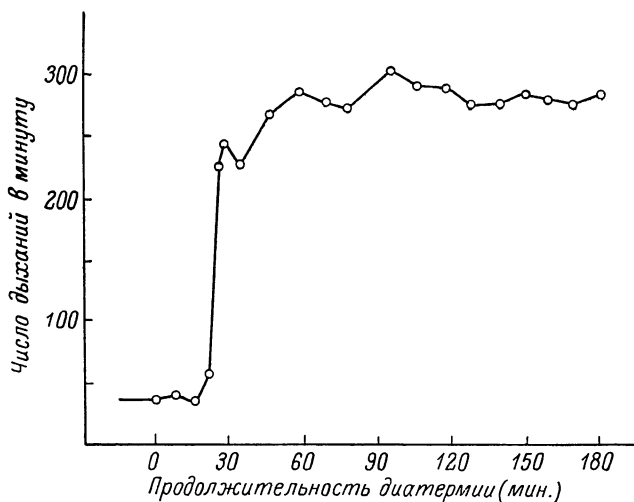


Рис. 24. Когда у собаки начинается полипноэ, частота дыхания резко возрастает с 20—40 до характерно высоких уровней — нескольких сот дыханий в минуту. Промежуточные величины обычно не наблюдаются. Из: Хемингуэй [150].

вотного при высокой температуре, а так как повышается и температура тела, то и этот фактор может иметь значение для увеличения потребления  $O_2$ , помимо того, что расходуется на усиленную деятельность дыхательной мускулатуры.

Энергетические затраты на легочную вентиляцию у человека точно изучили Отис, Фенн и Ран [242]. По всей вероятности, эти расчеты не приложимы к увеличению дыхания у собаки по той причине, что частота терморегуляторного полипноэ, по-видимому, совпадает с резонансной частотой дыхательной системы.

Многими исследователями установлено, что у собак переход от спокойного дыхания к полипноэ происходит внезапно и что промежуточные частоты дыхательного ритма отсутствуют. Хотя отдельные собаки обнаруживают известные индивидуальные особенности, внезапная смена ритма дыхания является их общим свойством (рис. 24). Кроуфорд расценивает такую реакцию как средство снижения работы дыхательных мышц [91]. Если полип-

поэтический ритм дыхания собаки совпадает с частотой естественной осцилляции ее дыхательной системы, количество необходимой для дыхания энергии составляет лишь малую часть того, что потребовалось бы в противном случае. Для того чтобы выяснить, в какой степени совпадает частота гиперпноэтического дыхания с резонансной чистотой, Кроуфорд сначала определил среднюю частоту дыхания у 10 собак и нашел, что она составляет  $320 \pm 42$  цикла в минуту. При определении резонансной частоты у тех же животных она оказалась равной  $316 \pm 18$  циклов в минуту. Этот факт свидетельствует о том, что собака сводит к минимуму затраты энергии на полипноэтическое дыхание, используя естественные резонансные частоты дыхательной системы. Если бы собака дышала, не используя преимуществ эластической отдачи, то затраты энергии на дыхание можно было бы подсчитать путем уравнения, предложенного Отисом, Фенном и Раном [242]. Но Кроуфорд показал, что если исходить из данных такого подсчета, то количество тепла, которое возникало бы в результате полипноэтического дыхания, вместе с основным метаболическим теплом приблизилось бы к пределу того, что собака может рассеивать при температуре среды  $35^\circ \text{C}$  и относительной влажности 50%. Совершенно очевидно, что при таких условиях не осталось бы никаких резервов для того, чтобы избавляться от тепла, поступающего извне или образующегося в результате физической нагрузки. И, напротив того, когда собака использует резонансный феномен, охлаждение тела достигается при весьма умеренном повышении теплопродукции, что обеспечивает экономию и энергии, и воды.

## Пот и потовые железы

Принято считать, что в коже собаки нет потовых желез, но такое мнение, вероятно, сложилось потому, что у собаки при явных тепловых нагрузках нет заметного потоотделения. В то же время имеется ряд микроскопических исследований, в которых потовые железы были обнаружены почти на всех участках кожи собак, более многочисленными на спине, в меньшем количестве на шее и боковых поверхностях и меньше всего — на вентральной поверхности тела [83]. Кожные железы, очевидно, не выделяют много жидкости в ответ на тепловое воздействие. Полипноэтический механизм рассеивания тепла высокоэффективен, и кожное испарение не играет существенной роли в терморегуляции.

Кожные железы способны, однако, сецернировать жидкость, и они делают это в ответ на введение пилокарпина [116]. Могут ли все-таки эти железы играть какую-то роль в терморегуляции? Этот вопрос был изучен Аоки и Вада [15], которые не обнаружили общей реакции потовых желез у собак, подвергнутых нагреванию достаточно сильному, чтобы вызвать полипноэ. Однако у собак, нагреваемых в деревянной кабине с четырьмя 100-ваттными электри-

ческими лампами, обнаружилось местное потоотделение на участках кожи, непосредственно подвергаемых тепловой радиации, причем порогом для потоотделительной реакции явилась температура кожи 38.4—38.7° С.

Потоотделительный механизм, который не контролируется центральной нервной системой, но отвечает на локальное температурное воздействие, очевидно, может иметь значение для защиты против местного перегревания кожи. У собаки, где в основном все рассеивание тепла осуществляется через дыхательные пути, температура поверхности кожи может достигать высоких величин, если животное находится на солнце. И небольшое отделение пота из кожных желез может в какой-то степени предотвращать это местное перегревание. По-видимому, большая часть тепла, проникающего извне в кожу, должна поглощаться кровью и переноситься к охлаждающим поверхностям дыхательных путей. Потоотделение может стать, однако, существенным, если местное перегревание достигнет такой степени, что сможет вызвать повреждение тканей. Дальнейшее изучение количеств тепла, которые могут быть рассеяны в результате кожного испарения, а также определение зависимости этого процесса от толщины шерстного покрова собаки позволят выяснить, сколь важен предполагаемый здесь механизм.

### Собака в пустыне

**Т е п л о о б м е н.** Для собаки условия пустыни коренным образом отличаются от условий эксперимента в нагретой камере в лаборатории, прежде всего потому, что в пустыне действует интенсивная радиация — солнечная и от горячей поверхности пустыни. Так как собака почти не потеет, ее кожа может нагреться очень сильно. Поверхностный слой шерсти нагревается до той же температуры, что и почва, и может достигать 70° С. В зависимости от изолирующих свойств шерсти переменное, но значительное количество тепла будет проникать извне в организм. Надо учесть, что повышение кожной температуры хотя и вызывает поток тепла от нагретой кожи вглубь организма, но в то же время создает и определенные преимущества с точки зрения теплового баланса животного. Это утверждение может звучать как парадокс, потому что при поверхностном рассмотрении данной ситуации может остаться впечатление, что выгоднее было бы, если бы, как у человека, поток тепла направлялся изнутри к коже.

Но если мы будем исходить только из обмена тепла между поверхностью организма с «горячей» внешней средой с температурой воздуха 40° С и почвы — до 70°, то мы придем к следующему (рис. 25).

У человека средняя температура кожи благодаря испарению пота поддерживается приблизительно на уровне 35° С. Это обеспечивает рассеивание тепла, притекающего к поверхности от глибо-

ких частей, но дополнительно поверхность кожи получает еще тепло, поступающее в результате проведения из воздуха и путем радиации. Поток тепла, поступающего из воздуха (температура  $40^{\circ}$ ) к поверхности кожи (температура  $35^{\circ}$ ) идет по градиенту  $5^{\circ}$ .

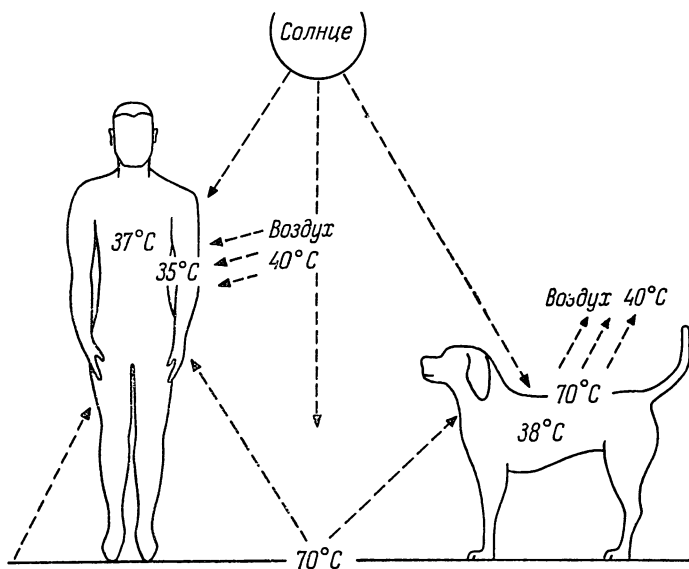


Рис. 25. В жаркой пустыне теплообмен у человека и собаки различен. Температура поверхности тела у человека низкая, и потому происходит значительное поступление тепла извне, от нагретого воздуха, а также за счет излучения от неба и поверхности почвы к прохладной коже. Однако у собаки поверхностная температура выше, и тепло отдается путем проведения от кожи в воздух, кроме того, радиационное поступление тепла от почвы меньше, чем у человека. Так как поступление радиационного тепла от солнца не зависит от температуры кожи, оно одинаково у собаки и человека. (Когда человек одет, условия его теплообмена приближаются к тому, что имеет место у собаки, и вследствие этого внешняя тепловая нагрузка снижается, ср. стр. 29).

Радиационный обмен между кожей ( $35^{\circ}$ ) и почвой ( $70^{\circ}$ ) сопровождается притоком тепла по градиенту  $35^{\circ}$  (этот обмен осуществляется и за счет инфракрасной части спектра, не зависящей от видимой окраски поверхности). Радиационное тепло от солнца в значительной степени не зависимо от температуры поверхности кожи, и поглощаемая порция видимого излучения зависит от отражательной способности кожи, но в инфракрасной части вся энергия поглощается безотносительно к цвету покрова.



У собаки поверхность шерсти поглощает солнечную радиацию независимо от температуры поверхности (поглощаемая фракция видимого света опять-таки зависит от отражаемости). Так как поверхность шерсти может нагреваться почти до такой же температуры, как и почва, температурная разница между ними будет незначительна и потому поступление радиационного тепла в кожу будет по сравнению с человеком сильно снижено. (Мы не располагаем данными об измерениях температуры поверхности шерсти у собак в условиях пустыни, потому эти наши утверждения имеют предположительный характер). Но так или иначе наиболее важное отличие между человеком и собакой заключается в том, что у последней температура поверхности кожи выше, чем температура воздуха, и потому тепло от кожи у нее отдается от поверхности кожи в воздух. Следовательно, часть тепла, которое поглощается в виде солнечной радиации, рассеивается в результате проведения в воздух, вместо того чтобы удаляться в результате испарения воды с кожи, как у человека.

Следует отметить, что аналогичный принцип приложим и к верблюду и другим покрытым шерстью животным. Часть поглощенного радиационного тепла они рассеивают путем проведения в воздух. Подобная ситуация неизбежна, если температура поверхности шерсти выше, чем воздуха. И это не является специальным свойством собаки, как животного, обладающего терморегуляционным полиноэтническим механизмом, а определяется наличием изолирующего шерстного покрова, температура поверхности которого может достигать величины, намного превышающей ту, которую способна выдержать обнаженная кожа человека.

**П р и с п о с о б л е н н о с т ь к п у с т ы н е.** Некоторые весьма поучительные сравнения между человеком и собакой были сделаны Диллом в его исследованиях в Боулдер Дэм [104, 106]. В Неваде предварительные наблюдения показали, что собака хуже, чем человек, адаптируется к условиям пустыни, особенно при интенсивном солнечном освещении. Собака предпочитает лежать в тени, а если ее выводят на «прогулку» на солнце, она скоро начинает испытывать неудобство. В одном из опытов собака и человек проходили по пустыне 3.2 км, возвращаясь обратно тем же путем и проходя 6.4 км за 70 мин. Собака смогла совершить четыре таких тура, сделав в общей сложности 26 км; человек прошел пять, покрыв 32 км. В конце каждого тура у обоих объектов исследовалась ректальная температура, вес тела, потребление воды и производился анализ крови. Главные характеристики обмена воды суммированы в табл. 15.

Из сравнения количеств воды, испаряемых за час человеком и собакой (верхняя строчка таблицы), видно, что собака использует примерно на 50% больше воды. Но, как это было показано в главе 2, тепловая нагрузка в пустыне складывается из двух компонентов (причем оба они в общем пропорциональны поверхности

Т а б л и ц а 15

Водный обмен человека и собаки в пустыне Невада. Из [104]

|  | Человек | Собака |
|--|---------|--------|
| Валовая потеря воды, % к весу тела в час . . | 1.74    | 2.61   |
| Чистая потеря воды, % к весу тела в час . .  | 0.59    | 0.1    |
| Суммарная валовая потеря воды, % к весу тела | 12.4    | 15.2   |
| Суммарная чистая потеря воды, % к весу тела  | 4.2     | 0.7    |

тела): метаболического тепла и тепла, поступающего в организм извне. Потому будет правильно, если мы сделаем пересчет испарения на единицу поверхности тела обоих организмов. Тогда мы обнаружим, что испарение на 1 м<sup>2</sup> поверхности тела составляет за 1 час 0.73 кг у человека и 0.66 кг — у собаки. Следовательно, и человек и собака испаряют в одинаковых для обоих температурных условиях и рабочей нагрузки в пустыне почти одинаковые количества воды.

Небольшое отличие в пользу собаки, которое наблюдалось, установлено с точностью, недостаточной, чтобы его можно было использовать для детальной оценки преимуществ, которыми могла бы обладать собака. Одно из очевидных преимуществ, рассмотренных нами, — это наличие изолирующего шерстного покрова. В то же время горизонтальное положение тела собаки невыгодно по сравнению с вертикальным положением человека, так как прямому солнечному воздействию подвергается большая часть поверхности тела. В зависимости от окраски шерсти собаки отражение видимой части солнечной радиации может быть выше или ниже, чем у человека. Дальнейшее изучение этих вопросов в реальных условиях пустыни было бы весьма желательно.

Тот факт, что собака в пересчете на единицу поверхности тела расходует несколько меньше воды, чем человек, не умаляет значения того, что на единицу веса тела она тратит больше. Так как смерть от дегидратации наступает в момент, когда снижение веса тела достигает критического предела, то для сохранения жизни имеет значение потеря воды в отношении к весу тела. Именно от этого зависит, как долго животное может продолжать использование воды из ресурсов организма, когда питьевая вода недоступна.

В опыте Дилла и человек, и собака пили сколько хотели после окончания каждого тура. Тут выявилось поразительное различие между ними: собака могла выпивать количество воды, почти равное потере, в то время как человек подвергался значительной произвольной дегидратации. Во второй строке табл. 15 это показано как чистая потеря воды. В течение всего периода опыта, приблизительно за 5 часов для собаки и за 6 — для человека, общее количество воды, затраченной на испарение (3-я строка таблицы),

составило 12% веса тела у человека и соответственно 15% у собаки. Последняя строка, в которой дана суммарная чистая потеря воды, показывает, что расход воды у собаки практически целиком был восполнен в результате питья. Разница составила всего 0.7% веса тела — величина, столь незначительная, что она не выходит за пределы возможной ошибки. Человек же, хотя и находился в равных условиях и мог пить сколько хотел, потерял в результате произвольной дегидратации 4% веса тела.

Дилл полагает, что объяснение этого различия лежит в особенностях солевого обмена. Человек все время теряет соли с потом и потому пьет столько, сколько нужно для поддержания нормальной концентрации хлоридов плазмы (табл. 16). Собака же практически не теряет соль и потому пьет столько, сколько испаряет; в результате у нее поддерживается постоянный объем плазмы крови. Человек же в этих условиях должен подвергаться все возрастающей дегидратации.

Т а б л и ц а 16

Изменения хлоридов плазмы и концентрации белков плазмы у человека и собаки после 5-часового перехода в жаркой пустыне. Из [106]

Тот же опыт, что в табл. 15

|   | Человек | Собака |
|---|---------|--------|
| Начальное содержание хлоридов плазмы, мкв/л . . . . . | 102.6   | 111.5  |
| Конечное содержание хлоридов плазмы, мкв/л . . . . .  | 103.5   | 113.2  |
| Начальное содержание белков, г/100 мл . . . . .       | 7.35    | 6.35   |
| Конечное содержание белков, г/100 мл . . . . .        | 8.79    | 6.32   |

Это простое объяснение произвольной дегидратации у человека оказалось неправильным; если потерю хлоридов возмещать питьем солевых растворов, человек все равно не может выпить достаточно для полного восстановления затрат. Величины концентрации белков, установленные Диллом, показывают, что объем плазмы остается у собаки неизменным, а у человека вода плазмы составляет непропорционально большую долю в общей потере воды при дегидратации. Позднее это было подтверждено рядом других исследователей (см. главу 1).

## Питье

На собаке выполнен ряд прекрасных исследований, связанных с физиологической регуляцией питья [354]. Чувство «жажды», или настоятельная потребность в питье, возникает как реакция на недостаток воды в организме, и так как потребление воды в конечном счете в точности соответствует потребности, оно должно регулироваться специальными механизмами. Когда испытывающее жажду животное пьет, оно удовлетворяет свою потребность за несколько минут, задолго до того, как вода оставит желудок и восполнит дефицит в крови и тканях. Как животное «узнает», сколько ему надо выпить, исчезает ли ощущение жажды в результате увлажнения полости рта, «отмеряется» ли вода, проходя по пищеводу, или же приказ прекратить питье возникает при определенной степени растяжения желудка? При мнимом питье вода, выливаясь через фистулу пищевода, не достигает желудка. Такие собаки могут «выпить» в два-три раза больше их фактической потребности — до 4.5 л за 10 мин., прежде чем они временно удовлетворят жажду [43]. Это показывает, что если вода не достигает желудка, способность животного отмерять ее потребление оказывается серьезно нарушенной. Но если при этом желудок растягивается баллоном, в который накачивается воздух, объем «многого» питья оказывается уменьшенным. Это значит, что растяжение желудка является регулирующим фактором. Однако собака вновь начинает пить и в том случае, если баллон остается растянутым, так как она продолжает быть дегидратированной. Но теперь мнимое питье уменьшается и по объему, и по частоте.

Хотя собаки очень варьируют по их индивидуальным реакциям, опыты показывают, что удовлетворение жажды включает механизмы, связанные с количеством воды, проходящей по пищеводу, равно как и со степенью растяжения желудка. Последующее стойкое удовлетворение наступает, когда вода всосется в кишечнике и разведет жидкости тела. При отсутствии такого разведения, которое следует за нормальным введением воды, животное возвращается к мнимому питью через короткие промежутки времени [21, 43, 335]. Все эти факты полностью согласуются с данными Андерссона, полученными на козах и свидетельствующими о наличии специального гипоталамического «центра жажды», контролирующего акт питья [42].

## Водный баланс у плотоядных

С точки зрения водного баланса, наиболее характерными чертами пищи хищников является высокое содержание в ней воды, при значительном количестве белков. У млекопитающих конечным продуктом метаболизма является мочевины, которая требует большой затраты воды для экскреции почками. Вопрос

заключается в том, достаточно ли воды в пище для того, чтобы обеспечить расходы, связанные с почечной экскрецией продуктов обмена, и восполнить неизбежное легочное испарение, а также потерю воды с испражнениями. Если эти расходы могут сбалансировать поступление, то это позволяет плотоядным сохранять водное равновесие и обходиться без питья, пока необходимость расходовать воду на испарение, связанное с теплоотдачей, не предъявит дополнительных требований к водным резервам организма.

В принципе проблема водного объема у плотоядного животного была решена Ирвингом и его сотрудниками на тюлене при питании его рыбой [164]. Их расчеты исходили из допущения, что тюлень не пьет морской воды. Они пришли к заключению, что воды, содержащейся в корме тюленя, достаточно для того, чтобы покрыть обязательные ее потери с выдыхаемым воздухом и экскретировать с мочой соли, содержащиеся в пище, и мочевины, образующуюся при метаболизме белка. Конечно, тюлень не тратит воду на терморегуляцию, но и для наземного животного в аналогичной ситуации проблема может решаться равным образом. Количества свободной воды, окислительной воды, образующейся мочевины, солей в обоих случаях примерно равны.

Общее количество воды, получаемой собакой, когда она съедает кролика весом 1 кг, составляет, — как показано в табл. 17, — 848 мл. Может ли это покрыть все потребности животного в воде?

Т а б л и ц а 17

Количество воды, получаемой хищником, когда он съедает кролика весом в 1 кг. (Состав кроликов взят по данным [243])

|                          | Составные вещества пищи, г | Использованный $O_2$ , л | Образование воды, г |
|--------------------------|----------------------------|--------------------------|---------------------|
| Белок . . . . .          | 181                        | 175                      | 72                  |
| Жир . . . . .            | 78                         | 157                      | 84                  |
| Свободная вода . . . . . | 692                        | —                        | 692                 |
| Итого . . . . .          | —                          | 332                      | 848                 |

Испарение воды в легких можно высчитать исходя из объема легочной вентиляции. Получение 332 л кислорода требует вентиляции в 6640 л (при стандартных условиях:  $0^\circ C$  и 760 мм давления). Воздух вдыхается относительно сухой, а выдыхается насыщенный водяными парами. Если воздух нагревается до  $35^\circ C$  (температура выдыхаемого воздуха), его объем возрастает до 7400 л. Если мы допустим, что в пустыне относительно сухой воздух при  $30^\circ C$  имеет относительную влажность 10%, он содержит 3 мг  $H_2O$  в ли-

тре. Для того чтобы его полностью насытить (39 мг  $H_2O$  на литр), к каждому литру должно добавиться 36 мг воды, или на все количество — 269 г. Распад белка даст 62 г мочевины, и если она будет экскретироваться в виде 12%-го раствора, это потребует 475 мл воды (концентрирующая способность почек собаки примерно та же, что у крысы, см. табл. 26, стр. 208). Электролиты, содержащиеся в теле кролика, не имеют значения при таком объеме диуреза, при котором концентрация мочи будет всего на 50% выше, чем концентрация внутренних жидкостей кролика, в то время как собака может их сконцентрировать более чем вдвое.

Количество испражнений у хищников малое, и можно с уверенностью допустить, что этим путем будет потеряно не более 50 г воды (на смешанной диете человек теряет с испражнениями 100 г  $H_2O$  за сутки [320]).

В сумме общий расход воды составит 794 г, при приходе 848 г, и если все эти допущения правильны, то собака окажется способной сохранять водный баланс, если не происходит испарения воды через кожу. В этом отношении мы не располагаем достаточными сведениями, и это делает наши расчеты не совсем надежными. Если потери через кожу очень низки, а атмосферная влажность выше, чем мы допустили, то для хищника имеется полная возможность сохранять водный баланс при его обычной пище. Однако если возникает потребность в большем излишке воды для целей терморегуляции, становятся необходимыми другие источники воды.

### **Выносливость к дегидратации**

Насколько мне известно, водный баланс собаки на чисто животной пище не изучался. При кормлении обычной лабораторной диетой положение будет иным, так как воды она содержит меньше, а солей часто больше. Если животное в этих условиях лишит питьевой воды, оно перестанет есть; развивающееся в результате суммарное снижение веса тела будет определяться потерей воды и истощением. Потому трудно в подобном опыте оценивать водный баланс.

Если собаку подвергнуть воздействию высокой температуры, испарение воды приведет к быстрой дегидратации, которая, как мы видели, возникает при потере 2—3% веса в час.

Подобного рода температурные воздействия использовались для изучения эффектов наиболее высокой дегидратации у собак [9]. Когда собака подвергалась воздействию температуры порядка  $50^{\circ}C$ , у нее сразу возникало температурное полипноэ. Если она при этом не получала воды, она теряла в результате испарения около 1.5% веса тела в час. Постепенно появлялись те же изменения, какие можно видеть и у человека: повышались частота пульса, ректальная температура, увеличивалась концентрация плазмы крови и

постепенно уменьшалось количество слюны, капающей со свисающего языка. Частота полипноэтического дыхания сохранялась, но когда дегидратация достигала 10—14% веса тела, ректальная температура начинала катастрофически идти вверх. На этой стадии собаку можно спасти, только прекратив воздействие высокой температуры или если дать ей воду для питья. Если ректальная температура была 41,7° С, собака оправлялась без осложнений. Отдельные собаки переживали даже подъем ректальной температуры выше 42°. Стоит отметить, что это очень близко к уровню ректальной температуры, который считается критическим также и для большинства других животных.

Если взрывообразный, катастрофический подъем температуры предотвращен, собака способна переносить и значительно большие степени дегидратации. В прохладной атмосфере собака сможет быстро оправиться от дегидратации, достигающей даже 17% веса тела. В чем же причина такого различия?

Очевидно, дегидратация снижает выносливость собаки к высокой температуре. Есть две наиболее вероятные возможности для объяснения этого феномена: а) испарение с дыхательного тракта снижается и охлаждающий механизм расстраивается, если в результате дегидратации не хватает воды для охлаждения тела; б) хотя испарение продолжается, нарушение циркуляции делает невозможным достаточный перенос метаболического тепла к охлаждающим поверхностям. Первую из этих возможностей приходится отбросить, так как рот остается увлажненным и его поверхность охлажденной и в момент, когда начинается катастрофическое повышение температуры. Более вероятно вторая возможность, т. е. что причиной является нарушение циркуляции крови. Сердце и без того уже перенапряжено в связи с резким учащением пульса. А когда становится необходимым увеличить кровоток для усиления переноса тепла из глубины тканей к охлаждающим поверхностям, объем крови оказывается сниженным из-за дегидратации и непропорционального уменьшения количества плазмы. Кроме того, потеря воды плазмы ведет к увеличению концентрации ее белков и увеличению вязкости крови, что еще больше затрудняет деятельность сердца.

Все это сильно напоминает картину циркуляторного шока, и причина по сути та же самая. У дегидратированной собаки возникает конфликт между повышающейся потребностью в увеличении кровотока через охлаждающие поверхности и снижением объема крови, что в определенный момент приводит к невозможности удовлетворить требования циркуляторной системы. Когда компенсаторные возможности исчерпаны, животное подвергается необратимому нарушению циркуляторной функции, что в среде с высокой температурой приводит к катастрофическому повышению внутренней температуры тела, когда перенос тепла прекращается.

Когда кошка подвергается воздействию высокой температуры в лабораторных условиях, она проявляет почти такую же выносливость, как и собака. Семичасовую экспозицию, которой Ли и его сотрудники пользовались в стандартном тесте для домашних животных, кошки переносили при  $41^{\circ}\text{C}$  и 65% относительной влажности [277]. Температуру в  $43^{\circ}$  они выдерживали только 2 часа, после чего кошки изымались из опыта уже при явлениях начавшегося быстрого подъема ректальной температуры. Однако при более низкой влажности кошки выдерживали в течение 7 часов и такую внешнюю температуру.

Главная роль в терморегуляции у кошки принадлежит терморегуляторному полипноэ. Частота дыхания в опытах Ли изменялась с исходной величины порядка 60 до 240—250 дыханий в минуту. При трех степенях повышения температуры:  $38$ ,  $41$  и  $43^{\circ}\text{C}$  частота дыхания оставалась равной 240—255 дыханий в минуту, несмотря на значительные различия тепловой нагрузки при этих температурах. По-видимому, кошка использует совершенно определенную частоту дыхания, вероятно совпадающую с резонансной частотой ее дыхательной системы, подобно тому как это было показано Кроуфордом на собаке [91].

В дополнение к учащению дыхания кошка при увеличении тепловой нагрузки смачивает также слюной свою шерсть. Подобным способом охлаждения кошка начинает пользоваться, когда температура ее тела повышается до  $40^{\circ}\text{C}$  и выше [277].

На примере кошки мы впервые рассматриваем этот механизм — использование слюны для охлаждения внешней поверхности тела. Между тем этот способ охлаждения широко распространен среди сумчатых, о которых мы будем говорить ниже. Многие мелкие грызуны, которые обычно не подвергаются тепловым воздействиям и не используют воду для терморегуляции, в случае крайней необходимости используют реакцию, которая заключается в обильной саливации со смачиванием шерсти; это бывает, когда температура их тела приближается к летальному пределу [296].

Кошки могут выдерживать более высокую ректальную температуру, чем собаки, вероятно, немного выше  $43^{\circ}\text{C}$  [9]. Это обнаружил и Проути, который нашел, что кошки выносят повышение ректальной температуры до  $43$ — $44^{\circ}\text{C}$ , причем при таких температурах они промачивают слюной все доступные части шерстного покрова [267].

**Выносливость к дегидратации.** Так как кошки используют воду для терморегуляции, они могут дегидратироваться настолько быстро, что потери веса, связанные с истощением, не становятся фактором, осложняющим оценку эффекта потери воды как таковой. Кошки противостоят острой дегидратации несколько лучше, чем собаки, причем потеря воды может достигать



у них до 20% веса тела [9]. Подобные результаты были получены и в более ранних исследованиях, где к моменту смерти животных при внешней температуре выше 38° С потеря веса доходила до 18—26%. Подобная степень дегидратации достигалась в течение 20—27 часов [93].

Способность кошек существовать без воды была проверена и в более продолжительных опытах [75], результаты которых, однако, трудно интерпретировать, поскольку нет уверенности в том, была ли потеря веса связана с дегидратацией или со снижением поедаемости корма. Этот недостаток методики был тщательно устранен в работе Вольфа и сотрудников [265, 355]. Они показали, что кошек можно выдерживать без воды на рационе, состоящем из трескового филе, свежей мороженой лососины или сырой говядины. В этом исследовании оказалось, что концентрирующая способность почек кошки довольно высокая, выше, чем у собаки или у крысы. Наивысшие концентрации мочи были порядка 3.25 осм., при содержании мочевины 2550 мМ.

Если рыба или мясо подвергались частичному обезвоживанию, кошки не выдерживали, начинали терять вес и концентрация плазмы у них повышалась. Если вместе с кормом, содержащим недостаточное количество воды, чтобы обеспечить потребности кошки, для питья давалась морская вода, кошки чувствовали себя прекрасно и даже восстанавливали нарушенный ранее водный баланс. Этот факт проще всего объяснить исходя из следующего гипотетического примера. Допустим, что кошка образует 20 г мочевины и располагает для ее экскреции 100 мл воды. Необходимость выводить мочевину в виде 20%-го раствора превысила бы концентрационные возможности почек кошки, но с помощью 100 мл морской воды мочевина может быть выведена уже в 10%-м растворе. 3.5 г соли, которая содержится в морской воде, вместе с небольшим количеством солей, которые были в рыбе, также могут быть удалены почками при диурезе в 200 мл.

Этот пример показывает, что морская вода может быть с успехом использована, когда имеется некоторое количество свободной воды из другого источника, в данном случае из пищи; при этом концентрация солей в моче не достигает уровня морской воды. Голодающему животному или человеку, потерпевшему кораблекрушение, на плоту, без пищи, морская вода не принесет пользы, она лишь ускорит развитие дегидратации.

## ДИКИЕ ХИЩНИКИ ПУСТЫНИ

В сущности говоря, нет никаких данных о диких пустынных плотоядных. По всей вероятности, они могут сопротивляться перегреванию посредством полипноэ, подобно собаке и кошке. Когда вода не расходуется на нужды терморегляции, они должны быть способны сохранять водный баланс за счет воды, содержа-

щейся в теле их добычи, вместе с водой, которая освобождается при окислении.

Более крупные хищники пустыни, вероятно, зависят от доступа к источникам питьевой воды, хотя бы в жаркое время года. Единственное сахарское плотоядное, которое, по-видимому, обходится полностью без питьевой воды, — это феннек (*Fennecus zerda*). Моно [228] нашел, что это маленькое, похожее на лисицу животное, весящее меньше килограмма, — одно из наиболее распространенных млекопитающих в Пустом Квартале северо-западной Сахары. Феннек существует на смешанной диете, состоящей из насекомых, ящериц, грызунов, и поедает растительной пищи больше, чем обычно потребляется плотоядными. Это животное выкапывает довольно глубокие норы, потому воздействие на него дневной жары сводится к минимуму, и на терморегуляцию феннек, вероятно, расходует очень мало воды.

Молодые феннеки рождаются ранней весной в норах, и арабы часто выкапывают их и продают оседлым жителям оазисов, которые выращивают и откармливают этих животных на еду. Детеныши похожи на маленьких серых котят, с коротким толстеньким хвостиком и маленькими округлыми ушками. По мере роста детенышей их уши растут непропорционально, и кажется, что взрослое животное состоит главным образом из ушей. В Сахаре у меня жили два этих очаровательных зверька, которые были общими любимцами; позднее я смог забрать их домой, в Соединенные Штаты. В Сахаре летом, когда они разогревались при играх в жаркий день, у них наблюдалось терморегуляторное полипноэ, как у собак. Отсюда ясно, что они могут развивать характерную полипноэтическую реакцию, используя воду для терморегуляции. Но очевидно, что при существовании в местности, где вода для питья недоступна, они не имеют возможности пускать в ход этот терморегуляторный механизм в сколько-нибудь значительной степени, и потому обитание в норах и ночной образ жизни являются для них наиболее насущным в механизме экономии воды.

Мои ручные животные охотно ели столовые остатки, мясо, хлеб, различные овощи и фрукты. Особенно любили они сочные сладкие фрукты, как например персики и землянику, однако они отказывались от магазинной земляники, вероятно, потому, что она была обработана химическими консервантами.

Несмотря на такую смешанную диету, содержащую воду, и то, что они охотно пили и воду, и молоко, концентрация мочи у них часто была довольно высокой.

В одной из проб концентрация мочевины была 2620 мМ, что равнозначно почти 16%-му раствору. Это выше, чем было найдено у кошки, даже в самых жестких условиях опыта. Так как, по всей вероятности, для феннека это отнюдь не предел, совершенно очевидно, что он может сохранять водное равновесие еще лучше, чем кошка, которая может существовать без воды на рационе из све-

жей рыбы или мяса. Отсюда следует, что феннек способен экскретировать мочевину, образующуюся при его мясной пище, легко сохраняя водный баланс. Значение воды, содержащейся в растительных компонентах их обычной пищи в природных условиях, когда растительная пища играет значительную роль, и степень использования воды для терморегуляции останутся неизвестными, пока эти чудесные зверьки не будут изучены более детально.

Следует упомянуть и о некоторых других животных, потребляющих пищу животного происхождения, хотя они и не принадлежат к собственно хищникам. Это грызун — американский хомячок (*Onychomys*, стр. 213), насекомоядное — пустынный ушастый еж (*Hemiechinus*) и сумчатое — сумчатая мышь, или мульгара (*Dasyiscus*, стр. 231). Все три названных вида обитают в аридных областях, где они кормятся преимущественно животной пищей, а в лабораторных условиях их можно содержать на мясном рационе без воды. Американский хомячок и мульгара будут подробнее рассмотрены ниже, в главах, посвященных грызунам и сумчатым. Ушастый еж (*Hemiechinus auritus aegypticus*), по нашим предварительным данным, по-видимому, может существовать без воды на мясной пище с меньшим содержанием воды, чем может выдерживать американский хомячок.

Все три упомянутые животные, так же как и феннек, пользуются подземными убежищами, когда надо укрыться от жестокой жары. В общем же мы можем сказать, что мелкие хищники пустыни могут без особых трудностей сохранять свой водный баланс за счет воды, содержащейся в их пище.

### Р Е З Ю М Е

Два представителя хищных — собака и кошка при низкой влажности могут выдерживать температуру воздуха более высокую, чем температура тела. В частности, собака обладает совершенной терморегуляцией. При высокой температуре оба вида используют для испарения воды с дыхательных путей терморегуляторное полипноэ. Детальное рассмотрение механизма последнего дано только для собаки.

При полипноэ дыхание поверхностно, но тем не менее оно сопровождается значительным увеличением вентиляции легких и «вымыванием» углекислоты из крови, вследствие чего возникает значительный алкалоз. Однако собака при полипноэ, по-видимому, переносит этот алкалоз без затруднений.

Одно из преимуществ полипноэ по сравнению с потоотделением у человека состоит в том, что оно не сопровождается сколько-нибудь значительной потерей солей. Другое преимущество в том, что животное само обеспечивает вентиляцию охлаждаемой поверхности, в то время как при потении оно зависит от естественной или форсированной конвекции воздуха.

Собака с трудом переносит наиболее тяжелые условия пустыни. Она, однако, может предотвратить чрезмерный подъем температуры тела при передвижении по пустыне, под прямым воздействием горячего воздуха и радиационного тепла. По сравнению с человеком в аналогичных условиях собака тратит на испарение больше воды, но если отнести это испарение к единице поверхности тела, то потери равны, или у собаки они даже несколько меньше.

Для пищи плотоядных характерно большое содержание воды, которой может хватить на покрытие всех потребностей, включая и выделение моче-

вины, образуемой в процессе белкового обмена, но при условии, если вода не расходуется на нужды терморегуляции.

В прохладной среде собака при дегидратации может терять 17—20% веса тела, однако и при более умеренных потерях воды — 10—14% — собака уже не способна выдерживать высокую температуру. В комплекс явлений, предшествующих смерти, входит и катастрофическое повышение температуры тела, вызванное, по-видимому, нарушением циркуляции крови, а не неспособностью поддерживать дальнейшее испарение жидкости с дыхательных путей.

У кошки принципы терморегуляции те же, что и у собаки, но она, по-видимому, несколько более устойчива к дегидратации и способна переносить немного большее повышение температуры тела, чем собака.

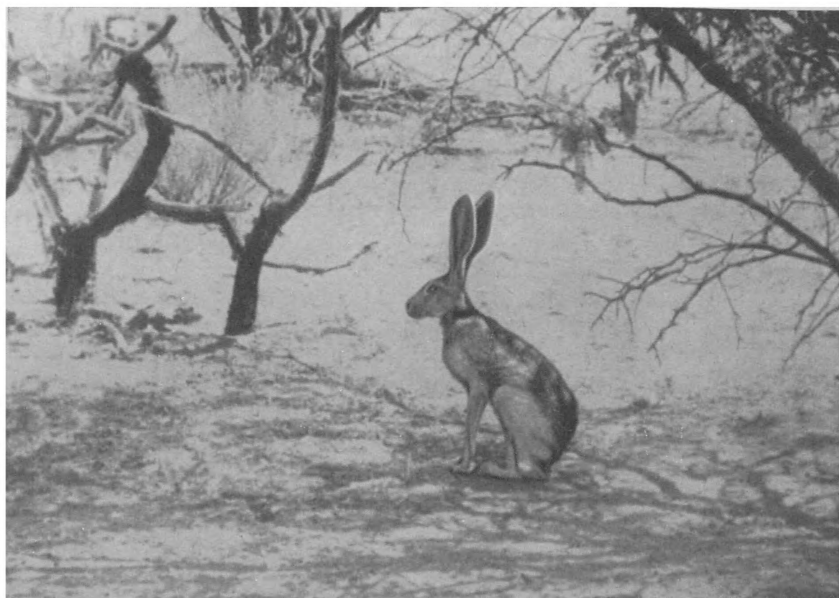
Дикие плотоядные животные пустыни систематически не изучались, но отдельные исследования заставляют предполагать, что физиологические реакции у этих животных подобны тем, которые были установлены для домашних — кошки и собаки.

## КРОЛИКИ И АМЕРИКАНСКИЕ ЗАЙЦЫ

Одно из наиболее распространенных животных засушливой полосы юго-запада США — это американский заяц, который, вопреки своему обычному названию, не кролик (по-английски Jack rabbit), а заяц (*Lepus*). В то время как кролики — норные животные и обычно выкапывают собственные туннели и норы, большинство зайцев остается на поверхности почвы и не имеет подземных убежищ. Американский заяц не является исключением; эти животные не имеют нор, и их можно встретить в пустыне в любое время дня, хотя в жару они менее активны и стремятся укрыться в тени. Наиболее характерная их черта — это огромные, даже для зайца, уши, явно непропорциональные. Большие уши вообще характерны для многих животных пустыни. Например, широко распространенная сахарская форма *Lepus capensis* отличается ушами, гораздо более крупными, чем у его родичей в более умеренном климате [256].

Огромный физиологический интерес, который представляют эти животные, весящие около 2—3 кг [17], заключается в том, что теоретически они слишком малы, чтобы могли использовать воду для терморегуляции, но поскольку они не имеют нор, их нельзя отнести и к типичным видам, скрывающимся от тепла, подобно кроликам и мелким грызунам. Загадочной чертой американского зайца являются и его огромные уши. Они выглядят как великолепные радиаторы, но разве в жаркий день они не будут увеличивать тепловую наружку, подвергая нагреванию такую большую поверхность?

Два наиболее обычных представителя этой формы — *Lepus californicus* и *L. alleni* — были тщательно изучены, потому что они имеют значение как конкуренты крупного рогатого скота в полуаридных районах юго-запада Соединенных Штатов [345]. По-видимому, они нуждаются в воде. Получая в неволе в качестве корма различные сухие растения, собранные в местах обычного обитания этих животных, они теряют вес, и состояние их ухудшается [17]. В природных же условиях районы индивидуального обитания отдельных особей настолько ограничены, что они вряд ли



АМЕРИКАНСКИЙ ЗАЯЦ (*LEPUS ALLENI*)

Несмотря на свое английское название — Jack rabbit, он в действительности заяц. Животное не имеет нор, но в жаркие дни использует затененные участки почвы. О возможном значении больших ушей см. текст (стр. 159). Снимок U. S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.

могут передвигаться к открытым водоемам для питья. Нет оснований думать, что они пользуются доступными водопоями для скота [345]. А в неволе они пьют, если им дают воду [347].

Они поедают изрядные количества зеленых и сочных кормов. После дождя, когда отрастает свежая трава, она составляет большую часть рациона животных. В другое время года они могут поедать зеленые листья мескита (*Prosopis*) и других кустарников, и в сухое время важнейшим ресурсом воды могут быть кактусы. Можно принять, что содержание воды в зеленых свежих кормах составляет около 80% их веса. В неволе животные прекрасно себя чувствуют, получая смесь сухих кормов и зеленых растений, без питьевой воды. Такой рацион обеспечивает достаточное количество воды для нормальных потребностей, но ее вряд ли может хватить, если испарение становится основным элементом терморегуляции.

Одна из причин, по которым эти зайцы так мало экспериментально изучались, состоит в том, что их очень трудно ловить и со-

держат в неволе. Когда это дикое животное помещают в клетку, оно непрерывно бьется о решетку, пока не разбивается насмерть. Эта трудность была преодолена аризонскими исследователями, которые добывали путем кесарева сечения детенышей у самок, подстреленных в поле, а затем заботливо и не жалея времени выращивали их путем ручного вскармливания. Вполне возможно, что использование транквилизаторов окажется полезным для приручения пойманных взрослых животных, пока они не привыкнут к неволе. Это было бы значительно легче, чем воспитание «нерожденных» детенышей.

Так как о физиологии этих животных практически ничего не известно, необходимо рассмотреть все, что мы знаем об их отдаленных родственниках — кроликах. Дикая кролик (*Oryctolagus cuniculus*) был ввезен в Австралию и великолепно прижился в аридных областях, но оказался неспособным приспособиться к особо засушливым условиям. Кролики, которых держат на огороженных участках их естественной зоны обитания, существуют вполне благополучно, но без воды, пока держится зеленая растительность. Однако летом, по мере того как растения высыхают, кролики снижают вес, и месяца через два начинается их массовая гибель. К моменту смерти они теряют до 50% веса тела и выглядят крайне истощенными, хотя корма еще достаточно [148]. Это показывает, что дикий кролик не способен выдерживать условия истинной пустыни и сильно страдает в периоды засухи, пока дожди не принесут за собой свежую растительность.

Домашний кролик был объектом ряда прекрасных исследований по терморегуляции. Результаты этих исследований позволяют более рационально подойти к вопросу о возможностях существования американских зайцев в условиях, невыносимых для животного, которое не имеет в своем распоряжении достаточно воды для нужд терморегуляции.

## ДОМАШНИЙ КРОЛИК

**Т е м п е р а т у р н а я   в ы н о с л и в о с т ь .** Домашний кролик не очень хорошо выносит высокие температуры. Белые ангорские кролики при помещении в жаркую камеру не переносили даже 7-часовую экспозицию, если температура превышала 38° С. Ректальная температура у них достигала 42° через 2—5 часов, и их приходилось удалять из камеры. Для этих кроликов максимальная температура, которую они могли выдерживать непрерывно, равнялась 33—35° [195].

Короткошерстная новозеландская порода изучалась Броди и его группой [167]. В этих опытах животные подвергались воздействию постепенно повышающейся температуры в течение 3 месяцев, что позволяло им постепенно приспосабливаться к крайним условиям. Максимальная выносливость в этом случае должна

была бы выявиться лучше, чем в условиях острого опыта, когда температура повышалась до максимума в течение нескольких часов. Динамика ректальной температуры при меняющихся внешних условиях показана на рис. 26. При температуре воздуха порядка  $38^{\circ}\text{C}$  ректальная температура была около  $41^{\circ}$ , а при  $40^{\circ}$  внешней температуры повышалась до  $42^{\circ}$ . Летальная ректальная температура для кроликов лежит, по-видимому, между  $42$  и  $43^{\circ}\text{C}$ , как и для других млекопитающих [167, 195].

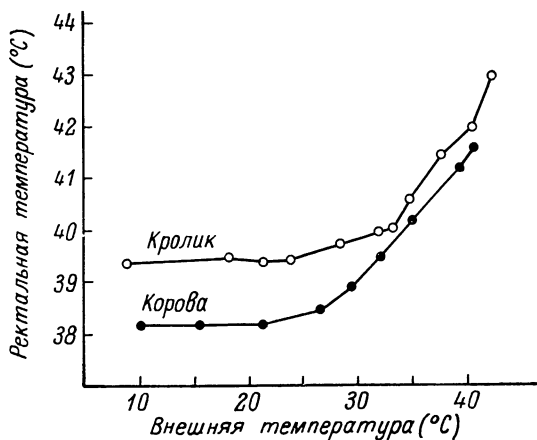


Рис. 26. Зависимость ректальной температуры у кролика от внешней температуры. Для сравнения показана аналогичная реакция у коровы. Из: Иогансен и др. [167].

Одной из наиболее заметных реакций кроликов на высокую температуру окружающей среды является повышение частоты дыхания. Нормальный ритм дыхания у кролика, 50—100 раз в минуту, при повышении температуры постепенно нарастает. У ангорских кроликов он достигает 700 дыханий в минуту при  $43^{\circ}\text{C}$  [195]. Дыхание учащается, как мы сказали, постепенно, а не внезапно, и не с такой точностью, как у собаки. Чрезвычайно высокая частота дыхания у ангорской породы, по-видимому, не типична для кроликов вообще, так как другие исследователи, как правило, наблюдали учащение до 200—300 дыханий в минуту. В прекрасном исследовании миссурийской группы [167] повышение составило от 90 при низкой температуре до 300 в минуту, когда внешняя температура превышала  $40^{\circ}\text{C}$ . Между  $10$ — $20^{\circ}$  дыхание заметно не менялось, но свыше  $20^{\circ}$  кривая частоты дыхания давала резкий изгиб, и с этого момента она постепенно и равномерно шла вверх.

Когда частота дыхания увеличивалась, кролик начинал дышать с открытым ртом, но так как глубина дыхания соответственно не уменьшалась, дыхательная вентиляция резко усиливалась.



Было бы правильнее сказать, что в этих условиях у кролика возникает не типичный пантинг, а гипертермическая одышка несколько иного типа. При высокой ректальной температуре начинается слюноотделение, но кролики не смачивают слюной шерсть, как кошки и некоторые другие животные [277].

**Испарение.** Согласно данным Ли, испарение в легких составляет лишь одну четвертую от общего испарения при высокой

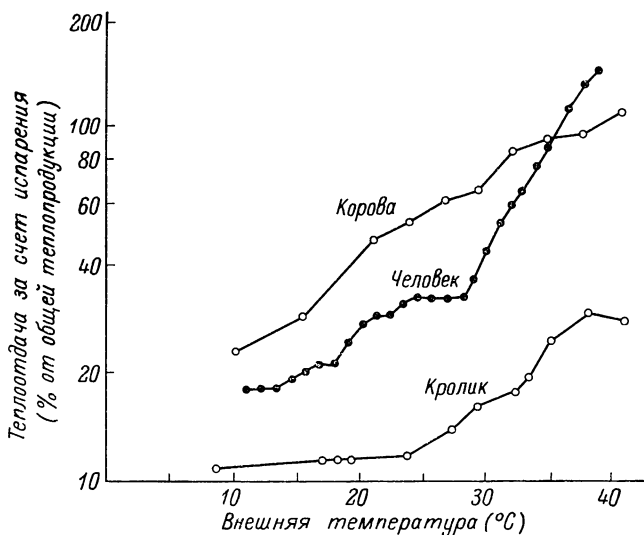


Рис. 27. При высоких внешних температурах фракция метаболического тепла, рассеиваемого у кролика путем испарения, составляет около 30% от общей теплопродукции. Остальная часть метаболического тепла рассеивается путем конвекции и радиации в горячую внешнюю среду. У коровы и человека испарение играет в рассеивании тепла значительно более важную роль. Из: Джонсон и др. [167].

температуре [195]. К такому же заключению пришли и другие исследователи [173]. Это могло бы указывать, что кожное испарение при высокой температуре также увеличивается, как это и предполагали прежние исследователи. Хотя было установлено, что домашний кролик не имеет потовых желез [116], очевидно, у него имеет место значительное увеличение потери воды через кожу при высокой внешней температуре [173, 233]. Диффузионная потеря воды, по-видимому, увеличивается в связи с усилением кровотока через кожу. Эта точка зрения находит подтверждение в том, что при увеличении кожного кровоснабжения при воздействии фармакологических средств диффузионная потеря воды, видимо, заметно увеличивается [116].

Измерения, произведенные миссурийскими исследователями, показали, что при умеренной внешней температуре потери через легкие составляют 40%, а через кожу — 60% от общего испарения воды [167]. Хотя при повышении температуры нарастает и то и другое, кожное испарение увеличивается более быстро, и при 42° С на долю кожи приходится уже 80%, а на легкие — всего 20% от общего испарения воды.

Другие пути отдачи тепла. Наиболее загадочным в результатах миссурийских исследователей является то, что у кролика за счет испарения рассеивается лишь небольшая часть образуемого тепла (рис. 27). При низких температурах путем испарения элиминируется только 10% от общей теплопродукции. При таких условиях наибольшая ее часть может легко отдаваться путем проведения и радиации. При высокой внешней температуре (40° С) теплоотдача за счет испарения составляет всего 30% от общей продукции. Так как кролик может переносить такую температуру относительно продолжительное время, оставшая часть образуемого тепла должна как-то рассеиваться, для чего не существует иных возможностей, кроме проведения и радиации. Для сопоставления стоит напомнить, что и человек, и корова в таких условиях отдают тепло практически почти целиком путем испарения, т. е. совсем не так, как кролик. Поскольку кролик при внешней температуре в 40° С сохраняет ректальную температуру 42°, создается некоторый градиент, допускающий известную теплоотдачу во внешнюю среду. Но поразительно то, что столь малый градиент оказывается достаточным, чтобы животное могло избавиться от большей части образуемого тепла, причем на испарение падает лишь небольшая доля общей теплопродукции. Пока не произведены детальные исследования, мы можем только предполагать, что этот градиент при наличии большой внешней поверхности, образуемой ушами, оказывается достаточным, чтобы отдать две трети образуемого тепла. Эта ситуация является для исследователя, наделенного воображением, стимулом к более углубленному и точному анализу различных путей теплообмена у кролика при высоких внешних температурах.

### ДИЛЕММА, СТОЯЩАЯ ПЕРЕД АМЕРИКАНСКИМ ЗАЙЦЕМ

В какой степени данные, полученные на домашних кроликах, могут помочь решить загадку конфликта между значительной тепловой нагрузкой и недостатком воды у американского зайца? Они позволяют по крайней мере сделать некоторые важные предположения.

Прежде всего из них следует, что у него путем испарения рассеивается в условиях высокой температуры лишь малая доля образуемого тепла. Проведение и радиация могут обеспечить элиминацию

основной части образуемого тепла, если температура окружающей среды хотя бы чуть ниже температуры тела. Это животное имеет уши значительно большие, чем домашний кролик, и оно, по-видимому, способно использовать существенные преимущества, связанные с их обширной поверхностью.

**М и к р о к л и м а т.** Наблюдение за поведением этих животных показывает, что они используют малейшие возможности, предоставляемые внешней средой [347]. В жаркое время они отыскивают днем тень, чаще всего в углублениях почвы, вблизи кустов мескита. Если животное спугнуть в его обычном месте отдыха, оно быстро отбегает на короткое расстояние и находит новое место под кустами, в тени утеса или в понижении почвы. Если же преследование продолжается, они весьма неохотно покидают тень и, по-видимому, скоро начинают страдать от перегревания. Дилл сообщает, что в достаточно жаркий день два человека легко могут догнать американского зайца, и, если преследователи проявят некоторое упорство, животное становится жертвой тепловой прострации [106].

Одно из преимуществ пребывания в тени заключается в том, что температура почвы на затененных участках ниже, чем на открытых солнцу местах; при хорошем затенении она даже ниже температуры воздуха [347]. К сожалению, в местах, где прячется этот заяц, условия микроклимата не изучались должным образом, но измерения температуры воздуха и почвы показали, что и та и другая в низких зарослях кустарников (мескита) в пустыне ниже, чем на открытых местах [347].

Так как мы не имеем точного описания микроклиматических условий в местах, которые американский заяц избирает для отдыха, рассмотрим ситуацию исходя из тех сведений, которыми мы располагаем. Нижеследующие соображения исходят из данных о радиационном теплообмене, и хотя эти соображения и предположительны, они не противоречат имеющимся представлениям и могут послужить для построения рабочей гипотезы.

**Р а д и а ц и о н н а я т е м п е р а т у р а н е б а.** Выше, когда мы рассматривали крупные организмы, такие как верблюд или человек, мы обсуждали вопрос об их тепловой нагрузке в открытой пустыне. В этих условиях по всем обычным путям теплообмена проникновение тепла к поверхности организма происходило и путем проведения от нагретого воздуха и солнечной радиации и радиации от нагретой почвы. Тогда мы не рассматривали отдельно радиационный обмен между животным и безоблачным небом, поскольку интегрированная температура радиации из внешней среды в сумме обеспечивала приток тепла в организм и не было надобности рассматривать радиацию от неба в отдельности. Совершенно иное мы будем иметь для микроклимата маленького животного, где радиационная температура неба становится самостоятельным важным фактором в общей картине радиации.

В течение дня радиационная температура безоблачного неба — и видимая, и инфракрасная радиация — много ниже, чем температура воздуха. Направляя кожный радиометр на небо в Сахаре, я обнаружил, что радиационная температура в дневное время ниже  $20^{\circ}\text{C}$ , а ночью она приближается к точке замерзания. Но поскольку мой инструмент не был предназначен для такого рода измерений, я не стал уточнять пределы нижних уровней температуры. Однако известно, что радиационные температуры неба низки, за исключением облачных дней. Наиболее низкая средняя радиационная температура неба в пустынях США, по наблюдениям Ли, в летние ясные дни при низком давлении водяных паров равнялась  $13^{\circ}\text{C}$ . Ночью она ниже — в среднем  $7.5^{\circ}$ . При наличии дымки и облачности радиационная температура неба повышается и приближается к температуре воздуха (Ли, личное сообщение).

Любой объект на поверхности почвы вступает в радиационный обмен с небом. Так как температура тела животного около  $35\text{—}40^{\circ}\text{C}$ , существенное количество тепла должно отдаваться к небу в ясный день и еще более — ночью. Учитывая радиационные потери, нужно еще иметь в виду, что ночью поверхность земли становится много холоднее, чем воздух, особенно в тихие ночи, когда движение воздуха не перемешивает тонкий холодный его слой, прилегающий к поверхности грунта. В частности, предметы с низкой теплоемкостью, например трава или листья, могут охлаждаться особенно сильно, до точки замерзания, в то время как температура воздуха еще на  $10\text{—}15^{\circ}\text{C}$  выше нуля.

**Изготовление льда.** Убеждающим примером высокой эффективности ночного неба для охлаждения может служить примитивный метод изготовления льда в тропических странах, где температура воздуха никогда не падает до точки замерзания. Замечательное описание этого процесса дано в 1775 г. в письме сэра Роберта Баркера Королевскому обществу [23].

«Процесс изготовления льда в Восточной Индии будет предметом обсуждения, и я позволю себе предложить Вашему вниманию метод, которым пользуются в Аллахабаде, Мутегиле и Калькутте, в Восточной Индии, лежащей между  $25\frac{1}{2}$  и  $23\frac{1}{2}$  градуса северной широты. Я никогда не слышал, чтобы в этих местах кто-нибудь находил естественный лед в ямах или пустотах, или в воде, задерживающейся на дорогах, и я никогда не видел, чтобы термометр опускался до точки замерзания. Мой изготовитель льда в Аллахабаде (именно там я проводил это наблюдение) за зиму приготавливал лед в количестве, достаточном для снабжения в течение всего лета. Он пользовался следующим способом: на обширном открытом ровном месте вырывались три или четыре углубления, каждое в 30 квадратных футов и 2 фута глубиной. На дно каждого из них настилался слой сухих толстых стеблей сахарного тростника или крупного индийского маиса, толщиной от восьми дюймов до фута. На эту подстилку ставились рядом неподалеку один от другого много небольших и неглубоких глиняных сосудов, в которые помещалась вода, предназначенная для замораживания. Сосуды были не глазурованные, стенки их были не толще четверти дюйма и около дюйма с четвертью глубиной, они были сделаны из глины настолько пористой, что можно было видеть, как вода свободно просачивается на наружную поверхность сосуда.

С наступлением вечерней темноты сосуды наполняются мягкой водой, которую заранее кипятят. Изготовители льда приходят на рассвете, до того как солнце покажется над горизонтом, и собирают все, что замерзло, в корзины, выливая туда все содержимое сосудов, причем лед задерживается.

Здесь следует заметить, что количество льда сильно зависит от погоды, и случается иногда, что заморозания не происходит совсем. В других случаях замерзает половина воды, и в то же время я часто видел, как все содержимое сосуда превращается в пастоящий ледяной блин: чем чище небо, чем яснее и тише погода, тем более удачно проходит замораживание, а сильный меняю-

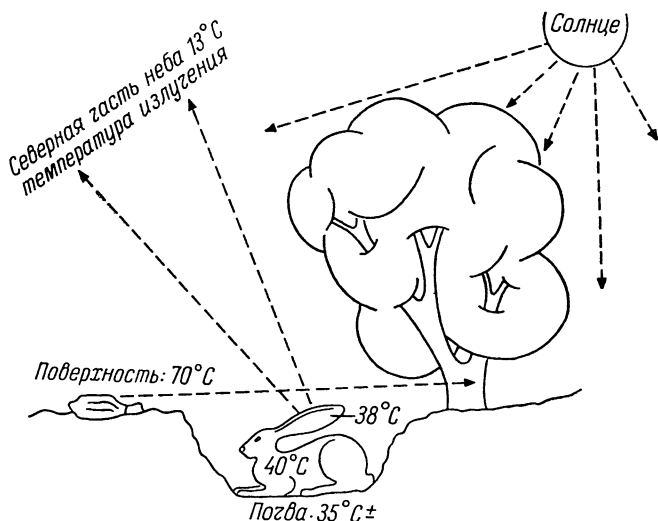


Рис. 28. Гипотетическая температурная ситуация у американского зайца. Когда животное сидит спокойно в затененном углублении почвы, радиация к небу играет, вероятно, важную роль в экономии воды, используемой для теплоотдачи.

щийся ветер и облака ему мешают. И я часто замечал, что в холодные для человеческого тела ночи лед едва начинает образовываться, а в иное время, когда ночь спокойная и ясная и кажется, что она значительно теплее, содержимое сосудов промерзает насквозь».

Поразительно, как в этом примитивном методе чисто эмпирическим путем были использованы физические законы, управляющие процессом, и как необразованные ремесленники смогли столь полно использовать все простые свойства подручных материалов. Сосуды для замораживания хорошо изолированы от тепла почвы и помещены в углубления, в которых холодный воздух будет собираться под подстилкой из стеблей тростника и маиса, препятствующих циркуляции воздуха снизу. Сосуды сделаны из пористой глины, пропускающей воду, испарение которой вызывает охлаждение, глиняная стенка тонкая, что обеспечивает хорошую теплопроводность при низкой теплоемкости; они мелкие и широкие, благодаря чему создается большая поверхность для радиационной

потери тепла, и воды в них наливается немного, чтобы ее избыток не нужно было охлаждать, прежде чем начнется замерзание.

**Значение длинных ушей.** Если мы теперь рассмотрим американского зайца с точки зрения только что изложенных соображений, мы встретим следующую ситуацию. Представим животное, когда оно сидит в ямке, в тени, на северной стороне куста (рис. 28). Поверхность почвы здесь не освещается солнцем; следовательно, она заметно холоднее, чем открытая поверхность, и даже холоднее, чем воздух в дневное время. Ее температура только приближается к температуре воздуха, которая летом бывает около  $30^{\circ}\text{C}$  [347]. Радиация от солнца экранируется кустом, а отраженная радиация от горячей поверхности пустыни не достигает животного в его ямке. Большие уши вступают в радиационный обмен с видимым окружением. В кустарнике температура поверхности в тени близка к температуре воздуха или немного ниже в связи с испарением, а температура неба, как можно предположить, на  $25^{\circ}$  ниже, чем температура ушей.

Радиационная потеря с ушей может быть вычислена по закону Стефен—Больцмана<sup>1</sup> для радиации, и при температурах, показанных на рис. 28, радиационная потеря с ушей составит 13 кал. на  $1\text{ см}^2$  в час. Если поверхность обоих ушей равна  $400\text{ см}^2$ , они могут отдавать за час около 5 ккал., что составляет треть всей метаболической теплопродукции 3-килограммового животного. Конечно, требуются прямые исследования для того, чтобы точно установить уровень радиации от ушей. Но если мы допустим, что американский заяц находится в условиях, достаточно подходящих для радиационной теплоотдачи, он должен быть способен сохранять тепловой баланс даже при весьма высоких температурах воздуха. В углублениях почвы температура воздуха может быть еще ниже, чем температура воздуха по соседству, потому что здесь ниже температура почвы и при тихой погоде некоторая прохлада микроатмосферы будет сохраняться в понижениях почвы. Однако в ветреные дни ситуация может быть и менее благоприятной потому, что утрачиваются местные преимущества в смысле температуры воздуха и увеличивается приток тепла извне через большие поверхности ушей. При ветре в пустыне тепловая нагрузка всегда повышается и у животных, и у человека.

Если эти общие соображения правильно отражают роль больших ушей у американского зайца, то это значит, что мы дали «объяснение» преимуществ больших ушей у пустынных животных. Это их свойство всегда казалось загадочным, так как во внешней

---

<sup>1</sup> Чистый радиационный обмен  $H_R$  между двумя объектами  $H_R = S_0 e_1 e_2 (T_1^4 - T_2^4) A$ , где  $S_0$  — константа Стефен—Больцмана,  $1.37 \times 10^{-12}$  кал. · сек.<sup>-1</sup> см.<sup>-2</sup>,  $e_1$  и  $e_2$  — коэффициенты серости,  $T_1$  и  $T_2$  — абсолютные температуры двух объектов,  $A$  — площадь в см<sup>2</sup>. При температурах порядка рассматриваемых коэффициенты серости весьма близки к единице и нет нужды принимать их во внимание.

среде, более теплой, чем тело, увеличение поверхности только усиливает поступление тепла извне. Однако наличие радиационного теплообмена с безоблачным небом до сих пор не принималось во внимание при оценке возможной роли ушей. Микроклиматические исследования, включая измерение радиации, весьма необходимы для объективной оценки высказанных выше предположений, а стандартные метеорологические сведения тут почти бесполезны. Метеорологическая будка может предоставить прекрасную информацию о микроклимате в хорошо вентилируемом, квадратном, выкрашенном в белую краску ящике, расположенном в 2 м от поверхности почвы, но это мало скажет нам о том, с чем реально имеет дело американский заяц, когда он сидит в тени куста. Стандартные метеорологические условия имеют большее значение для оценки положения крупных животных, и недаром у верблюда уши маленькие. Большие уши мы находим именно у мелких животных, таких как некоторые грызуны, пустынный еж, или у животных средних размеров, как пустынные зайцы, американская харликовая лисица и феннек.

## Р Е З Ю М Е

Американский заяц часто встречается в пустынях юго-запада США. Он живет в зонах, лишенных свободной открытой воды, и его существование зависит от смеси сухих и сочных растений. Физиология его не изучалась, и мы располагаем только данными, касающимися его ближайшего родственника — домашнего кролика.

Кролик мало способен сопротивляться повышению температуры тела в среде с высокой температурой. При внешней температуре  $40^{\circ}\text{C}$  его ректальная температура повышается до  $42^{\circ}$ . При тепловом стрессе частота его дыхания увеличивается от исходного около 100 в минуту до 300, но такое повышение не является типичным терморегуляторным полипноэ, как у собаки. Увеличивающееся при этом легочное испарение составляет только около одной трети, остальное же испарение осуществляется через кожу. По имеющимся данным, у кролика нет потовых желез и кожное испарение связано с диффузионной потерей воды («неощутимая перспирация», — *perspiratio insensibilis*).

При  $40^{\circ}\text{C}$  путем теплоотдачи за счет испарения элиминируется лишь одна треть общей теплопродукции. Остальные две трети могут рассеиваться только путем проведения и радиации. Температурный градиент между телом ( $42^{\circ}$ ) и внешней средой ( $40^{\circ}$ ) очень мал, но большие поверхности ушей, по-видимому, обеспечивают перенос тепла и при столь незначительном градиенте.

Предполагается, что большие уши американского зайца могут служить эффективными радиаторами для отдачи тепла в ясный день, когда радиационная температура неба примерно на  $25^{\circ}\text{C}$  ниже, чем температура тела животного. Отыскивая тенистые места, где температура низка и солнечная радиация экранирована, и сидя в углублении, где радиация от почвы ограничена, оно может обходиться без большого расхода воды потому, что общая радиационная отдача тепла в окружающую среду оказывается достаточной. Это, по-видимому, является единственным способом для не норного животного средних размеров, которое не прячется в норе, обходиться без больших количеств воды для питья в жаркой пустыне.

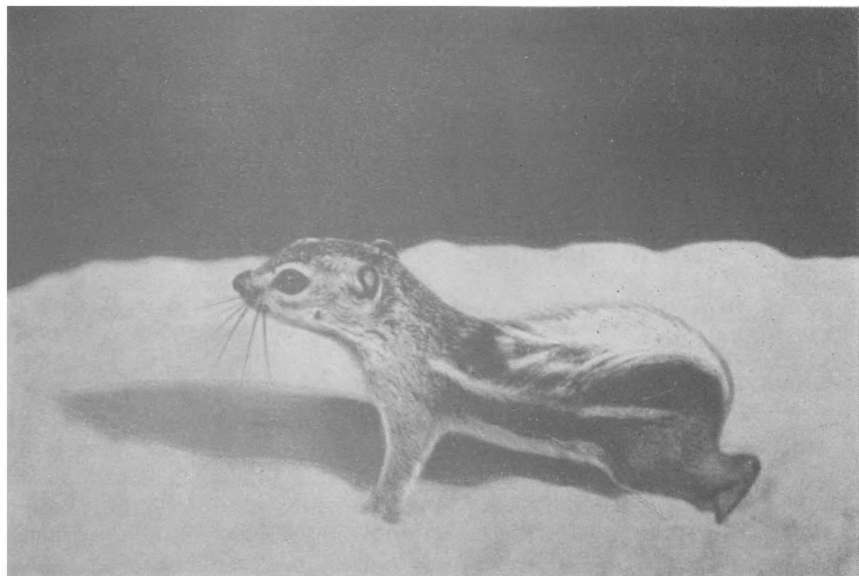
## АМЕРИКАНСКИЕ ПЕСЧАНЫЕ СУСЛИКИ — ГРЫЗУНЫ ПУСТЫНИ, ВЕДУЩИЕ ДНЕВНОЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

Песчаные суслики — характерные дневные животные. Различные пустынные виды (*Citellus*, *Ammospermophilus*) — это относительно мелкие животные, весом от 100 г до нескольких сот граммов. Этих привлекательных животных можно часто видеть вне их нор; приятно смотреть, как они двигаются, быстро, стремительно перебегая с места на место. Они часто исчезают в норах и вновь появляются через мгновение. В середине лета в самые жаркие часы они остаются в норах, и их активность приходится в основном на утро и позже полудня. Находясь снаружи, они быстро двигаются недалеко от норы, пощипывая то здесь, то там зеленые листочки или царапая и копая почву, по-видимому, в поисках насекомых. Но наиболее активны они в тени. Эти зверьки не подвергают себя длительному воздействию жаркой внешней среды, и так как они часто исчезают в норах на короткое или более длительное время, то температура, воздействующая на них, представляет собой некую среднюю из жаркой внешней и прохладной в глубине норы.

### Уклонение от жары

Температура в норах американского круглохвостого суслика (*Citellus tereticaudus*) регистрировалась в течение целого года в южной Аризоне Ворисом [347]. В июне, когда максимальная температура воздуха постепенно повышается, достигая 40° С и выше, поверхность почвы нагревается до 70°, температура в глубине норы остается на уровне 27°. Даже в самое жаркое лето, когда температура поверхности почвы достигала 75° С, температура норы не превышала 29°. Обыкновенно вблизи от норы имеется затенение от кустарников или другой растительности, и микроклимат здесь менее суровый, чем на местах, открытых солнцу. Но даже и при этом животные избегают воздействия температур поверхности, оставаясь неактивными в течение наиболее жаркого времени дня. Таким образом, возможно, что песчаные суслики,





АМЕРИКАНСКИЙ БЕЛОХВОСТЫЙ СУСЛИК  
(*CITELLUS LENCURUS*)

Этот дневной грызун проводит большую часть дня в поисках корма. В летние дни наиболее жаркие часы проводит в своей норе. Фото д-ра Дж. Хадсона.

хотя они и являются по преимуществу дневными животными, достаточно «разумны», чтобы не подвергать себя чрезмерно серьезной тепловой нагрузке, и таким образом они экономят воду, используемую для терморегуляции.

Когда песчаные суслики подвергаются воздействию высокой температуры в лаборатории, температура их тела поднимается. По-видимому, они не располагают физиологическим механизмом, который мог бы сопротивляться такому повышению, и этого, в сущности, следовало и ожидать. Как это было показано в главе 2, мелкие животные имеют настолько относительно большую внешнюю поверхность тела, что рассеяние тепла путем испарения воды для них слишком большая роскошь. Повышение температуры тела до  $42.4^{\circ}\text{C}$  не вызывает заметных патологических нарушений у американского белохвостого суслика (суслик-прыгун) *C. leucurus*, но при  $3\frac{1}{2}$ -часовом воздействии внешней температуры в  $39^{\circ}$  у этого животного температура тела достигала  $43.1^{\circ}$ , вскоре после чего оно погибало [97]. В последнем периоде экспозиции наблюдалось профузное слюнотечение, но эта реакция была

недостаточна для предотвращения тепловой смерти. В то время как большинство животных при внешней температуре 39° С погибает через несколько часов, при 38° большинство из них остается живыми. Из этих опытов становится вероятным, что в природе эти животные не могут выдерживать продолжительной тепловой нагрузки, но способны переносить некоторую степень гипертермии. (При 23° С средняя температура их тела равнялась 37.2°, с колебаниями порядка 35.6—38.1°). Хотя кажется, что песчаные суслики могут обойтись, не тратя воду на терморегуляцию, в некотором количестве воды в корме они нуждаются. Когда мы в Аризоне пытались содержать американских круглохвостых сусликов (*C. tereticaudus*) на рационе, состоящем из сухого зерна, они теряли вес и погибали при повышении концентрации крови, очевидно, от недостатка воды.

В природе они оказывают большее предпочтение зеленым кормам: свежим побегам травы, листьям мескита, листовым почкам, не проявляя склонности к сухим растениям и семенам. Воррис [347] установил, что круглохвостые суслики не используют кактусы в качестве источника воды, но содержание воды в их обычном корме может равняться от 60 до 80 %.

Другой вид — американский белохвостый суслик Нельсона (*C. nelsoni*) — охотно поедает насекомых [147]. В зимние месяцы, когда очень мало насекомых, в рационе этих животных преобладают зеленые растения, но в мае, когда насекомых много, они составляют свыше 90% пищи, до тех пор пока они снова не исчезают в ноябре-декабре (рис. 29). При случае эти животные не отказываются и от позвоночных, например ящериц, если удастся их поймать. По-видимому, им нравится мясо, судя по тому, как легко они попадались в ловушки, где в качестве приманки использовалось сушеное мясо кенгуровых крыс. Они хорошо приспособлены к ловле насекомых, не только медленно двигающихся жуков, но и быстрой добычи, как например сверчков и кузнечиков, остатки которых находят в их желудке. Хоубекер наблюдал, как они ловят кузнечиков, прыгая вместе с ними, пока оба достигнут одного и того же места одновременно. Одного майского жука суслик поймал, передвигаясь на задних лапках; он до тех пор бил передними лапами по воздуху, пока не сбил летящее насекомое [147].

Использование ионов солей в растворах. Опыты с сусликом *C. leucurus* показали, что они могут с пользой для себя пить растворы поваренной соли, более концентрированные, чем морская вода [33]. Животные на сухом корме неопределенно долгое время сохраняют вес и поддерживают водный баланс, если давать им воду в количестве, равном 2% веса их тела, но при свободном доступе к воде они в этих условиях выпивают в день до 13% веса тела [159, 160]. Если заменять воду растворами поваренной соли возрастающей крепости, животные способны использовать растворы с концентрацией до 800 мМ, т. е. в 1.4 раза более

концентрированные, чем морская вода. При питье растворов с концентрацией 1000 мМ (5.8% NaCl) они теряют в весе. Однако было установлено, что даже и столь концентрированные растворы для них предпочтительнее, чем полное отсутствие воды, так как показано, что потеря веса при питье таких концентрированных растворов вдвое ниже, чем при полном лишении воды, и животные выживают дольше.

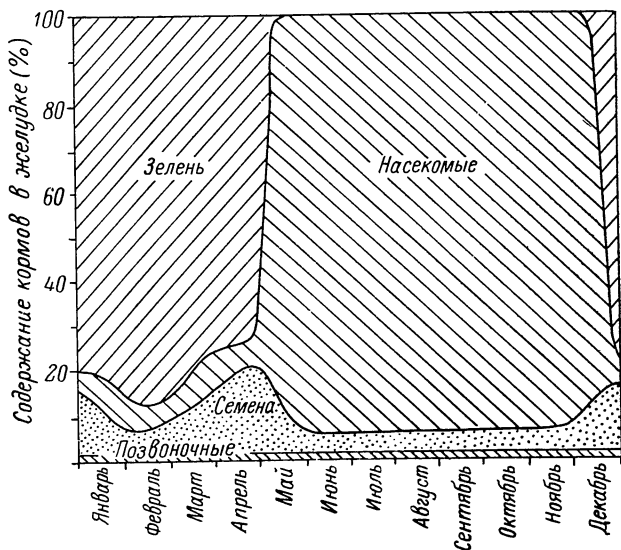


Рис. 29. Анализы желудочного содержимого американского белохвостого суслика Нельсона показывают, что его основные корма содержат много воды. В течение жарких месяцев насекомые составляют свыше 90% диеты. Зимой они в значительной степени заменяются зелеными растениями. Цифры представляют итоги четырехгодичных наблюдений. Из: Хоубекер [147].

Очевидно, у животных, могущих пить столь концентрированные растворы, почки должны быть весьма эффективным органом, способным выводить высоко концентрированную мочу. Функция почек у них детально не изучалась, но известно, что американские белохвостые суслики при дегидратации могут образовывать мочу, осмотическое давление которой превышает 3500 мосм., 1200 из которых приходится на долю электролитов [33]. Концентрация мочи может быть в 9.4 раза выше, чем плазмы [159, 160], а  $u/p=9.4$  — это выше, чем то, на что способно любое из животных, о которых мы уже говорили в этой книге. Однако есть в пустыне животные, которые по способности концентрировать мочу превосходят песчаного суслика, хотя есть и такие, у которых мощность почек и много

меньше. Одно из таких животных — американскую древесную крысу, которая также способна благополучно существовать в пустыне, — мы рассмотрим в следующей главе.

### Эстивация и гибернация

Сообщалось, что многие песчаные суслики впадают в своих норах в состояние спячки (или эстивации) в конце лета, и затем эта летняя спячка постепенно переходит в зимнюю спячку — гибернацию. Ранней весной животные появляются вновь, используя зеленую растительность, которая отрастает после зимних дождей. Весной они быстро размножаются, и полувзрослый молодняк можно видеть среди взрослых уже ранним летом. В конце лета активный период их существования кончается и они вновь исчезают до следующей весны.

По-видимому, отдельные виды значительно отличаются по их способности к эстивации и гибернации, однако возможно, что это связано и с чисто географическими отличиями, местными особенностями климата и проч. Суслик *Citellus tereticaudus* в южной Аризоне исчезает в конце августа—начале сентября, скрываясь, таким образом, в наиболее жаркий и засушливый период осени [347].

Эстивация и гибернация изучались в лабораторных условиях Бертоломью и Хадсоном [35], причем они установили, что один из их объектов — мохавский суслик (*C. mohavensis*) — терял активность и впадал в спячку на продолжительный период, в то время как его близкий родственник *C. leucurus* не имеет ни эстивации, ни гибернации.

Вопрос об эстивации и ее влиянии на водный баланс будет весьма детально рассмотрен в отдельной главе (стр. 215).

### Р Е З Ю М Е

Американские песчаные суслики — дневные грызуны, относительно малой величины, весом от ста до несколько сот граммов. Хотя они и являются типичными дневными животными, они остаются в норах в наиболее жаркое время дня и полностью активны только в более прохладное время, утром и после полудня. На поверхности они быстро двигаются, часто скрываясь в прохладные норы, и средняя температура, воздействию которой они подвергаются, ниже, чем внешняя температура в пустыне в жаркий летний день.

Эти животные включают в свой рацион свежую траву, зеленые листья, почки и проч., а также и насекомых, но кактусы не используют. В лаборатории они не могут существовать на сухом корме и нуждаются в воде или влажном корме. Они могут использовать растворы соли с концентрацией 800 мМ, и их почки способны концентрировать мочу почти в 10 раз выше, чем осмотическая концентрация плазмы.

Некоторые виды их в конце лета впадают в спячку (эстивацию), переходя в состояние гибернации зимой. У других — нет ни эстивации, ни гибернации. Следовательно, эстивация, которая, по-видимому, является средством избегания воздействия наиболее сухого времени года, не является совершенно необходимым механизмом адаптации у этих дневных грызунов пустыни.

## ДРЕВЕСНАЯ КРЫСА

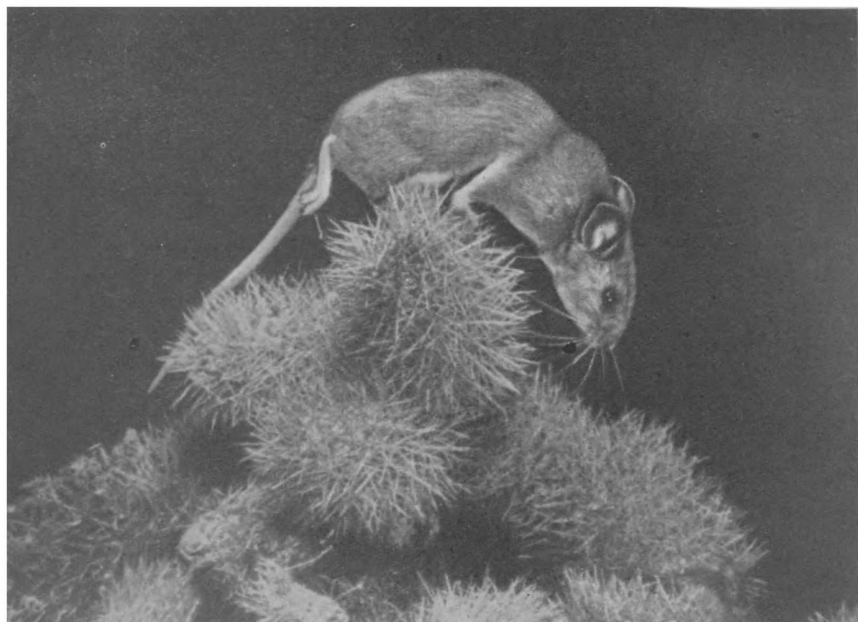
ПУСТЫННЫЙ ГРЫЗУН,  
НУЖДАЮЩИЙСЯ В ВОДЕ

Туземная американская «крыса» — это древесная крыса, которая на засушливом Западе более известна под английским названием *pack rat* или *trade rat*. Древесные крысы рода *Neotoma* похожи на обычную норвежскую крысу и по внешности, и по величине, но это более привлекательные животные, с большими черными глазами, нежной, серой окраской, беловатой снизу. В пустынях и на засушливых пространствах Запада они строят свои гнезда в больших кучах сухих отмерших веток или мусора, который они собирают. В местах, где растут кактусы, крысы предпочитают искать убежища в его колючих зарослях.

Животные одержимы манией собирательства, и, по-видимому, более всего их привлекают металлические предметы. Вероятно, потому они охотно похищают монеты, поясные пряжки, ключи и другую мелочь, когда рыщут по ночам вблизи лагеря, часто оставляя камушки и другие не имеющие цены предметы как бы взамен похищенного. Именно из-за привычки к такому «обмену» они и получили свое английское название у первых золотоискателей Запада. Конечно, баснями являются легенды о том, как эти крысы, утаскивая куски мыла и другие малоценные предметы, оставляли взамен «в уплату» крупные золотые самородки!

Большие кучи мусора, собираемые крысами, создают прикрытие и защиту гнезда снизу. Гнезда обычно находят в кустах мескита или в кактусах, где частичное затенение снижает температуру. Измерения, проведенные у гнезд, показали, что температура почвы здесь бывала равна  $46^{\circ}\text{C}$ , когда на открытых местах пустыни она достигала  $75^{\circ}$  [347]. Хотя гнезда этих крыс относительно неглубокие, максимальная температура в гнезде не превышает  $31^{\circ}$ . Так как эта крыса — сумеречное или ночное животное, она активно избегает перегревания, обитая в микроклимате, где температура никогда не повышается до типичного для пустыни уровня.

В о д а. Подобно другим грызунам пустыни, древесная крыса не нуждается в воде для питья. Способ ее адаптации к засушливой среде объяснить не так трудно, как кенгуровой крысы и карманчиковой мыши (*Perognatus* sp.), которые существуют исключительно



#### ДРЕВЕСНАЯ КРЫСА (*НЕОТОМА* SP.)

Американская древесная крыса свободно и грациозно передвигается по острым колючкам кактуса, который составляет для нее главнейший источник воды. В то время как белая крыса оказывается совершенно беспомощной перед зазубренными колючками, древесная крыса свободно врывается в кактус между ними, добираясь до его сочной мякоти. Фото из Life magazine.

на воздушно-сухом корме. Древесные крысы нуждаются в большем количестве воды, и совершенно очевидно, что источником ее является корм.

Основные ее корма зеленые и сочные, и они обеспечивают воду в изобилии. В наибольшем количестве эти животные встречаются там, где распространены кактусы, и эти растения составляют примерно половину рациона крысы в течение всего года [346]. Кактус содержит около 90% воды. Доля его в рационе животного в сухое время года нарастает и в мае составляет до 90% в общем количестве кормов. В другие сезоны крысы потребляют много зеленых листьев и стручков мескита (*Prosopis*), но в те периоды года, когда в изобилии имеется зеленая сочная трава, они предпочитают ее.

По-видимому, древесные крысы редко или, возможно, никогда не нуждаются во влаге. Они хорошо приспособлены к засушливым

условиям не благодаря особой выносливости, но потому, что обитают в местах, где имеется сочный корм, который они предпочитают сухим семенам и прочим, казалось бы, питательным веществам [346].

**С у х о й к о р м.** Если такой крысе давать только сухой корм, ее выживаемость очень низка, ниже даже, чем у белой крысы. Древесная крыса, получая сухое зерно, погибает уже на 4—9-й день, в то время как белая крыса в таких же условиях выдерживает до 15—21 дня [290]. Оба животных при этом теряют вес, но древесная крыса погибает при потере примерно 30% веса тела,

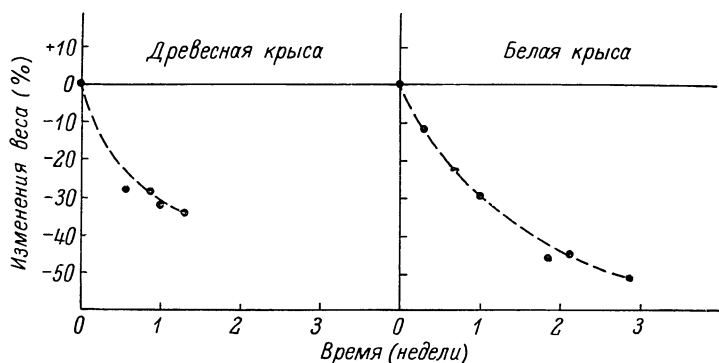


Рис. 30. Потеря веса у древесной крысы и белых лабораторных крыс при кормлении сухим зерном, без воды: Из: Шмидт-Нильсен и др. [290].

в то время как белая крыса переносит потерю веса до 50% (рис. 30). Здесь мы встречаемся с парадоксальным положением, когда пустынное животное оказывается менее выносливым к потере воды, чем ее родственник почти равного веса, специально не приспособленный к обитанию в пустыне.

Почки у древесной крысы также менее эффективны, чем у белой. Они могут создавать довольно высокие концентрации электролитов, почти 700 мэкв./л, но их способность концентрировать мочевину значительно ниже. Когда они получали корм, богатый белком, чтобы повысить нагрузку мочевиной, наивысшая концентрация ее в моче древесной крысы достигала 1800 мМ в литре, против 2500 мМ/л у белой крысы. Видимо, это различие не имеет существенного значения для выживаемости, так как динамика потери веса при лишении воды примерно одинакова и у того, и у другого животного, и, вероятно, их различная выживаемость связана с иными причинами.

Однако древесная крыса имеет по сравнению с белой то преимущество, что она может использовать корм, совершенно не переносимый для последней. Когда мы впервые установили это, показалось поразительным, что всеядная, высоко выносливая белая крыса

оказалась неспособной использовать корм, достаточный для туземной американской крысы.

Исходная цель этого опыта состояла в том, чтобы выяснить, может ли древесная крыса существовать, питаясь исключительно кактусом. В естественных условиях они поедают мясистые колена опунций (*Opuntia* spp.), которые обрабатывают с величайшим искусством и ловкостью. Чрезвычайно острые зазубренные колючки кактуса легко вонзаются в кожу человека, протыкая насквозь даже кожу башмаков, если неосторожно толкнуть ногой кактус, лежащий на поверхности земли. Ответвления *O. fulgida* очень легко отламываются от главного ствола. Когда проходишь мимо его зарослей, ответвления отламываются при самом легком прикосновении, нанося болезненные уколы коже. Его название «прыгающая» опунция вполне заслужено, так как побеги кактуса как бы прыгают, набрасываются на прохожего. В то же время древесная крыса с быстротой передвигается по кактусам, взбираясь на стебли, бегает по кускам, лежащим на земле, и тащит колючие куски к гнезду. Без вреда для себя она вгрызается в мякоть растения между колючками, словно защищенная невидимой броней.

Когда куски этого же кактуса дают белой крысе, она укалывается при первом приближении к кактусу, издает резкий крик и отскакивает, из-за чего колючки вонзаются еще глубже. Животное приходит в бешенство от боли, безуспешно пытается избавиться от колючек. Чтобы посмотреть, могут ли колючки проникать в кожу древесной крысы, я однажды уронил на нее кусок кактуса, и колючки вонзились в мякоть ноги. Вместо того чтобы метаться от боли, животное спокойно повернуло голову и легко избавилось от колючек, выгрызая их самым обычным путем. Таким образом, разница в поведении делает для животного доступным важный источник воды, недосягаемый для других.

Чтобы сделать кактус доступным и для белой крысы, колючки были удалены путем обжигания. Для этого достаточно взять кусок кактуса щипцами и провести над пламенем газовой горелки. Теперь белая крыса подходит к нему, пробует немного поесть, но ест неохотно. В наших опытах белые крысы быстро теряли вес и погибали на таком рационе скорее, чем если бы вовсе не получали корма. По-видимому, кактус содержит какой-то вредный компонент, природу которого мы не знаем. Тут есть две возможности. Кроме длинных колючек кактусы опунции имеют пачки, или гроздья, состоящие из сотен почти невидимых невооруженным глазом кремневых игол (глохидии), которые проникают в кожу, вызывая сильнейшее раздражение. Расположены они настолько глубоко, что не удаляются при обжигании, и когда крыса поедает кактус, они могут вызывать значительные повреждения стенки желудочно-кишечного тракта. Или, может быть, кактус содержит какое-то вредное химическое вещество, которое выносит древесная крыса и не переносит белая. Одним из таких веществ, найденных в неко-



торых кактусах, является щавелевая кислота. Для млекопитающих щавелевая кислота очень ядовита, так как она переводит ионизированный кальций в нерастворимый щавелевокислый кальций, в результате чего уровень его в крови снижается, нарушается нервная функция, развиваются тетанические судороги, и кровь перестает свертываться, так как тромбин не образуется в отсутствие кальция. При длительном действии в процесс вовлекаются и почки, канальцы которых повреждаются кристаллами щавелевокислого кальция. Может быть, находящаяся в кактусе щавелевая кислота переносится древесной крысой, но вредна для белой крысы? Хотя еще и нельзя полностью ответить на вопрос об идентификации фактора, вредного для белых крыс, но его анализ привел в увлекательную область изучения необыкновенного типа обмена кальция у древесной крысы.

Обмен кальция у древесной крысы. Интерес к экскреции кальция у древесной крысы возник после того, как было установлено, что пробы мочи у только что пойманных животных содержат настолько большое количество белого осадка, что моча выглядит как густые сливки. Часто моча сильно окрашена в оранжевый, или ржавый, или интенсивно-красный цвет. Если в лабораторных условиях древесные крысы получают кактус и зерно, их моча содержит белый осадок, в то время как белые крысы на этом рационе выделяют прозрачную желтоватую мочу. Очевидно, у этих двух животных имеются различия в минеральном обмене и экскреции.

Осадок этот растворим в разведенной соляной кислоте, и образование при этом пузырьков газа заставляло думать, что мы имеем дело с углекислым кальцием. Определение количества кальция в осадке и выделяемой  $\text{CO}_2$  показало, что это в основном карбонат кальция. Рентгенокристаллография показала, что по форме кристаллов — это кальцит. Обнаружение столь обыкновенного вещества в таких необычных количествах в моче млекопитающего породило два вопроса. Первый связан с тем, что древесная крыса всасывает в кишечнике значительно большие количества кальция, чем это могут другие млекопитающие; второй — с почечным механизмом, создающим такую необычную способность выводить кальций. Щавелевокислый кальций — вещество, очень плохо растворимое, и, если его вводить белым крысам, оно проходит через желудочно-кишечный тракт, не подвергаясь всасыванию [120]. В то время как растворимая щавелевая кислота и оксалат высокотоксичны, оксалат кальция совершенно безвреден, и его присутствие не оказывает иного эффекта, чем присутствие любого другого нерастворимого вещества. Если добавлять щавелевокислый кальций к рациону древесных и белых крыс, обнаруживается поражающая разница по количеству кальция в моче животных (табл. 18). В то время как белая крыса на таком рационе выделяет прозрачную светло-желтую мочу, древесная

Т а б л и ц а 18

Экскреция с мочой кальция у белой крысы и древесной крысы на рационе, содержащем оксалат кальция

|                           | Контроль — цельная пшеничная мука |     | Цельная пшеничная мука + +10% оксалата кальция |     |
|---------------------------|-----------------------------------|-----|--|-----|
|                           | Са, мэв./л                        | pH  | Са, мэв./л                                     | pH  |
| Белые крысы . . . . .     | 7.4                               | 6.0 | 6.2  | 5.9 |
| Древесные крысы . . . . . | 8.1                               | 5.1 | 371.5  | 8.2 |

крыса выделяет сливкообразную мочу с высоким содержанием карбоната кальция.

Эти результаты можно интерпретировать с разных точек зрения. Прежде всего древесная крыса может всасывать кальций из совершенно нерастворимого соединения, оксалата кальция, который у белой крысы целиком выходит с испражнениями. Если при всасывании кальция ион оксалата остается в кишечнике, следовало бы ожидать обнаружения воднорастворимых оксалатов или щавелевой кислоты в испражнениях, но этого не наблюдается. (Правда, и у древесной крысы немалые количества щавелевокислого кальция проходят через кишечник и выделяются с испражнениями).

Так как в моче щавелевая кислота не обнаруживается, она должна разрушаться либо в кишечнике, либо после того, как всосется в результате метаболического процесса в организме. Так как неизвестно ни одного млекопитающего, способного метаболизировать щавелевую кислоту, которая является для них высокотоксичной, более вероятно, что она разрушается в кишечнике, возможно, бактериальной флорой. Но этот вопрос еще никак не решен.

Метаболизм щавелевой кислоты у млекопитающих, бактериальный или не бактериальный, — вопрос большой важности. Одной из значительных проблем скотоводства на западе США является высокое содержание щавелевой кислоты во многих растениях, в частности семейства *Chenopodiaceae*. Одно из них, *Halogeton* (*H. glomeratus*), может погубить отару овец в течение одной ночи, если они проведут ее на пастбище, где оно произрастает. Этот сорняк, который завезен в США всего только в 1935 г., и сейчас покрывает миллионы акров, может содержать до 20% щавелевой кислоты на единицу сухой массы, несколько сот граммов которой достаточно, чтобы убить овцу [324]. Изучение того, как крыса метаболизирует щавелевую кислоту, может дать важный ключ к тому, как решить этот важный для практики скотоводства вопрос.

Что представляет собой механизм почечной экскреции столь больших количеств карбоната кальция? Этот вопрос был рассмот-

рен Д. Л. Троутом в моей лаборатории. Два процента карбоната кальция были добавлены к цельной пшеничной муке, из которой был выпечен хлеб и затем высушен. Карбонат кальция почти недоступен для всасывания у большинства млекопитающих, и белые крысы на изучаемой диете всасывали всего 2.5% кальция, поглощаемого с пищей. В то же время древесная крыса усваивала большую часть кальция, причем 70—79% усвоенного Са можно было обнаружить в моче. Моча была густой от осадков, и содержание в ней кальция доходило до 1150 мэв./л, причем весь он был в форме карбоната.

При таком интенсивном выделении кальция почками нужно либо допустить наличие его активной секреции канальцами, либо поставить вопрос: достаточно ли фильтруется его в клубочках, чтобы объяснить выделение столь значительных количеств кальция в моче? Возникает ряд трудностей при попытке ответить на этот вопрос. Начнем с того, что лишь половина кальция присутствует в плазме крови в виде свободных ионов; остальной частично связан с белками, а частично приходится и на иные неионизированные соединения. Поэтому трудно определить количество фильтрующегося кальция в плазме крови, которое отличается от его общего в ней содержания, а это необходимо, чтобы знать, сколько его фильтруется в клубочках. Объем гломерулярного фильтрата можно определить обычным путем, инулиновым методом, но так как на древесной крысе такой опыт затруднен, мы предпочли приближенное определение фильтрации по очищению креатинина. Некоторые технические трудности возникают и при установлении точной концентрации кальция в моче, так как большая часть его находится в виде осадка и стремится оседать у шейки мочевого пузыря. В результате он выделяется неравномерно; в одной пробе мочи его может быть очень много, в другой — относительно меньше. Следовательно, необходимо полностью собирать мочу за длительный период времени, включающий ряд мочеиспусканий. И если теперь сопоставить количество кальция, выделенного с мочой, с объемом его, профильтровавшимся за то же время в клубочках, то оказывается, что весь выделяемый кальций может происходить из гломерулярного фильтрата. Следовательно, нет необходимости постулировать активную тубулярную секрецию кальция в качестве условия для объяснения его экскреции в столь значительных количествах в моче древесной крысы.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> В 48 клиренс-периодах среднее отношение очищений кальций : креатинин было равно 0.34. Стандартное отклонение ( $\pm 0.1$ ) оказалось очень высоким в связи с неравномерностью эвакуации кальция из мочевого пузыря. Более тщательное вычисление проб с особо высоким содержанием кальция показало, что они обычно собраны за очень короткий период времени, когда из пузыря выделялись избытки осадка. В наших опытах не было убедительных доказательств, что отношение очищений кальций : креатинин превышало когда-либо 0.5. А для доказательства активности секреции кальция нужно, чтобы оно было больше единицы.

Многие, кто содержал лабораторных хомячков, наблюдал у них выделение густой, сливкообразной мочи. Интересно, что хомячки принадлежат к тому же семейству грызунов, что и древесные крысы (*Cricetidae*). Возможно, что дальнейшие исследования кальциевого и оксалатного обмена могут быть проведены на хомячках, получить и содержать которых легче, чем древесных крыс.

### Р Е З Ю М Е

Древесные крысы (*Neotoma*) — пустынные грызуны, которые требуют много воды. Они не нуждаются в питьевой воде, но им необходимы в изобилии сочные растения. В течение всего года почти половину кормов белогорлой древесной крысы, южно-аризонского вида, составляют кактусы, в которых содержится почти 90% воды. В наиболее засушливое время года доля кактусов в кормах достигает  $\frac{9}{10}$ .

Анализ микроклимата гнезд древесной крысы показывает, что это ночное животное никогда не подвергается серьезному тепловому стрессу.

Древесная крыса мало устойчива к лишению воды. Она не может жить на сухих кормах и требует воды или сочных растений. Если давать ей только сухой корм, она не выживает больше недели, в то время как белая крыса выдерживает до 2—3 недель. Здесь обнаруживается парадоксальная ситуация, когда типичный пустынный грызун оказывается менее приспособленным к водному голоданию, чем обыкновенная лабораторная крыса, одомашненный потомок норвежской крысы.

В неволе древесные крысы могут использовать кактус как источник воды, что недоступно белой крысе. Вредный для белых крыс компонент кактуса не идентифицирован, но исследования показали, что древесная крыса способна метаболизировать щавелевую кислоту — высокотоксичное вещество, которое не подвергается метаболизму у других млекопитающих. Древесная крыса имеет совершенно необычный тип экскреции кальция. В то время как другие млекопитающие всасывают и выделяют лишь небольшую часть поглощаемого кальция, у древесной крысы он всасывается кишечником и выводится почками в виде осадка углекислого кальция. Остается неизвестным, как это может происходить без образований мочевых камней и конкреций.

## КЕНГУРОВАЯ КРЫСА

### КРЫСА, КОТОРАЯ НИКОГДА НЕ ПЬЕТ

Вряд ли есть в физиологии пустынных животных более интригующая проблема, чем водный баланс многих мелких грызунов, которые существуют на воздушно-сухих кормах и никогда не пьют воды. Наиболее известный из них — кенгуровая крыса (*Dipodomys*), обитающая в пустынях юго-запада США, но во всех великих пустынях мира имеются мелкие грызуны, которые заполняют ту же самую экологическую нишу и обладают той же поразительной способностью жить без воды.

Из двух главных проблем пустыни — жары и воды — первая (т. е. жара) может быть активно преодолена только путем расходования второй, а та недоступна. Поэтому мы прежде всего рассмотрим проблему жары и увидим, что мелкие грызуны не очень выносливы к высоким температурам; что они относятся к животным, которые укрываются от жары и которые избегают пользоваться водой для нужд терморегуляции. А далее мы сможем обсудить, как эти животные в отсутствие теплового стресса сводят свой напряженный водный баланс.

## ТЕМПЕРАТУРА

### Температура в норах

Ночные грызуны пустыни избегают высоких температур и солнечной радиации днем. Они остаются в своих норах до конца дня и выходят на поиски пищи ночью, когда температура становится более умеренной. Подвергаются ли они тепловому стрессу днем в своих подземных убежищах?

Температура поверхности почвы обнаруживает крайние вариации. В течение дня температура воздуха может достигать 45° С, а поверхность почвы нагревается солнцем до 70° и выше. Ночью же, если радиация к небу совершается без препятствий, то поверхность земли может стать гораздо холоднее прохладного ночного воздуха. Таким образом, суточные вариации температуры



КЕНГУРОВАЯ КРЫСА (*DIPODOMYS SPECTABILIS*)

Кенгуровые крысы — грызуны, широко распространенные в пустынях Аризоны и Калифорнии; известны как крысы, которые никогда не пьют. Питаются преимущественно семенами и другими сухими растительными кормами и лишь изредка включают в свой рацион зеленый корм.

поверхности почвы могут в 2—3 раза превышать колебания температуры воздуха.

Эти огромные суточные колебания температуры поверхности почвы резко уменьшаются при погружении вглубь. Степень их уменьшения зависит от характера почвы и ее влажности. На глубине 20 см они не превышают  $3^{\circ}\text{C}$ , а на 80 см отсутствуют вовсе [128].

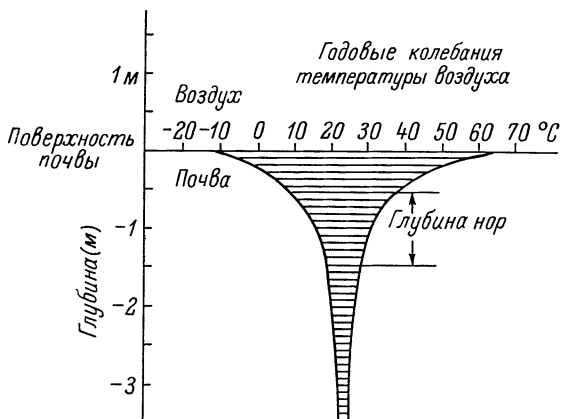


Рис. 31. Годовые колебания температур почвы быстро уменьшаются с увеличением расстояния от поверхности. Большинство нор располагается на глубине, где максимальная температура никогда не достигает уровня, когда становится необходимой активная терморегуляция, требующая испарения воды. Из: Мизонн [226].

Измерение подпочвенных температур в Аризоне показывает, что годовые колебания на поверхности могут превышать  $80^{\circ}\text{C}$ , в то время как на глубине 1 м они снижаются примерно до  $12^{\circ}$  [338]. На основании этих данных Майсон построил весьма наглядную диаграмму (рис. 31) [226]. В Сахаре Пьер нашел примерно то же: в песках годовые вариации температуры на глубине до 1 м равнялись  $11,2^{\circ}\text{C}$  [258]. Это обычная глубина нор многих животных, и наивысшая температура там вряд ли превышает  $30^{\circ}\text{C}$ , другими словами, обитатели этих нор вообще не подвергаются тепловому стрессу.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Интересно, что в Аризоне среднегодовая температура одна и та же на всех глубинах —  $22,5^{\circ}\text{C}$  — и меняется только амплитуда вариаций, которая уменьшается с глубиной [338]. Повышение температуры по мере проникновения в глубь земной коры составляет около  $1-3^{\circ}\text{C}$  на 100 м, другими словами, этот фактор не имеет значения для оценки температурных условий в норах.

Температура в норах многих животных измерялась Ворисом в течение разных периодов года вблизи Тьюксона в Аризоне [347]. В норе кенгуровой крысы (*Dipodomys spectabilis*) самая низкая температура — 9° С — наблюдалась в январе, а самая высокая — 31° — в июле. Эти важные наблюдения широко цитируются и послужили основанием для утверждения, что в норах температура никогда не поднимается до уровня, при котором животное должно активно противодействовать повышению температуры тела. Это заключение многократно подтверждалось другими исследователями, но работа Вориса остается классической, так как она основана на данных длительных круглогодичных наблюдений.

Результаты многих измерений температуры и влажности в норах животных встречают серьезные возражения. Дело в том, что существующие исходные отношения нарушаются, когда норы вскрываются для размещения чувствительной измерительной аппаратуры. Извилистые проходы не дают возможности добраться до самых глубоких частей норы, и как бы осторожно ни производилось раскапывание, животное туда не возвращается и результаты регистрации не отражают условий, которые в действительности существуют в занятой и неповрежденной гнездовой камере норы.

Эти трудности были обойдены в исследованиях, где прибор, регистрирующий условия микроклимата, прикреплялся к хвосту животного, пойманного у входа в собственную нору [294]. Когда животное получало свободу, оно, естественно, пряталось в гнездовую камеру, и запись показывала истинные условия температуры и влажности в норе при нахождении там животного. Серия таких записей, произведенных как раз в тех же районах, где работал Ворис, показала, что средняя температура в норах равняется приблизительно 30° С и никогда не превышает 34°. Данные, полученные с помощью аппаратуры, которую само животное уносит в нору на целый день, позволили нам подтвердить принятое мнение, что температура в норе никогда не достигает уровня, при котором становится необходимой активная терморегуляция.

### **Выносливость к перегреванию**

Обычно кенгуровая крыса находит защиту в норе против высоких температур, но что произойдет, если по какой-нибудь причине она не сможет вернуться в свою глубокую нору после ночной фуражировки? Преследуемая хищником, кенгуровая крыса бросается в одну из своих многочисленных нор укрытия, которые обычно имеются на занимаемой ею территории. В отличие от главной норы с ее многочисленными запасными выходами и густой и сложной системой туннелей, норы укрытия мелки и просты. И в таком убежище, где скрылось животное, температура может подняться выше безопасного для него уровня. В какой же степени могут они приспособляться к необычно высокой для них температуре?



Наблюдения над летальными температурами тела и выносливостью к высоким температурам, результаты которых будут сейчас рассмотрены, относятся к еще не опубликованным исследованиям, сделанным на кенгуровой крысе Мерриама (*Dipodomys merriami*), относительно мелком животном, весом от 35 до 40 г. В неволе, когда крысы содержались при температуре 20—25° С, температура их тела держалась обычно между 36—38° С.<sup>2</sup> При воздействии раз-

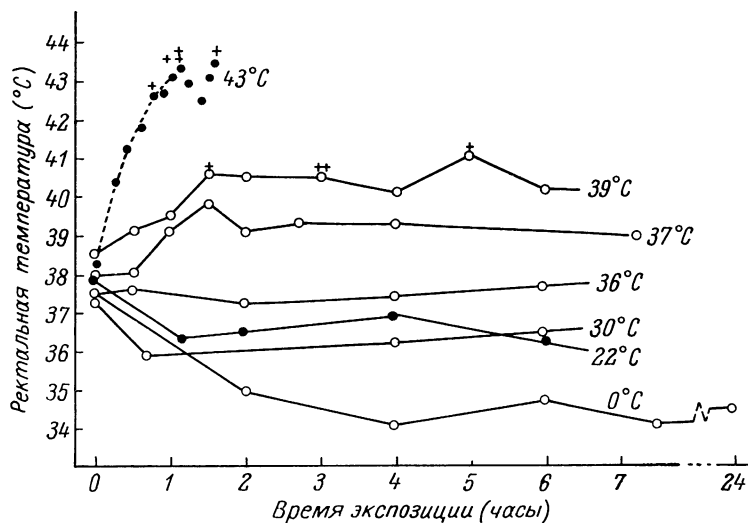


Рис. 32. Ректальная температура у кенгуровых крыс при воздействии различных внешних температур. Каждая точка на кривых представляет среднее по группе из пяти или шести особей. (Не связанные с кривой крестики — отдельные случаи гибели при наиболее высоких температурах).

личных температур выяснилось, что животные способны довольно устойчиво поддерживать температуру тела при изменениях внешней температуры в пределах от 0 до 37° С (рис. 32). При 0° животные обнаруживали некоторое начальное снижение температуры, которая затем устанавливалась на постоянном уровне, удерживаясь на нем в течение последующих 20 часов. Кенгуровые крысы могут, таким образом, выдерживать температуру заморозания, хотя в их норах и не бывает такого холода. При температурах воздуха от 22 до 33.5° С они всегда сначала обнаруживали тенденцию к снижению ректальной температуры, когда их вынимали утром из клеток, и затем температура устанавливалась на уровне ниже исходного. Трудно сказать, обусловлено ли это суточным

<sup>2</sup> Ректальная температура, измеренная глубоко введенной железо-константановой термопарой.

температурным ритмом или это реакция на повторные манипуляции, связанные с введением термодары. Это можно будет выяснить только путем непрерывного измерения температуры у непотревоженных животных.

При температуре воздуха  $36^{\circ}\text{C}$  животные поддерживают ректальную температуру немного ниже  $38^{\circ}$ . Дальнейшее повышение температуры воздуха ведет к подъему ректальной температуры выше исходного уровня, и при 8-часовом воздействии температуры  $37^{\circ}\text{C}$  ректальная температура стабилизируется на  $39^{\circ}$ . При внешней температуре  $39^{\circ}$  начинается гибель животных. В группе из пяти животных одно погибло через  $1\frac{1}{2}$  часа, два — через 3 часа, одно через 5 часов, и только одно из пяти осталось живым через 6 часов, но явно в плохом состоянии.

Ректальная температура у этих животных достигала  $40.5\text{—}41.1^{\circ}\text{C}$ , и это, по-видимому, летальная температура для кенгуровых крыс, если тепловое воздействие длится несколько часов. При внешней температуре  $43^{\circ}$  температура тела животных быстро поднималась и они все погибали в течение 45 мин.— $1\frac{1}{2}$  часов. Для более детального установления их реакции на такую внешнюю температуру было взято еще 5 животных, и их ректальные температуры регистрировались через более короткие промежутки времени (рис. 33). В первые 15 мин. теплового воздействия температура тела у всех животных повысилась примерно на  $3^{\circ}\text{C}$ . У одного животного температура продолжала повышаться в слегка замедленном темпе, пока оно через 45 мин. не погибло при ректальной температуре, достигшей  $44.5^{\circ}$ . Остальные четыре животных этой группы обнаружили в той или иной степени отклонения от такого типа реакции. Когда температура тела достигала  $41^{\circ}$ , на кривой повышения температуры намечался перелом, свидетельствующий о том, что в действие вступили механизмы, активно препятствующие повышению температуры. У одного животного (рис. 33, справа) кривая образует плато, и за дальнейшие 40 мин. ректальная температура увеличилась не более чем на  $0.5^{\circ}\text{C}$ . Но далее способность к сопротивлению, видимо, иссякла и температура быстро достигла летального предела, с той же скоростью, как это происходит у животных с меньшей сопротивляемостью к нагреванию.

Любопытный феномен наблюдался у животных при воздействии летальной или близкой к ней температуры. Мех под подбородком и горлом становился влажным, полностью промокал, очевидно, благодаря обильному истечению слюны. У животного, обнаружившего более высокое сопротивление перегреванию (рис. 33), плато на кривой совпадало во времени с промачиванием меха. Реакция саливации при перегревании известна и у других животных (кошка, кролик). У кенгуровой крысы саливация, видимо, возникает в случаях крайней необходимости, когда температура тела движется к ее летальному пределу. Подобная же реакция наблю-

дается у песчаных сусликов [160] и у египетского грызуна *Jaculus* [182]. Она может обеспечить лишь временную защиту против повышения температуры, но ее биологическое значение совершенно очевидно. Если животное временно не имеет возможности вернуться в свою глубокую нору и необходимо «продержаться» какое-то ограниченное время, то саливация может явиться сред-

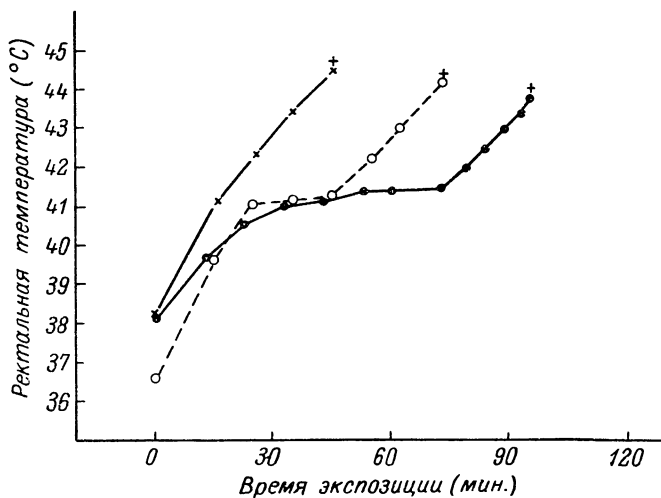


Рис. 33. Когда кенгуровые крысы подвергались воздействию воздуха с температурой  $43^{\circ}\text{C}$ , их ректальная температура быстро повышалась и животные погибали в точках, обозначенных крестиками. Левая кривая — животное, у которого летальная ректальная температура ( $44.5^{\circ}$ ) была достигнута за 45 мин. Правая кривая — особь, которая обнаружила наибольшую способность сопротивляться повышению температуры. У этого животного наблюдается почти горизонтальное положение кривой в течение около 40 мин. Три других животных обнаружили промежуточные реакции, но для ясности на графике дана лишь одна из кривых.

ством предотвращения катастрофического подъема температуры. Водные ресурсы животного недостаточны, чтобы поддерживать активную терморегуляцию путем испарения в течение более или менее значительного времени, но в экстремальных случаях реакция этого типа может означать выбор между жизнью и смертью.

Данные о количествах воды, испаряемой при разных температурах, собраны в табл. 19.

Потеря воды резко увеличивалась с повышением температуры, и при  $43^{\circ}\text{C}$  она равнялась приблизительно 10% веса тела в час. Температура воздуха в пустыне днем достигает как раз такого уровня, и подобные условия животное может выдержать лишь самое короткое время. Так как в пустыне тепловая нагрузка до-

Т а б л и ц а 19

## Испарение воды при тепловом стрессе у кенгуровой крысы

| Температура воздуха, °С | Время экспозиции, часы | Испарение воды |       |                       |
|-------------------------|------------------------|----------------|-------|-----------------------|
|                         |                        | г              | г/час | г/час/100 г веса тела |
| 25                      | —                      | —              | 0.048 | 0.12*                 |
| 36                      | 6                      | 0.68           | 0.11  | 0.29                  |
| 37                      | 7 1/2                  | 1.8            | 0.24  | 0.61                  |
| 39                      | 4                      | 3.0            | 0.75  | 1.82                  |
| 43                      | 0.67                   | 2.8**          | 4.2   | 10.3                  |

\* Данные для 25° С цигируются по [293]. Другие данные определены по потере веса.

\*\* Данные для одного животного, у которого при записи ректальной температуры выявилось плато на кривой, представленной на рис. 33. Четыре других животных испарили 0.3, 1.3, 1.5 и 2.1 г воды, но это произошло за слишком короткое время, чтобы этими данными можно было воспользоваться для точных расчетов испарения.

полняется еще и радиацией, то совершенно очевидно, что для мелких млекопитающих не перспективным было использование воды в качестве физиологического механизма для температурной регуляции; единственный возможный путь для них — полностью избегать жарких дневных условий пустыни.

## ВОДА

## Может ли кенгуровая крыса жить без воды?

Имеется ряд круглогодичных наблюдений, показывающих, что кенгуровая крыса и другие мелкие грызуны пустыни могут существовать на воздушно-сухом корме без питьевой воды. Несмотря на то что эти исследования проведены весьма тщательно, их результаты многим исследователям казались незаслуживающими доверия. И хотя многие грызуны обитают в местах, на многие мили удаленных от видимых источников воды, где от одного дождя до другого проходят месяцы, а иногда и годы, предполагали, что они находят другие источники воды, предположительно — сочные растения или луковицы. Этот вопрос был детально изучен Ворисом [347], который смог отбросить одно за другим все «объяснения», как например потребление сочных растений, углубление нор до уровня почвенных вод, использование росы и проч. Когда я впервые встретился с этим опытейшим полевым исследователем в 1947 г. в Аризонском университете, он высказал полное убеждение в способности кенгуровой крысы жить без воды или влажного корма. Так как это утверждал человек, который знал пустыню и ее животный мир лучше, чем кто-либо другой, стало очевидно, что кенгуровые крысы заслуживают больше внимания со стороны физиолога, чем им уде-

лялось ранее. После обзора Вориса многочисленные документированные данные заставили принять как факт, что кенгуровые крысы способны существовать на воздушно-сухой пище. Для того чтобы ответить на вопрос, как эти очаровательные маленькие животные делают это, необходимо рассмотреть все пути их возможных водопотерь, а также очень подробно оценить все скромные ресурсы воды, которыми они могут располагать. Лучше всего сделать это, поставив ряд вопросов, ответы на которые позволяют набросать сложную картину, как можно жить без воды.

### Депонируют ли кенгуровые крысы воду?

Почти во всех пустынях проходят случайные дожди, и в пустынях Северной Америки также выпадают осадки в зимний период, а иногда и летом. Роса — это еще один возможный источник свободной воды, но в самое жаркое время это редчайшее явление. Могут ли кенгуровые крысы каким-то способом запастись водой в своем теле и потом медленно расходовать ее до следующего дождя или росы? Наиболее простой путь для ответа на такой вопрос — это определить содержание воды в теле животных и потом проследить, как меняется их вес при длительном содержании на сухом корме. Если крысы медленно используют депонированную воду, то их тело должно постепенно дегидратироваться, а если они начинают с запасом воды, это должно быть заметно по исходному содержанию воды.

Когда мы содержали кенгуровых крыс<sup>3</sup> на сухом расплюсненном на вальцах овсе или ячмене, они сохраняли вес тела неделю за неделей или даже слегка прибавляли в весе. После семи с лишним недель на сухом корме содержание воды в их теле было таким же, как вообще у млекопитающих, и таким же, как в начале опыта (рис. 34). Не было даже и тенденции к снижению содержания воды в организме в течение длительного периода, пока животные были лишены воды. Поскольку их вес за это время вырос на 4%, а процентное содержание воды не изменилось, ее общее количество даже слегка увеличилось [290].

Мог ли бы свободный доступ к воде увеличить ее содержание в их теле? Обычно кенгуровые крысы не пьют, если им предлагают воду. Однако, если им давать маленькие кусочки арбуза, они иной раз отщипывают понемногу, показывая таким образом, что они воспользовались бы этим источником воды, если бы в том была

---

<sup>3</sup> В последующем термин «кенгуровая крыса» мы будем обозначать кенгуровую крысу Мерриама (*Dipodomys merriami*), оговаривая специально, если речь пойдет о других видах. Этот вид особенно распространен в Санта Рита Рейндж, к югу от Тьюксона, Аризона, где проводились наши полевые исследования и отлавливались животные для лабораторного изучения. Изучение других видов обнаружило лишь ничтожные различия, и в принципе все, что здесь будет сказано, вполне приложимо и к другим видам этого рода.

надобность. Если арбуз был все время доступен, то воды в теле через 2 недели содержалось  $66.3 \pm 0.2\%$ , а через 54 дня —  $67.2 \pm 0.6\%$ . Это очень близко к тому, что наблюдается при сухом корме ( $66.5\%$ ), следовательно, доступность свободной воды не ведет к ее «запасанию» и сколько-нибудь значительный резерв воды отсутствует.

Существует ли равная ситуация у диких животных, когда они живут в своих естественных местах обитания, питаясь своей нор-

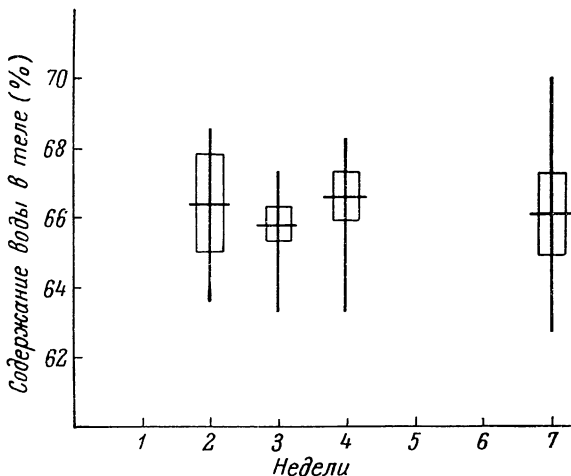


Рис. 34. Общее содержание воды в теле кенгуровых крыс при кормлении сухим расплюснутым овсом без питьевой воды не менялось в течение 7 недель. Горизонтальные линии — среднее, белые квадраты — средняя ошибка, вертикальные линии — пределы колебаний. Из: Рид [270].

мальной пищей? В южной Аризоне бывает два дождливых сезона — один зимой, другой в конце лета. В начале лета пустыня чрезвычайно суха, влажность воздуха низка и температура высока. К июню, когда дождя не было уже месяцы, в пустыне устанавливается максимальная для животных сухость. Изловленные в это время животные должны были бы обнаружить существенные отличия от пойманных во время летних дождей, когда они могли бы пополнить свои водные запасы, если бы они действительно это делали. Однако разница в содержании воды у тех и других составила только  $0.1\%$ . Очевидно, они не пользуются возможностью пополнить запасы воды, которые помогли бы им пережить длительную осеннюю засуху, пока зима не принесет за собой новых дождей. Из этого следует, что физиологическое депонирование воды не является фактором, который мог бы объяснить способность кенгуровой крысы существовать на сухом корме.

Может быть кенгуровая крыса устойчива к дегидратации? Допускали, что кенгуровые крысы имеют способность переносить более высокие степени высыхания, чем другие млекопитающие [156, 347]. Так как они при лишении воды не дегидратируются, для этого должен быть найден иной прием. Простейший метод создать у них отрицательный водный баланс — это кормить их сухим кормом, с нарочито высоким содержанием белка, например бобами сои, которые содержат до 40% белка.

Большие количества мочевины, которые образуются при такой диете, требуют дополнительной воды для образования мочи, на таком режиме кенгуровая крыса теряет вес и погибает через 2—3 недели.

Если кенгуровых крыс содержать на соевых бобах, то к моменту смерти они теряют около 34% веса тела, но среднее содержание воды в теле оставалось равным 67.2% [291]. Тут нет уменьшения по сравнению с процентным содержанием воды в теле крысы в норме, и отсюда следует, что хотя животные и имеют отрицательный водный баланс, но, постепенно теряя в весе, они сохраняют нормальную пропорцию воды в теле. Таким образом, несмотря на значительную потерю воды, их организм фактически не подвергся высыханию. Другие мелкие грызуны, погибая от лишения воды, также сохраняют около 66% воды [79]. И в этом отношении кенгуровая крыса не отличается от других грызунов, которые лишены специальной способности выживать без воды.

Это делает еще более очевидным заключение, что выживание кенгуровой крысы без питьевой воды ни в коей мере не связано с ее исключительной способностью переносить дегидратацию. Питаясь сухим кормом, они сохраняют водный баланс. И физиологические механизмы, обеспечивающие такую возможность, не связаны с какими-либо отклонениями в содержании воды в теле по сравнению с другими млекопитающими.

### **Могут ли кенгуровые крысы абсорбировать влагу из атмосферы?**

Сама постановка такого вопроса кажется необычной, однако необходимо рассмотреть его, прежде чем мы приступим к обсуждению другого вопроса — о балансе между приходом и расходом воды. Законность постановки такого вопроса исходит из того, что некоторые членистоногие могут поглощать воду из атмосферы. Это показал Лис, который установил, что клещи, предварительно дегидратированные в очень сухом воздухе, забирают воду из воздуха, если содержать их при относительной влажности атмосферы 90%. Эта абсорбция продолжается до тех пор, пока не восстанавливается нормальный состав жидкостей тела [198]. Подобное явление обнаружено у ряда насекомых, что

свидетельствует о широком распространении этого феномена, но природа механизма «гигроскопической» абсорбции атмосферных водяных паров остается темной.

Существование гигроскопической функции у членистоногих заставляет подумать, возможен ли подобный феномен и у млекопитающих, хотя это весьма маловероятно.

Не выяснено, где локализуется гигроскопическая функция у насекомых, но, видимо, она связана с трахеальной системой. Твердая наружная кутикула насекомых, непроницаемая для воды благодаря своему восковому слою, вряд ли обладает такой возможностью. У млекопитающих в контакте с воздухом находится только поверхность кожи, слизистые оболочки дыхательных путей и внутренняя легочная поверхность, структуры которых глубоко отличны от тканей насекомых. Ороговевший эпителий кожи млекопитающих явно не подходит для активного транспорта воды снаружи внутрь, и известно только, что происходит медленная диффузионная потеря воды сквозь кожу в атмосферу. Слизистые оболочки дыхательных путей имеют влажную поверхность, с которой всегда происходит испарение, если давление водяных паров в воздухе ниже, чем у этой поверхности.

У животных, которых мы рассматривали, всегда происходит потеря водяных паров через кожу и легкие, в различных количествах, в зависимости от влажности воздуха. И нет никаких доказательств наличия у них гигроскопической функции, как у насекомых. Наконец, важным аргументом против существования гигроскопической функции у кенгуровой крысы может служить то, что у нее и у других пустынных животных полностью можно свести водный баланс исходя из уже известных физиологических процессов.

### **Может ли кенгуровая крыса сохранять воду путем задержки конечных продуктов обмена?**

Наиболее очевидная статья расхода воды у млекопитающих — это образование мочи. Могут ли млекопитающие избежать расхода воды, временно задерживая продукты экскреции и выделяя их тогда, когда вода становится более доступной? Как известно, «экскреция накопления» встречается у насекомых, где мочева кислота, образуемая в процессе белкового обмена, может откладываться в организме, часто в жировых телах, вместо того чтобы подвергаться выделению [352]. У насекомых это может продолжаться всю жизнь и продукты обмена никогда не подвергаются удалению.

Прежде чем решить вопрос о задержке продуктов экскреции, надо знать, выделяют ли кенгуровые крысы мочевину, подобно другим млекопитающим. У птиц и рептилий при белковом мета-



близме образуется мочева́я кислота, которая благодаря ее малой растворимости может выводиться в виде полутвердой пасты, с малой затратой воды. Это хорошо известная схема позволяет предположить, не используют ли и пустынные млекопитающие мочева́ю кислоту для экономии воды. Мы нашли, однако, что мочеви́на всегда образуется как конечный продукт обмена белка и у кенгуровых крыс. Даже если они находятся на диете с высоким содержанием белка и их водный баланс отрицательный, мочеви́на экскретируется с мочой в соответствии с количеством метаболизированного белка.

Если бы мочеви́на частично задерживалась в организме, ее концентрация в плазме крови должна была бы повыситься. Мочеви́на — это вещество, которое свободно диффундирует по жидкостям тела и клеткам, и концентрация ее в плазме соответствует концентрации ее во всех внутренних жидкостях тела. Если бы она перестала подвергаться экскреции, это нашло бы свое отражение в повышении ее концентрации в плазме.

Т а б л и ц а 20

Концентрация плазмы у кенгуровых крыс на сухом корме значительно не увеличивается и остается почти такой же, как при доступности воды («влажная диета»). Из [290]

|               | Количество животных | Дней на диете | Мочеви́на в плазме, мМ | Электролиты в плазме, мэкв./л |
|---------------|---------------------|---------------|------------------------|-------------------------------|
| Сухая диета   | 6                   | 14            | 12.5                   | 161                           |
|               | 6                   | 21            | 11.0                   | 149                           |
|               | 7                   | 28            | 10.9                   | 150                           |
|               | 3                   | 32            | 13.6                   | 152                           |
| Влажная диета | 6                   | 14            | 10.2                   | 158                           |

При содержании кенгуровых крыс на сухом корме в течение все нарастающих промежутков времени мы не заметили увеличения концентрации мочеви́ны в плазме (табл. 20), а животные, получавшие кусочки арбуза, т. е. те, которым вода была доступна, имели концентрацию мочеви́ны того же порядка, что и на сухой диете. В отношении концентрации электролитов плазмы, в основном хлора и натрия, обнаруживалось такое же сходство между получавшими сухой и влажный корм. При этом постоянный уровень электролитов сохранялся в течение нескольких недель лишения животных воды [290]. Таким образом, совершенно законным является заключение, что ни мочеви́на, ни натрий, ни хлор не удерживаются у кенгуровых крыс от эвакуации с целью экономии воды, затрачиваемой для образования мочи.

Для сохранения животным водного баланса необходимо, чтобы приход воды был равен расходу или превышал его. Приход складывается из: а) питьевой воды, б) свободной воды в корме и в) воды, образуемой при окислении (окислительная, или «метаболическая», вода). В то время как большинство животных потребляет значительные количества питьевой воды, кенгуровые крысы могут сводить свой водный баланс, пользуясь лишь двумя последними источниками. Их сухой корм содержит лишь малое количество абсорбированной воды, следовательно главным водным ресурсом для них является окислительная вода. И этот скудный источник должен восполнить все расходы, которые осуществляются по трем основным путям: а) путем испарения, б) в испражнениях и в) с мочой. Далее мы детально рассмотрим эти три пути расхода воды, а также те физиологические особенности, которые дают кенгуровой крысе возможность сводить свой напряженный водный баланс.

### Испарение

Испарение происходит как с кожи, так и в дыхательных путях. Даже если и не удастся обнаружить пота или при полном отсутствии потовых желез (у человека это патология, а у ряда животных — норма), испарение воды с поверхности кожи происходит. Такая водопотеря называется неощутимой перспирацией, но более выразительный термин — это «диффузионная водопотеря» [72, 351]. У непотеющих животных испарение воды на влажных поверхностях дыхательных путей имеет существенно большее значение, чем испарение с кожи. Величина испарения с дыхательных путей зависит от разности в содержании воды во вдыхаемом и выдыхаемом воздухе и от количества воздуха, проходящего над увлажненными поверхностями.

Невозможно было создать такую экспериментальную процедуру, которая позволила бы отдельно определить кожные и дыхательные водопотери у пребывающей в покое кенгуровой крысы. Попытки применения масок, диафрагм, клапанов оказались безуспешными, а иммобилизация животного посредством наркоза привела к немедленному повышению испарения по меньшей мере в 2 раза по сравнению с обычными величинами [293]. Но для вычисления водного баланса достаточно знать суммарное испарение с кожи и легких, а подобные определения удалось осуществить успешно.

Неправильно было бы выражать потери воды с перечислением на единицу веса тела, так как и величины обмена, и легочная вентиляция могут быть совершенно различными у двух животных, одинаковых по величине тела. Но если расход воды отнести к по-

требляемому кислороду, то результаты вычисления водного баланса могут быть представлены в показателях, позволяющих сравнивать одно животное с другим. Данные таких изменений показаны в табл. 21.

Общее испарение у всех диких грызунов значительно ниже, чем у лабораторных крыс и мышей и у человека (для которого цифры относятся только к легочному испарению). По каким же причинам столь низки величины испарения у пустынных грызунов? Или, может быть, ненормально высоко испарение у лабораторных грызунов?

Есть две возможности снизить легочное испарение: 1) уменьшить количество воздуха, поступающего к дыхательной поверхности для получения данного количества кислорода и 2) каждый объем выдыхаемого воздуха должен содержать меньшее количество воды. Первая возможность могла бы быть реализована, если бы из альвеолярного воздуха извлекалось больше кислорода, чем обычно. Атмосферный воздух содержит 21% кислорода, который у человека в выдыхаемом воздухе снижается до 16%. Если бы содержание кислорода можно было снизить до 11%, легочная вентиляция уменьшилась бы вдвое против обычной и соответственно уменьшилось бы испарение. Но такая гипотеза требовала бы значительного снижения напряжения кислорода в альвеолярном воздухе; и чтобы кровь при таких условиях насыщалась кислородом полностью, диссоциационная кривая кислорода должна была бы сдвинуться влево по сравнению с обычной. Подобного рода сдвиг имеется, например, у ламы, для которой нормой является дыхание воздухом на больших высотах, при сниженном напряжении кислорода [140], но для крови кенгуровых крыс такого сдвига не обнаружено [130].

Вторая гипотеза, согласно которой выдыхаемый воздух содержит меньше водяных паров, потому что насыщение происходит при относительно низкой температуре, могла бы считаться достаточной для того, чтобы объяснить сниженное испарение. Прямое измерение температуры выдыхаемого воздуха у кенгуровой крысы затруднительно, для этого необходимо иметь чувствительный элемент с такой низкой теплоемкостью, чтобы он заметно не изменял температуру воздуха, и регистрирующий прибор, способный реагировать на изменения в частоте дыхания до нескольких сотен в минуту. Однако об этой величине можно судить косвенным путем. У кенгуровой крысы, так же как и у белых крыс, температура поверхности слизистой оболочки носа близ его кончика оказывается равной приблизительно 24°C. Подсчеты, основанные на измерении воздухоносных путей, скорости движения воздуха и величин теплообмена, показывают, что существует температурное равновесие между выдыхаемым воздухом и поверхностью слизистой, так что температура выдыхаемого воздуха в момент его выхода из дыхательных отверстий также равняется 24°C

[296]. Подсчеты температуры, при которой выдыхаемый воздух должен насыщаться, для того чтобы испарение достигало той величины, какая в действительности найдена у кенгуровой крысы (0.54 мг воды на 1 мл  $O_2$ ), показали, что она равна  $25^{\circ}C$ . Это поразительно близко к установленной прямым путем температуре в носовых ходах и подтверждает гипотезу об относительно низкой температуре выдыхаемого воздуха.

Механизм, который обуславливает установление низкой носовой температуры, может быть понят, если носовой ход рассматривается как противоточный теплообменник с меняющим направление током в одной трубке вместо обычных противоточных систем с непрерывным встречным током по двум каналам. Во время входа вода испаряется с влажной слизистой носа, отнимая тепло и снижая температуру ее поверхности. Когда во время выдоха нагретый влажный воздух из легких проходит над этой охлажденной поверхностью, он охлаждается и часть содержащейся в нем воды снова конденсируется. При следующем цикле эта вода вновь выпадает при выдохе, и т. д. В результате выдыхаемый воздух, оставаясь насыщенным парами, имеет температуру более низкую, чем температура тела и, следовательно, содержит меньше воды, чем легочный.

Белая крыса, которая также имеет низкую температуру носовых поверхностей, испаряет больше воды, чем кенгуровая крыса. Как это объяснить? Было найдено, что белая крыса вдобавок к легочному испарению испаряет почти такое же количество воды через кожу [332]. Таким образом, разница между белой и кенгуровой крысами связана с почти полным отсутствием кожного испарения у последней. Высокое легочное испарение у человека обусловлено значительно более высокой температурой выдыхаемого воздуха, которая в нормальных условиях равняется  $33-35^{\circ}C$ .

Величины испарения, показанные в табл. 21, отображают потери воды при дыхании абсолютно сухим воздухом. Если он содержит некоторое количество влаги, то очевидно, что расходуется меньше воды, чтобы довести выдыхаемый воздух до насыщения. Следовательно, испарение зависит от влажности атмосферы и каждый миллиграмм воды, содержащийся во вдыхаемом воздухе, означает соответствующее снижение потери воды. Так как нагретый воздух при данной относительной влажности содержит больше воды, чем холодный воздух с такой же относительной влажностью, испарение через дыхательные пути в теплом воздухе будет ниже. Именно абсолютная влажность воздуха имеет значение, так как она определяет, сколько дополнительной воды должно быть отдано животным, чтобы довести воздух до насыщения.

Надо особенно подчеркнуть значение абсолютной влажности, так как часто думают, что прохладная сырая нора создает для пустынных животных большое преимущество. Раз уж температура

Т а б л и ц а 21

Испарение воды у животных при дыхании сухим воздухом. Из [293]

|   | Средний вес,<br>в г | Испарение, в мг<br>H <sub>2</sub> O/1 мл O <sub>2</sub> |
|---|---------------------|---|
| Кенгуровая крыса Мерриама <i>Dipodomys merriami</i> . . . . . | 36.1                | 0.54 ± 0.04   |
| Кенгуровая крыса <i>D. spectabilis</i> . . . . .              | 100.1               | 0.57 ± 0.07   |
| Карманчиковая мышь <i>Perognathus</i> sp. . . . .             | 25.2                | 0.50 ± 0.07   |
| Домовая мышь <i>Mus muscularis</i> . . . . .                  | 27.3                | 0.59  |
| Золотистый хомячок <i>Cricetus aureus</i> . . . . .           | 95.1                | 0.59 ± 0.05   |
| Белая крыса <i>Rattus norvegicus</i> var. alb. . . . .        | 102.0               | 0.94 ± 0.09   |
| Белая мышь <i>Mus muscularis</i> var. alb. . . . .            | 29.2                | 0.85 ± 0.07   |
| Человек (испарение только из легких) . . . . .                | 70000               | 0.84  |

в норе настолько низка, что испарение не требуется (а мы видели, что в данном случае это именно так), то дальнейшее снижение температуры уже без пользы; наоборот, можно было бы ожидать увеличения потерь за счет испарения. Например, при 30°C насыщенный парами воздух содержит 30 мг H<sub>2</sub>O на литр, а при 20° — соответственно всего только 17 мг. В теплой влажной норе абсолютная влажность значительно выше, чем в холодной, при равной относительной влажности. Однако сказать, как влияют различные температуры и влажности на испарение, не так просто потому, что неизвестно, в какой степени отражаются эти условия на температуре слизистой носа и, следовательно, выдыхаемого воздуха.

### Вода, используемая для образования мочи

Чем более концентрированную мочу образует животное, тем меньше воды расходует оно на выведение продуктов экскреции. Очень концентрированная моча становится, таким образом, важнейшим фактором в водном балансе мелких пустынных грызунов. Было найдено, что у кенгуровой крысы концентрация мочи, действительно, очень высока. Она намного выше, чем концентрация, наблюдаемая у таких «ветеранов» пустыни, как верблюды, с ней равняются только некоторые другие грызуны из пустынь в других частях света (табл. 26, стр. 208). У кенгуровых крыс, исследованных нами, в одном случае моча содержала 3840 мМ мочевины в литре, или 23% мочевины. Это почти в пять раз выше, чем самая концентрированная моча у человека, — другими словами, кенгуровая крыса тратит на выведение определенного количества мочевины в 5 раз меньше воды, чем нужно для экскреции такого же количества человеку.

Чтобы выводить такой концентрированный раствор, почки прodelывают осмотическую работу, которая сводится главным образом к тому, чтобы отнимать воду от первичной мочи, образуемой в результате ультрафильтрации в клубочках. Можно было бы ожидать, что при этом некоторые из растворенных веществ будут выпадать из раствора по мере реабсорбции воды, но у наших лабораторных животных, содержавшихся на высокобелковой диете, мы этого не наблюдали. Мочевина хорошо растворяется в воде и из 23%-го раствора не выпадает.

При иной диете в моче могут преобладать другие компоненты, не столь легко растворимые. Это иногда и бывало у животных, пойманных в природе в засушливое время. Мы стремились выяснить, какова концентрация мочи у животных, взятых непосредственно из их естественной среды. Чтобы не успело произойти испарения, которое внесло бы ошибку в наши определения, капля мочи собиралась прямо в микропипетку, как только она появлялась из наружного отверстия уретры. Иногда мы обнаруживали, что проба почти тут же затвердевает в пипетке и ее нельзя оттуда вытолкнуть, в результате пропадала и проба, и пипетка. По-видимому, существует какой-то защитный механизм против кристаллизации, который действует, пока эти перенасыщенные растворы находятся еще в мочевом пузыре, так как мы никогда не находили у кенгуровых крыс конкреций в мочевых путях.

**Питье морской воды.** Так как максимальная концентрация электролитов в моче кенгуровых крыс равна приблизительно 1200 мэкв./л, т. е. в 2 раза больше, чем в морской воде, то вполне вероятно, что эти животные могут безнаказанно пить морскую воду.

Так как кенгуровые крысы нормально не пьют, нельзя было ждать, чтобы они отнеслись с большим энтузиазмом к морской воде, если ее им предложить. Заставить их пить можно было только создав отрицательный водный баланс, при котором питье явилось бы для них единственным путем для пополнения водного дефицита. Этого легко было достичь кормлением животных сухими соевыми бобами. Из-за высокого содержания в них белка мочевина должна была экскретироваться в количествах, больших, чем обычно, и к тому же белки дают меньше метаболической воды, чем другие компоненты пищи — углеводы и жиры.

Когда при диете из соевых бобов им для питья давалась морская вода, кенгуровые крысы теряли вес только в течение первых 2—3 дней. Потом они оправлялись, так же как и контрольные, получавшие пресную воду, и через 16 дней вес их тела был даже несколько выше начального. На сухих бобах сои животные без воды жить не могли: они теряли в весе и погибали через 8—16 дней (рис. 35).

Морская вода содержит заметные количества магния и сульфатов, вызывающих у человека диарею, обусловленную слабитель-

ным эффектом этих солей. У кенгуровых крыс морская вода дает тот же эффект: у них начиналась диаррея, но, несмотря на эту дополнительную утечку водных ресурсов, животные могли успешно поддерживать свой водный баланс.

Чтобы продемонстрировать, что при этом животные действительно сохраняют водный баланс и выводят избытки мочевины

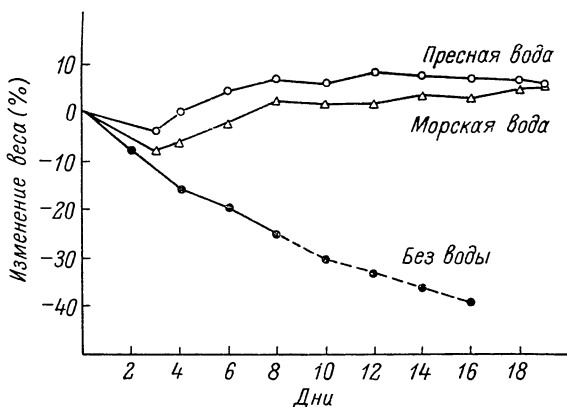


Рис. 35. Изменение веса у взрослых кенгуровых крыс при содержании в течение 16 дней на соевых бобах, пресной воде, морской воде и без воды. Способность удерживать стабильный вес показывает, что кенгуровые крысы могут безнаказанно пить морскую воду. Без воды животные погибали за 8—16 дней. Из: Шмидт-Нильсен [292].

и электролитов, надо было показать, что концентрация этих веществ в жидкостях тела не выше, чем у нормальных животных. Средние концентрации мочевины и электролитов у пяти кенгуровых крыс, пивших морскую воду, оказались такими же, как у контрольных, получавших пресную воду (табл. 22). Очевидно, животные, которые пили морскую воду, могли выводить продукты

Т а б л и ц а 22

Концентрация в плазме мочевины и электролитов у кенгуровых крыс, вынужденных пить при диете с высоким содержанием белка (сухие соевые бобы)

|                     | Мочевина<br>плазмы, мМ/л | Электролиты<br>плазмы, мэкв./л |
|---------------------|--------------------------|--------------------------------|
| Пьющие пресную воду | 12.5                     | 156                            |
| Пьющие морскую воду | 12.3                     | 157                            |

экскреции, несмотря на дополнительную нагрузку солями и расход воды, связанный с поносом [292].

Вопрос о том, переносят ли они морскую воду, был предметом большого внимания. Традиционным является представление, что потерпевшие кораблекрушение в море не могут пить морскую воду, которая только усиливает их жажду и ускоряет гибель. Другой вопрос, который часто обсуждают биологи, — пьют ли тюлени и киты морскую воду?

Если человек, лишенный водных ресурсов, пьет морскую воду, роковой результат неизбежен. Избыток солей повышает осмотическую концентрацию жидкостей тела, это увеличивает жажду, которая все растет с увеличением осмотической концентрации. Дополнительное питье морской воды просто ускорит наступление физиологических нарушений. Когда почки при этом стремятся вывести избыток солей, они выводят максимально концентрированную мочу. Но у человека ее максимальная концентрация достигает только двух третей концентрации солей в морской воде. Таким образом, если введен, например, 1 л морской воды, 1.5 л мочи нужно для того, чтобы освободиться от солей. В результате 0.5 л воды должно быть отнято от жидкостей тела, что увеличит водный дефицит и повысит осмотическую концентрацию жидкостей тела. Поэтому независимо от того, будет или не будет человек экскретировать соли, неизбежный результат питья морской воды выразится у него в повышении осмотической концентрации, и физиологические нарушения наступят быстрее, чем если бы он не пил совсем.

Так как концентрация мочи у белой крысы может быть много выше, чем у человека, и фактически несколько выше, чем в морской воде, резонно спросить: может ли белая крыса использовать морскую воду для питья? Опыты показали, однако, что животные не могут извлечь при этом каких-либо выгод, так как кишечные расстройства вызывают диарею с повышенной потерей воды, а моча не становится достаточно более концентрированной, чем морская вода, чтобы получился какой-либо выигрыш в свободной воде [4, 22].

Вопрос о том, пьют ли тюлени и особенно киты морскую воду, точно не решен. Поэтому важно, что кенгуровая крыса может использовать морскую воду для питья, хотя она никогда не видит моря в местах своего обитания в пустынях. Но пример кенгуровой крысы показывает, что почка млекопитающего может превратиться в экскреторный орган исключительной мощности, а морские млекопитающие, оснащенные такой же почкой, не должны бы иметь трудностей в выведении солей, поглощаемых с пищей или при питье морской воды. Пьют или не пьют они морскую воду в действительности — это другой вопрос, на который нелегко ответить.

**А н т и д и у р е т и ч е с к и й   г о р м о н .** Хорошо известно, что объем мочи и ее концентрация находятся под эндокринным



контролем. На увеличение выхода антидиуретического гормона (АДГ) в нейрогипофизе почки немедленно отвечают усилением канальцевой реабсорбции воды, причем обычно диурез снижается, а концентрация мочи возрастает. Следовательно, резонно высказать, нет ли возможной связи между АДГ и исключительно высокой концентрацией мочи у кенгуровой крысы; не обусловлено ли такое интенсивное концентрирование мочи необычно высоким содержанием АДГ.

Если животное под влиянием АДГ выделяет максимально концентрированную мочу, ее концентрация уже не может быть повышена за счет дополнительных количеств гормона. Почки обладают характерной для данного вида животных концентрирующей способностью, которая зависит от их структуры, различной у разных видов. Количество АДГ, освобождаемое в гипофизе и поступающее в ток крови, определяет, в какой степени концентрирующая способность почек используется в каждый данный момент, но если концентрирующий механизм работает уже на полную мощность, то дополнительное освобождение гормона не дает эффекта.

Хотя высокая концентрация АДГ сама по себе не может объяснить высокие концентрации мочи, интересно будет сравнить роль этого гормона у кенгуровой крысы с его функцией, например, у белой крысы. Обычно у белых крыс, получающих достаточное количество жидкости, в крови циркулирует мало АДГ и он не выделяется с мочой. Однако, если лишить их воды на 2—3 дня, антидиуретическая активность может быть выявлена в моче. У кенгуровой крысы в моче всегда присутствуют обнаружимые количества АДГ [10]. По-видимому, экскреция АДГ — нормальное явление для этого животного, и это объясняет, почему кенгуровые крысы часто выделяют концентрированную мочу даже тогда, когда вода им доступна. Концентрация АДГ в моче у кенгуровой крысы может быть выше, чем у обыкновенных крыс, лишенных воды в течение 2—3 дней, но не следует переоценивать значения этого факта, так как количество мочи у кенгуровых крыс мало и, кроме того, нет уверенности, что концентрация АДГ в моче может являться мерилем интенсивности его секреции. В этом отношении концентрация гормона в циркулирующей крови, вероятно, имеет большее значение. В сыворотке крови 20 кенгуровых крыс антидиуретическая активность была весьма мала, а у 8 крыс вообще не выявлялась. У животных, травмированных процедурой взятия пробы крови (путем пункции сердца), с анестезией или без анестезии, антидиуретическая активность оказалась повышенной [11]. Это повышение у кенгуровых крыс было много значительнее, чем у белых крыс, но эта разница трудно объяснима.

При изучении адренокортикальных функций у кенгуровых крыс оказалось, что они, будучи более выносливы к избытку соли, чем белые крысы, в то же время могут благоденствовать

и на рационе с содержанием натрия гораздо меньшим, чем это допустимо для белых крыс. Рационы с высоким содержанием натрия повреждают надпочечники и почки у кенгуровой крысы в меньшей степени, чем у белой [236]. Необходимо дальнейшее изучение эндокринологии кенгуровых крыс.

**Структура почек и ее значение.** В связи с необычной концентрирующей способностью почки у кенгуровых крыс структура ее представляет особый интерес. В основном их почки похожи на почки других грызунов; в ее размерах нет ничего необычного, количество клубочков и их величина также нормальны для животных аналогичного размера [287]. Но необычной является исключительная длина почечного сосочка, папиллы [319], что, как мы увидим, весьма важно для процесса концентрирования. Способность концентрировать мочу связана с характерной петлей почечного канальца, так называемой петлей Генле. Лишь млекопитающие и птицы могут выделять мочу более концентрированную, чем кровь, и было установлено, что только эти две группы обладают почкой с петлей Генле [217]. Далее, имеется тесная корреляция между развитием этой петли и концентрационной способностью почки [307]. У большинства птиц, которые способны образовывать мочу, приблизительно лишь вдвое более концентрированную, чем их плазма (отношение  $u/p=2$ ), петель мало и они развиты меньше, чем у млекопитающих.

Среди млекопитающих наблюдается поразительная корреляция между длиной петлевых структур (что находит выражение в относительной толщине мозгового вещества почки) и степенью засушливости мест их обитания. Пустынные грызуны, антилопы, верблюды, жирафы и львы имеют относительно более развитое мозговое вещество почки (где располагаются петлевые структуры), а у животных, ведущих водный образ жизни, таких, как бобр, водяная крыса, утконос, почки имеют тонкое мозговое вещество с очень короткими петлями. Великолепный обзор строения почек млекопитающих дал Шпербер, который показал эту корреляцию с убедительнейшей ясностью [319]. Он исследовал почки у 139 видов млекопитающих с тщательными микродиссекциями, с изоляцией отдельных нефронов и раздельным измерением их частей. Из 34 видов грызунов, исследованных Шпербером, 7 имели настолько длинный почечный сосочек, что он, не уместаясь в лоханке, свисал в мочеточник. Эти 7 видов принадлежали к пустынным формам, и именно среди них находятся те, которые продуцируют исключительно концентрированную мочу.

Значение длины петли Генле становится ясным в свете «противоположной» гипотезы о концентрировании мочи [145]. Эта гипотеза объясняет, каким образом активный транспорт, работая против умеренных градиентов, может создавать в петлевых структурах значительные разности концентраций. Принцип механизма заключается в том, что восходящее колено петли транспортирует

материал к нисходящему. Результатом является накопление транспортированного материала по длине петли и повышение его концентрации. Этим создается мультиплицирующая (множительная) система, где эффект основного транспортирующего процесса нарастает количественно, в зависимости от длины колен петли. Таким образом, чем длиннее почечные петли, тем более концентрированная моча может образовываться, как это мы и находим у пустынных грызунов.

Имеется огромное количество доказательств в пользу этой гипотезы, которая является сейчас общепринятой. Исследования методом микропункции, в которых микропипетки с кончиком толщиной в несколько микронов вводились непосредственно в просвет одного почечного канальца, с извлечением микропроб мочи показали, что образующийся в клубочке фильтрат изотоничен плазме крови. Когда жидкость входит в петлю, ее концентрация нарастает, но она снова «разводится», покидая петлю. Когда же жидкость проходит по собирательным трубкам, которые идут параллельно и попеременно с петлями, высокая осмотическая концентрация в окружающей ткани обуславливает извлечение из трубок свободной воды. В результате конечная концентрация мочи, выделяющейся из кончика почечной папиллы, близко соответствует концентрации, установившейся в результате действия множительной системы в петлевой структуре [132, 133].

Весьма интересно, что по существу именно такая последовательность процесса была выдвинута Хоуэллом и Гершем еще в их работе 1935 г. [156]. Эти авторы вводили кенгуровым крысам (*Dipodomys agilis*) раствор ферроцианида натрия, и концентрирование этого вещества в почечных канальцах было доказано образованием берлинской лазури. Микроскопическая картина, которая наблюдалась, заставляла предполагать, что содержимое канальцев концентрируется в петле Генле и собирательных трубках. Несомненно, это открытие Хоуэлл и Герш смогли сделать только потому, что изучали почки животного, у которого концентрирующий механизм развит значительно сильнее, чем у большинства других млекопитающих.

### Потери воды с испражнениями

Кенгуровые крысы выделяют мелкие, плотные, почти черные комочки испражнений. Содержание воды в них чрезвычайно низко; когда животные получали однообразную диету, состоявшую из перловой крупы, на 100 г сухого вещества испражнений приходилось только 83 г воды. Белые крысы на том же рационе выделяли кал, содержащий 225 г воды на 100 г сухого вещества [295]. Кроме того, что кал кенгуровых крыс содержит мало воды, они полнее утилизируют съеденный корм, в результате чего выбрасывается меньше сухого вещества (табл. 23). В конеч-

Т а б л и ц а 23

## Количество воды, элиминируемой с испражнениями кенгуровыми крысами и белыми крысами

|                            | Испражнения,<br>г сухого вещества<br>на 100 г корма | Вода, мг на 1 г<br>сухого фекально-<br>го вещества | Потеря воды<br>с испражнениями,<br>г на 100 г<br>съеденного<br>ячменя |
|----------------------------|---|--|---|
| Кенгуровая крыса . . . . . | 3.04  | 834  | 2.53  |
| Белая крыса . . . . .      | 6.04  | 2246   | 13.6  |

ном счете белые крысы на единицу массы съеденного корма теряют с испражнениями в пять раз больше воды, чем кенгуровые.

Причины столь низкого содержания воды в испражнениях и физиологический механизм, обеспечивающий такое полное извлечение воды из содержимого кишечника, не исследованы и, как об этом говорилось выше, применительно к верблюду, исследование этого вопроса представит большой интерес.

Причины высокой утилизации корма у кенгуровых крыс могут быть связаны с их привычкой поедать собственные экскременты (копрофагией). Когда наблюдаешь кенгуровую крысу в лаборатории, может показаться, что она облизывается или чистится. Но внимательный наблюдатель заметит, что она подхватывает ртом комочки фекалий сразу в момент их выделения и поедает вторично. Такая копрофагия у *Dipodomys* была впервые отмечена при содержании их на воздушно-сухом корме [156].

Копрофагия вообще не является необычной для мелких травоядных, и было показано, что она необходима для нормального пищеварения у крыс и кроликов [129, 333]. Ее преимущество не только в том, что пища лучше переваривается при ее повторном прохождении через пищеварительный тракт; гораздо важнее то, что ряд витаминов, синтезируемых микрофлорой обширной слепой кишки, может быть использован животными. В то время как у жвачных бактериальная ферментация корма происходит в начальных отделах пищеварительного тракта и поэтому они могут утилизировать синтезированные бактериями продукты при первом пассаже корма, ферментация у других травоядных происходит в слепой кишке, расположенной ближе к концу пищеварительного тракта. Копрофагия создает возможность повторного пассажа, что оказывается выгодным и для синтеза, и для усвоения и дает преимущества, которыми жвачные располагают, не прибегая к копрофагии.

Помимо указанного, кенгуровые крысы извлекают из копрофагии еще и ту выгоду, что, снижая общее количество неперева-

ренного материала, они уменьшают потери воды. Водный баланс у них настолько напряженный, что малейшая экономия воды приобретает для них существенное значение.

## ВОДНЫЙ БАЛАНС — ПРИХОД

Общий приход воды у животного, которое не пьет, можно прямо подсчитать, исходя из состава пищи. В дополнение к свободной воде, которая абсорбируется самым сухим растительным материалом, вода образуется при окислении питательных веществ, и ее количество может быть вычислено, если известно содержание в корме белков, жиров и углеводов (табл. 2, стр. 40).

Вычисление окислительной воды облегчается при постоянном составе рациона, и мы избрали перловую крупу как подходящий единообразный корм. Внешняя оболочка зерна (ячменя) здесь удалена, и остается одинаковое по составу его ядро. Когда животных кормят необработанным ячменем, они могут избирательно поедать одни части зерна, оставляя, отбрасывая другие; при этом трудно судить точно, что именно съедено. Количество воды, которое могут животные извлечь из 100 г сухой перловой крупы, представлено в табл. 24. Сто граммов — это то, что кенгуровая крыса съедает за месяц, но количество воды, получаемое из этого корма, будет одно и то же, независимо от того, в какой срок он будет метаболизирован.

Т а б л и ц а 24

Количества окислительной воды, образующейся при метаболизме 100 г сухой перловой крупы

|                   | Содержание,<br>г | Окислитель-<br>ной воды, г | Используй-<br>вание O <sub>2</sub><br>на окисление,<br>л |
|-------------------|------------------|----------------------------|--|
| Крахмал . . . . . | 88.00            | 48.8                       | 70.40  |
| Жир . . . . .     | 1.12             | 1.2                        | 2.28   |
| Белок . . . . .   | 9.24             | 3.7                        | 8.76   |
| Итого . . . . .   | 98.36            | 53.7                       | 81.44  |

Кроме воды, которая образуется при окислении, вода присутствует в крупе и в виде абсорбированной влаги, количество которой зависит от влажности атмосферы. При нулевой влажности, которой в природе никогда не бывает, зерно не содержит абсорбированной воды, и для вычисления ее количества зерно высушивается при нулевой влажности в эксикаторе. Но при увеличении атмосферной влажности абсорбируется все больше и больше влаги.

При хранении в среде с различной влажностью зерно, придя в равновесие с атмосферой, содержит количества влаги, указанные в табл. 25.

Т а б л и ц а 25

Количество воды, абсорбируемой 100 г сухой перловой крупы, при уравнивании с воздухом различной относительной влажности

|                                   | Относительная влажность, % |       |       |       |
|-----------------------------------|----------------------------|-------|-------|-------|
|                                   | 10                         | 33    | 43    | 76    |
| Абсорбированная вода, г . . . . . | 3.72                       | 10.20 | 11.72 | 18.12 |

Количество абсорбированной воды довольно значительно, особенно при более высокой влажности. Жарким днем в пустыне относительная влажность воздуха не выше 10—15%, соответственно низко и содержание влаги в растениях. Но положение меняется, когда прохладной ночью влажность воздуха возрастает. Как раз в это время пустынные грызуны выходят на поиски корма, а материал, лежащий на поверхности земли, быстро сорбирует влагу из тонкого слоя прилегающего к земле воздуха, который быстрее охлаждается. Хотя видимой росы и не образуется, содержание влаги в гигроскопичных растениях быстро нарастает. Количества воды, которые становятся в результате этого доступными, точно не определялись, и тщательные исследования этого вопроса обещают интересную информацию.

Другой фактор, который может содействовать повышению абсорбции воды кормовыми растениями, заключается в том, что многие грызуны склонны запасать корм в своих норах. Кенгуровая крыса (*Dipodomys spectabilis*) может запасать несколько килограммов растительных материалов [343]. При высокой влажности в норе этот корм забирает воду, которая составляет существенное добавление к окислительной воде. Мелкая кенгуровая крыса Мерриама (*D. merriami*), которая, видимо, не делает значительных запасов корма, с ловкостью проникает в логово своего большого кузена, крысы *D. spectabilis*, которая набирает запасов явно больше, чем сама может использовать. Действительно ли влажность в собранном корме при хранении его в норе нарастает выше исходного содержания — это вопрос, для решения которого предположения мало помогут. Эта важная проблема была исследована Школьником в Израиле, который нашел, что семена *Zilla spinosum* (кестоцветное пустынное растение) содержат 4—7% влаги в сухом воздухе пустыни, но когда *Meriones crassus* запасаает их в своих норах, семена содержат до 30% воды (личное сообщение).

В вопросе о содержании воды в «сухом» корме нужна более подробная информация, и улучшение микроклиматологических методов в последние годы значительно облегчает получение необходимых данных. Это одна из многих проблем, для решения которых климатические условия, изучаемые стандартными метеорологическими инструментами на высоте 2 м над почвой, не дают достаточно материала для суждения об явлениях в микроатмосфере, где обитают те или иные животные.

### МОЖНО ЛИ СБАЛАНСИРОВАТЬ ПРИХОД И РАСХОД ВОДЫ?

Если мы допустим, что кенгуровая крыса, пребывая в абсолютно сухом воздухе, съедает и метаболизирует 100 г перловой крупы, общий приход — окислительная вода — составит всего 53.7 г. Может ли это покрыть суммарные потери, связанные с испарением и образованием мочи и кала?

На этот вопрос нетрудно ответить, исходя из данных, которые мы уже обсуждали ранее в этой главе. В табл. 21, где даны величины испарения на 1 мл использованного кислорода, указано, что на каждый литр поглощенного кислорода испаряется 0.54 г воды. Так как окисление 100 г перловой крупы требует 81.4 л кислорода, неизбежное испарение составит 43.9 г воды.

100 г крупы содержат 9.24 г белка, при метаболизме которого образуется 3.17 г мочевины. Если она будет выделена с мочой в концентрации 20% (что мы имеем право допустить, поскольку концентрация мочевины в моче кенгуровой крысы может достигать 23%), на образование мочи должно пойти 13.5 г воды. (Этот расчет исходит из того, что удельный вес 20%-го раствора мочевины равен 1.05, следовательно 85 г воды нужно на выделение каждых 20 г мочевины).

Количество фекальных материалов на 100 г крупы составит 3.04 г сухого вещества, а это связано с потерей 2.53 воды (табл. 23).

Сложив все эти статьи обязательного расхода воды, мы получим 59.9 г на 100 г крупы, которые при своем метаболизме дают только 53.7 г окислительной воды. Другими словами, если животное содержать в абсолютно сухом воздухе, а пища будет полностью лишена абсорбированной воды, водный баланс животных будет отрицательным и они не смогут существовать.

Так как разность между расходом и приходом равна приблизительно 6 г, баланс может быть сведен при условии, если зерно абсорбирует это количество влаги. Это происходит при относительной влажности воздуха около 20%. Кроме того, при увеличении влажности воздуха испарение с дыхательных путей также окажется несколько меньшим, чем мы приняли в наших расчетах (для сухого воздуха). Следовательно, увеличение атмосферной влажности снизит расход и увеличит приход. Зависимость водного баланса

кенгуровой крысы от влажности атмосферы можно представить соответствующей диаграммой, в которой показан ожидаемый водный баланс при различных относительных влажностях воздуха (рис. 36). На этой диаграмме показана зависимость испарения от

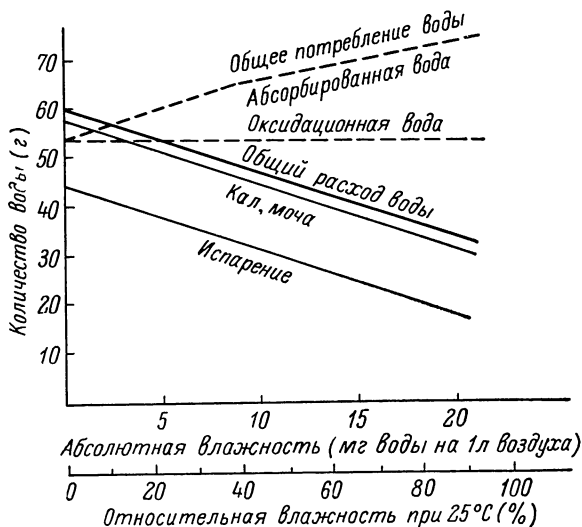


Рис. 36. Водный баланс кенгуровых крыс при различной влажности воздуха. Подсчет сделан применительно к окислению 100 г перловой крупы — количество, которое в норме животное расходует приблизительно в течение месяца. Расход воды на испарение, образование мочи и испражнений суммирован таким образом, что *толстая линия* отображает общую потерю воды. Окислительная (окислационная) вода и вода, абсорбированная зерном (приход воды), также суммированы, и *толстая прерывистая линия* отображает общий приход воды. На пересечении двух верхних линий животное уже должно быть способно сохранять водный баланс. При более низкой влажности воздуха водный баланс становится отрицательным и животные должны терять вес. Из: Шмидт-Нильсен и др. [295].

атмосферной влажности; она показывает, как испарение снижается по мере роста количества водяных паров во вдыхаемом воздухе. Расчет наклона этой кривой затруднен, потому что температура слизистой носа, а следовательно также и количество воды в выдыхаемом воздухе меняются с изменением влажности. Поэтому наклон кривой является только приближением, и лишь порядок величин имеет разумную достоверность. Выше кривой испарения



показан суммированный минимум затрат на образование мочи и испражнений. Верхняя кривая (толстая сплошная линия) показывает изменения суммы всех минимальных затрат воды в зависимости от изменения влажности атмосферы.

Окислительная вода, которая не зависит от атмосферной влажности, складываясь с нарастающим по мере увеличения влажности воздуха количеством абсорбируемой кормом воды, дает общий приход воды, который тоже растет с повышением влажности воздуха (толстая прерывистая линия).

Диаграмма иллюстрирует в точности то, о чем было сказано выше: при нулевой влажности расход воды превышает приход, но при повышении влажности происходит перемена водного баланса в благоприятную сторону. Точка, в которой приход воды становится достаточным, чтобы покрыть минимальный расход, соответствует примерно 10% относительной влажности, что при температуре 25°С (расчеты даны применительно к этой температуре) отвечает содержанию 2 мг воды в литре воздуха. Ниже этого предела водный баланс кенгуровой крысы становится отрицательным и она медленно теряет воду; выше — животное имеет положительный баланс и может благополучно существовать на воздушно-сухом корме.

Влажность, меньшая чем 2 мг воды в литре, вероятно, не встречается даже в самых сухих пустынях, и, следовательно, пустынные грызуны могут сохранять водный баланс. Для диких грызунов в наши расчеты, кроме неизбежных неточностей в вычислениях, войдет и ряд других переменных. Много времени они проводят в норе, где влажность выше, чем в наружном воздухе [294]. Варьирует состав пищи; содержание влаги в ней больше, когда она собрана в ночное время, а если корм запасается в норе, он также забирает влагу. С другой стороны, количество окислительной воды зависит от относительного содержания в корме углеводов, жиров и белков. При повышенном содержании белка, например в семенах и растениях семейства бобовых, количество окислительной воды меньше и образуется дополнительная мочевины, которая требует для образования мочи лишнюю воду.

### **Экспериментальное подтверждение балансового расчета воды**

Простейший способ проверить правильность подсчетов, приведенных выше (которые являются как бы краткой сводкой всей доступной информации относительно водного баланса кенгуровой крысы), — это содержать этих животных на рационе из перловой крупы при разных влажностях воздуха. И вот, группа кенгуровых крыс содержалась в помещении, где температура и влажность контролировались, а кормовая перловая крупа хранилась постоянно в этом же помещении, и влажность ее полностью

уравновешивалась с воздухом. При относительной влажности 50% животные без труда сохраняли водный баланс и за 18 дней опыта фактически прибавили в весе. В следующем периоде, при 15% влажности, некоторые животные слегка потеряли вес, но они вновь восстановили его, когда влажность была поднята до 24%.

Через 9 дней после того как влажность снизили до 10%, группа в целом почти сохранила вес. Однако снижение относительной влажности до 5% привело к более быстрой потере веса; это показывает, что в очень сухом воздухе животные уже не могут сохранять водный баланс.

На основании этих результатов можно сказать, что теоретические расчеты, приведенные в этой главе, подтвердились возможностью кенгуровых крыс существовать в предсказанных условиях. Можно также сказать, что нет ничего таинственного в их способности жить на воздушно-сухом корме без питьевой воды; все главные физиологические закономерности, определяющие такую возможность, известны; уникальной является лишь крайняя степень экономии по всем статьям расхода воды.

### **Может ли увеличиться количество окислительной воды?**

Совершенно очевидно, что нет никакого метаболического пути для увеличения окислительной воды сверх того, что определяется количеством водорода, которое имеется в пище. Однако могут задать вопрос: не может ли быть повышено количество окислительной воды путем увеличения количества поедаемой и метаболизируемой пищи? Ответ здесь ясный: «Да!». Будет ли иметь это полезное значение для животного? Ответ: «Нет!».

При наличии определенной влажности атмосферы, исключая наименьшую, животное уже имеет уравновешенный водный баланс, независимо от уровня его метаболизма. Для расчетов не имеет значения, подвергнутся ли 100 г перловой крупы метаболизации за 1 месяц, 2 недели или за 1 неделю. При данной влажности, применительно к данным условиям остается необходимость в низком уровне испарения, высокой концентрированности мочи и сухости испражнений.

При очень низкой влажности, когда животное не может сохранять водное равновесие, увеличение обмена поведет лишь к кратковременному увеличению расхода воды. В этих условиях увеличение метаболизма не поможет, оно просто усилит расход воды. Соответственно при очень низкой влажности кенгуровая крыса только проиграла бы от увеличения метаболизма, а при более высокой влажности она и так имеет уравновешенный водный баланс, она ничего не теряет, но ничего и не выигрывает. Следовательно, кенгуровая крыса отличается от верблюда, ко-

торый всегда теряет воду при увеличении обмена. Причина этого различия в том, что у верблюда потери воды на испарение в легких превышают количество образуемой окислительной воды, в то время как у кенгуровой крысы уровень респираторных потерь воды заметно ниже, чем объем окислительной воды. Находят ли эти обобщения какое-нибудь отражение в поведении кенгуровых крыс? По-видимому, на исключительно сухой пище они стремятся повысить свой метаболизм. Животные, получавшие в корме только сухое зерно и имеющие доступ к рабочему колесу — третбану, проделывали за ночь до 9000 оборотов (в среднем  $4340 \pm 1120$ ), а животные, получавшие дополнительно кусочки арбуза, «пробежали» всего от 400 до 1100 оборотов (в среднем  $697 \pm 134$ ) [296]. Крысы, обладающие высокой активностью, снижали ее в первую же ночь после поглощения нескольких граммов арбуза. Подобные же результаты получены и на другом виде кенгуровых крыс — *Dipodomys panamintinus* [237].

На основании этих опытов можно было бы предположить, что здесь проявляется механизм, связанный с увеличением образования окислительной воды. Нельзя, однако, объяснить повышение двигательной активности обязательно потребностями в воде; если влажность атмосферы не чрезмерно низка, животные и без того сохраняют положительный водный баланс, независимо от того, бегают они или нет. А в очень сухом воздухе для них было бы полезнее прекратить бег, но этого не происходит. Если их поместить в замкнутое помещение и лишить возможности физических упражнений, они в условиях наибольшей сухости, действительно, теряют меньше воды, чем когда им позволяют бегать. По-видимому, при данных обстоятельствах настоятельная потребность бегать не связана прямо с водным балансом.

Вопрос о причинах повышения активности имеет, по-видимому, более общее значение. Например, у белых крыс, лишенных воды, увеличивается подвижность [348]. Находясь уже в состоянии отрицательного водного баланса, они, усиливая активность, только утяжеляют свое положение. Ограничение калорий пищи также приводит к нарастанию двигательной активности, хотя тут уже совершенно очевидно, что это само по себе меняет метаболизм отнюдь не в благоприятном для голодающего животного направлении. Подобное же увеличение двигательной активности было обнаружено у крыс при лишениях их тиамин или всего комплекса витамина В [60, 136]. Следовательно, повышение двигательной активности не направлено на непосредственное улучшение физиологических условий, а имеет, с точки зрения сохранения жизни, иную рациональную биологическую основу. Например, голодающая крыса будет иметь больше шансов найти пищу, обегая большие территории.



## РЕЗЮМЕ

Кенгуровые крысы могут существовать неопределенно долго на воздушно-сухом корме без доступа к питьевой воде. В природных условиях основная их пища состоит из семян и других сухих растительных материалов даже тогда, когда им доступны зеленые и сочные растения. Они — ночные животные и жаркое время суток проводят в своих норах, избегая, таким образом, необходимости тратить воду на нужды терморегуляции.

При существовании на сухой пище они не зависят от депонирования воды. На таком корме они поддерживают и постоянный вес, и нормальное содержание воды в организме; следовательно, у них в теле нет водного резерва, который они постепенно расходуют. Неизбежные потери воды происходят в результате испарения, образования мочи и выделения кала.

По отношению к поглощаемому кислороду у кенгуровых крыс очень низко легочное испарение воды по сравнению с тем, что обнаружено у крупных млекопитающих, таких, как человек. Малое испарение с дыхательного тракта обусловлено низкой температурой выдыхаемого воздуха. По-видимому, эти животные почти не теряют воду путем испарения через кожу, которая лишена потовых желез. Белые крысы, у которых также нет потовых желез, теряют воду через кожу в результате «неощутимой перспирации», объем которой равен у них величине испарения через дыхательные пути. Моча у кенгуровых крыс высоко концентрированная. Она может содержать мочевину почти в 4-молярной концентрации (24%), и соли в ней вдвое больше концентрированы, чем в морской воде. Это значит, что на мочеобразование расходуется очень мало воды. При такой высокой концентрационной способности почки можно предположить, что кенгуровые крысы могли бы использовать для питья морскую воду. Хотя в норме они вообще не пьют, их можно заставить это делать, если кормить бобами сои, которые содержат много белка, что влечет образование большого количества мочевины, подлежащей экскреции. На таком корме кенгуровые крысы без воды погибают, но хорошо себя чувствуют, получая для питья морскую воду.

Содержание воды в кале кенгуровых крыс очень низкое, а коэффициент утилизации корма очень высокий, потому количество кала на единицу съеданного корма очень мало. В результате потеря воды с испражнениями у кенгуровых крыс в пять раз ниже, чем соответствующие потери у белых крыс.

Если животное сохраняет водный баланс, суммарные водопотери должны покрываться равным приходом воды. Последний складывается из метаболической воды и присутствующей в корме свободной (абсорбированной) воды. Количество окислительной воды определяется составом пищи. На рационе из перловой крупы на 100 г корма образуется 54 г окислительной воды. Кроме того, в этом корме присутствует немного абсорбированной из воздуха влаги, количество которой повышается с увеличением относительной влажности воздуха.

Можно высчитать, что приход воды, равный расходу, достигается при атмосферной влажности около 20%, при температуре воздуха 25° С. Опыты, в которых кенгуровые крысы выдерживались в условиях разной влажности воздуха при кормлении исключительно перловой крупой, подтвердили эти расчеты. Кенгуровые крысы, таким образом, являются пустынными животными с полностью уравновешенным водным балансом. Водный баланс у них сохраняется на воздушно-сухом корме в результате предельной экономии расходов воды: низкому испарению, высоко концентрированной моче, а также образованию очень малых количеств испражнений с очень низким содержанием в них воды.

## ДРУГИЕ ГРЫЗУНЫ

Мелкие грызуны — это животные, наиболее распространенные во всех пустынях мира. Нет нужды перечислять всех этих животных, так как дело свелось бы к длинному перечню названий, мало кому из нас известных. Большинство их никогда не было объектом каких-либо физиологических исследований, и перед исследователем, который возьмется за их изучение, откроется необозримое поле.

Вероятно, наибольшее количество грызунов находится в Великой Палеарктической Пустыне, протянувшейся от западного побережья Африки через Сахару, Аравию, через Азию, вплоть до центрального Китая. Большие пустынные пространства имеются также в южной Африке, внутри австралийского материка и в Северной и Южной Америке; эти пустыни имеют свою характерную фауну грызунов. Многие из них питаются семенами и другим сухим растительным материалом и в неволе могут жить месяцами и годами без воды и влажной пищи. Они относятся к тому же физиологическому типу, что и американские кенгуровые крысы.

Другие пустынные грызуны зависят от сочных растительных материалов, которые они потребляют в тех или иных количествах. Два американских вида грызунов, принадлежащих к этой группе, — это дневные песчаные суслики и по преимуществу ночная древесная крыса; и те и другие нуждаются в корме со значительным содержанием влаги. За исключением одного интересного североафриканского грызуна *Psammomys*, мы не знаем в других частях света пустынных грызунов, которые нуждались бы в равной степени в воде, содержащейся в корме.

### «СУХИЕ» ГРЫЗУНЫ

Североамериканская кенгуровая крыса — это характерный пример млекопитающего, которое может существовать исключительно на сухом корме; его водный обмен изучен лучше, чем других пустынных животных. Большинство работ, содержание

которых изложено в предыдущей главе, относится к кенгуровой крысе Мерриама (*Dipodomys merriami*), но некоторые другие североамериканские грызуны обладают подобными же физиологическими качествами. Они поедают по преимуществу сухой корм и могут жить в течение неопределенно долгого времени без дополнительной влаги. Это справедливо для некоторых видов кенгуровых крыс, как например кенгуровая крыса Фресно (*D. nitrotoides exilis*) [92]. Два других вида кенгуровых крыс (*D. deserti* и *D. spectabilis*) я сам держал у себя в лаборатории, и свойства их те же, что и их родственников. То же справедливо и для двух видов карманчиковой мыши (*Perognathus baileyi* и *P. penicillatus pricei*), которые принадлежат к тому же семейству гетеромид, что и кенгуровые крысы. Карманчиковые мыши очень малы, и их не так легко содержать в неволе, как кенгуровых крыс, и потому сведения о них более ограничены. Известно, однако, что они сецернируют высококонцентрированную мочу и прекрасно обходятся без влажной пищи. На самом деле они, видимо, даже более независимы от влаги, чем кенгуровые крысы. Если какие-нибудь сочные фрукты или кусочки арбуза давать кенгуровым крысам, они при случае отщипывают понемногу, но мы никогда не видели, чтобы карманчиковые мыши уделяли хоть сколько-нибудь внимания сочному корму. Третий род того же семейства — кенгуровая мышь (*Microdipodops pallidus*) также может жить на сухой пище без воды [37, 138].

В пустынях Старого Света одной из распространенных форм грызунов являются тушканчики (семейство *Dipodidae*), которые обладают поразительным внешним сходством с американской кенгуровой крысой. Это яркий пример конвергентной эволюции у животных, принадлежащих к двум различным подотрядам грызунов.<sup>1</sup> Физиологически они также имеют значительное сходство.

Африканские тушканчики — это приятные маленькие существа, и в неволе они хорошо обходятся без воды [74]. Мы проводили аналогичные опыты и в США, и в Сахаре. Хотя тушканчики и обходились без воды, но не чувствовали себя достаточно хорошо на обычной диете кенгуровых крыс — сухой перловой крупы. Один ячмень для них по чисто питательным свойствам недостаточен, возможно, что содержание белка и витаминов в нем ниже, чем для них нужно, или в каком-то отношении неадекватен его минеральный состав. На соевых же бобах тушканчики чувствовали себя очень хорошо.

Тушканчик во многих отношениях — это «утрированная» кенгуровая крыса. Задние ноги у них немного длиннее, передние —

---

<sup>1</sup> Кенгуровые крысы (семейство *Heteromyidae*) принадлежат к подотряду *Sciuromorpha*, который включает таких известных животных, как белки, суслики и бобры. Тушканчики (семейство *Dipodidae*) принадлежат к *Muomorpha*, куда включают обычно крыс, мышей, хомяков и проч.

меньше, и все животное кажется более хрупким. Но его почки еще мощнее, чем у кенгуровой крысы. Наивысшая концентрация мочевины, которую мы обнаружили в моче тушканчика, равнялась 4230 мМ на 1 л (25.4%), т. е. несколько выше, чем максимальная — 3840 мМ/л — у кенгуровой крысы (табл. 26).

Т а б л и ц а 26

Максимальные концентрации мочи у различных млекопитающих

В ряде случаев в таблице указаны величины, наибольшие из бывших в нашем распоряжении, хотя это не значит, что данная величина является пределом концентрации у данного вида. Максимальные концентрации мочевины и электролитов, как правило, определялись не в одной и той же пробе; следовательно, сумма величин, указанных в первой и второй колонках, может не быть равна величине максимального осмотического давления. Там, где непосредственные измерения были невозможны, осмотические концентрации высчитывались с достаточной точностью. Концентрация электролитов дана приблизительно, в одних случаях она выведена из концентрации Na, в других рассчитана (р.) по электропроводности, выраженной в единицах эквивалентного раствора NaCl.

|   | Мочевина<br>в моче,<br>мМ/л | Электро-<br>литы<br>в моче,<br>мэкв./л | Осмотическая<br>концентрация<br>мочи, осм./л | Отношение<br>осмотических<br>концентраций<br>моча/плазма |
|---|-----------------------------|--|--|--|
| Человек [204, 205] . . . . .  | 792                         | 460                                    | 1.43   | 4.2  |
| Древесная крыса ( <i>Neotoma albigula</i> ) [290, 291] . . . . .                        | 1980                        | 714                                    | 2.7 (р.)                                     | 7 (р.)   |
| Овца [209] . . . . .  | —                           | —                                      | 3.2  | 7.6  |
| Белая крыса [4, 22, 132, 206]   | 2160                        | 760                                    | 2.9  | 8.9  |
| Кошка [265, 355] . . . . .  | 2330                        | 600                                    | 3.25   | 9.9  |
| Верблюд [78] . . . . .  | —                           | 1068                                   | 2.8  | 8.0  |
| Песчаный белохвостый суслик<br>( <i>Citellus leucurus</i> ) [33, 160,<br>309] . . . . . | 2860                        | 1200                                   | 3.9  | 9.5  |
| Американский хомячок ( <i>Onychomys torridus</i> ) [309] . . . . .                      | —                           | —                                      | 4.0  | 12   |
| Кенгуровая крыса ( <i>Dipodomys merriami</i> ) [290] . . . . .                          | 3840                        | 1200                                   | 5.5 (р.)                                     | 14 (р.)  |
| Песчанка ( <i>Gerbillus gerbillus</i> )<br>[73] . . . . .                               | 3410                        | 1600                                   | 5.5 (р.)                                     | 14 (р.)  |
| Тушканчик ( <i>Jaculus jaculus</i> )<br>[309] . . . . .                                 | 4320                        | 1530                                   | 6.5 (р.)                                     | 16 (р.)  |
| <i>Psammomys obesus</i> [309] . . . . .   | 2850                        | 1920                                   | 6.34   | 17   |

Недавно Кирмиз детально изучил водный баланс у *Jaculus orientalis*, который также хорошо чувствует себя на сухом корме [182]. (Кирмиз вносит некоторую неточность, используя устаревшее название *Dipus aegypticus*, хотя Эллермен рассматривает его как синоним *J. jaculus*).

Другой пустынный грызун Старого Света, способный существовать на сухом корме, — это африканская песчанка (*Gerbillus gerbillus*), маленький грызун из Египта, весящий около 20—

25 г. Это животное очень хорошо себя чувствует на рационе, состоящем только из перловой крупы, и концентрация его мочи может достигать 3410 мМ/л. Если давать ему дополнительную нагрузку солями, то концентрация электролитов в его моче может доходить до 1600 мМ, что приблизительно в три раза выше, чем в морской воде [73].

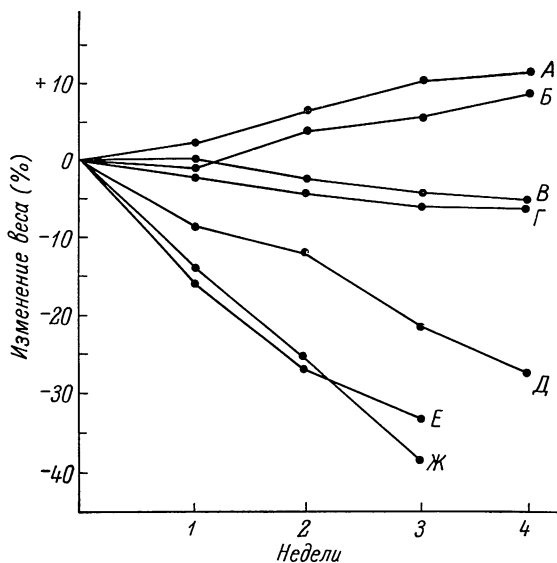


Рис. 37. Изменения веса у семи видов пустынных грызунов из Израиля при содержании их в течение 4 недель при 30° С и 30% относительной влажности. Животных кормили цельным ячменем. А — *Gerbillus gerbillus*, Б — *G. dasyurus*, В — *G. pyramidum*, Г — *Meriones crassus*, Д — *Acomys russatus*, Е — *Jaculus jaculus*, Ж — *A. cahirunus*. *G. gerbillus* был пойман в наиболее пустынной местности. (Школьник, личное сообщение).

Среди других африканских животных заслуживает упоминания род *Meriones*. Грызуны эти относятся к песчанкам, но не имеют общего английского названия. Везят они около 100 г. Это обычной внешности грызуны, передвигающиеся на четырех лапах. Были исследованы два сахарских вида. Французский зоолог Петтер [254] продолжительное время содержал *M. libycus* на сухом корме без потери веса. Петтер изловил также для нас в оазисе Бени Аббес представителя подобного же вида *M. crassus*, который поразил нас мощностью своих почек. Одна проба мочи, собранная у отверстия уретры в микропипетку, чтобы исключить возможность испарения, обладала концентрацией электро-



литов 1793 мэкс./л. По-видимому, подобная исключительная концентрационная способность почки характерна для всех таких пустынных грызунов, способных существовать на сухом корме.

Способность различных грызунов пустыни существовать на «сухом» режиме неодинакова. Школьник обнаружил эти различия, выдерживая представителей семи разных видов на сухом ячмене в течение месяца, при температуре 30° С и относительной влажности воздуха 30%. С его разрешения мы приводим на рис. 37 некоторые из его неопубликованных данных. Когда спустя месяц животным была предложена питьевая вода, выяснилась последовательность, в соответствии с которой животные разделились, причем в числе мало приспособленных к пустынным условиям оказались стоящие в верхней части табл. 27, в то время как низ ее заняли наиболее адаптированные пустынные виды (табл. 27).

Т а б л и ц а 27

Потребление воды разными грызунами из Израиля после лишения их воды в течение месяца, при 30° С и 30% относительной влажности. (Школьник, личное сообщение)

|                                       | Выпитая вода, % к весу тела |
|---------------------------------------|-----------------------------|
| <i>Acomys cahirinus</i> . . . . .     | 11.38                       |
| <i>A. russatus</i> . . . . .          | 9.26                        |
| <i>Jaculus jaculus</i> . . . . .      | 4.30                        |
| <i>Merionus crassus</i> . . . . .     | Не пил                      |
| <i>Gerbillus pyramidium</i> . . . . . | » »                         |
| <i>G. dasyurus</i> . . . . .          | » »                         |
| <i>G. gerbillus</i> . . . . .         | » »                         |

### «ВЛАЖНЫЕ» ГРЫЗУНЫ

Из американских пустынных грызунов древесная крыса зависит от наличия влажного корма более, чем все другие. Как мы видели в предыдущей главе, это животное менее выносливо к дегидратации, чем обычная лабораторная крыса, и целиком зависит от потребления больших количеств сочного растительного корма, по преимуществу кактуса. Другой американский грызун — песчаный суслик также нуждается во влажном корме, но потребляет его относительно меньше и более вынослив к дегидратации. Неизвестно, существуют ли в других пустынях мира грызуны того же физиологического типа, но можно думать, что это так. По крайней мере в зонах, граничащих с пустыней, должно быть немало животных, не способных проникать в наиболее суровые части пустыни, но более выносливых, чем их родственники, населяющие

области с нормальным увлажнением. Можно ожидать, что промежуточные формы будут найдены, но пока невозможно привести конкретные примеры, так как наши знания о многих видах и их физиологии весьма ограничены.

Есть, однако, один североафриканский грызун, о котором стоит упомянуть. Это *Psammomys obesus*, который по-английски называется sand rat<sup>2</sup> [315]. Распространение этой крысы ограничено местами, где есть растения с высоким содержанием воды [253].

В растительных сообществах, где она строит свои гнезда, преобладают солелюбивые растения, подобные мясистым галофитам, которые встречаются по берегам соленых или солоноватых водоемов во всем мире. Такие растения особенно распространены в некоторых пересохших, безводных руслах рек, где почва между паводками сохраняет влажность, но содержит очень много солей. Другие растения в таких местах не растут, но галофиты здесь процветают, так как наличие солей в почве и является предпосылкой к их росту.<sup>3</sup>

Сочные растения, которыми предпочитает кормиться песчаная крыса, содержат так много соли, что на вкус кажутся очень солеными. Несколько анализов, произведенных весной, показали, что содержание соли в этих растениях существенно выше, чем в морской воде (табл. 28). В другое время года анализы не производились, и неизвестно, повышается ли концентрация солей в соке летом. Песчаная крыса поедает большие количества этих растений, содержащих до 80—90% воды; потому животное нуждается в относительно огромных количествах такого корма, чтобы извлечь нужное количество питательных веществ из его водянистой мякоти, и столь же значительные количества соленого сока являются неизбежным приложением к такой пище.

Песчаные крысы превосходно справляются с этой солью. Они выделяют 1 мл или больше мочи в час (животное весит около 100 г). Наивысшая концентрация солей в моче, зарегистрированная нами, равнялась 1920 мэв./л (табл. 26). Это почти в 4 раза выше концентрации морской воды, и мы еще не знаем, является ли это максимальным пределом для животного. В лаборатории при содержании на обычном сухом корме они получали для питья 5%-й раствор хлористого натрия, а в одном опыте два животных пили 8%-й NaCl (1370 мэв./л) в течение 10 дней и 9%-й NaCl (1540 мэв./л) в течение 4 дней, при этом они не теряли вес. У одного из животных концентрация натрия в моче составила 1890 мэв./л, т. е. дошла почти до уровня, зарегистрированного у животного из природы, о чем мы упоминали выше.

---

<sup>2</sup> Дословно — песчаная крыса, — М. З.

<sup>3</sup> Наиболее обычными для растительных сообществ, где мы добывали *Psammomys*, были: *Traganum nudatum*, *Salsola foetida*, *Suaeda mollis*, *S. pruinosa* и *Arthrocnemum* sp. [253].

Второе удивительное свойство песчаной крысы — это ее выносливость к высокому содержанию щавелевой кислоты в корме (табл. 28).

Т а б л и ц а 28

Минеральный состав суккулентных галофитных растений из Вадии Саура в Сахаре

Все эти растения принадлежат к одному семейству *Chenopodiaceae*, куда включается и *Halogeton glomeratus*, представляющий серьезную опасность для овцеводства в США благодаря высокому содержанию щавелевой кислоты. В таблице указано содержание солей в миллиэквивалентах на килограмм свежих растений.

|                                 | Cl  | Na  | K   | Щавелевая кислота |
|---------------------------------|-----|-----|-----|-------------------|
| <i>Arthrocnemum</i> sp. . . . . | 872 | 723 | 38  | Нет               |
| <i>Traganum nudatum</i> . . . . | 61  | 706 | 153 | 421               |
| <i>Suaeda mollis</i> . . . . .  | 344 | 796 | 51  | 555               |
| Морская вода . . . . .          | 548 | 470 | 10  | Нет               |

Два растения, составлявших часть их основного корма, содержали в соке полунормальную щавелевую кислоту, т. е. примерно более чем два процента. Животное, съедая 20 г этих растений, получает  $1/2$  г щавелевой кислоты, по-видимому, без всякого вреда. У человека же 5 г вызовет тяжелое отравление, возможно, с летальным исходом. По способности безнаказанно поедать растения с высоким содержанием щавелевой кислоты она похожа на американскую песчаную крысу, и так же, как и в отношении последней, мы не знаем, связана ли эта способность песчаной крысы с возможностью разрушать щавелевую кислоту с помощью микрофлоры кишечника или с метаболизацией кислоты в организме. Мы не знаем также, одинаковы ли эти механизмы у того и у другого животного.

Сходство между песчаной крысой и древесной крысой ограничивается поглощением больших количеств сочного корма и не распространяется на возможность экскретировать соли; в этом отношении они представляют противоположные крайности среди животных, которых мы рассматривали выше. Неизвестно, имеются ли другие пустынные животные, приспособленные, подобно песчаной крысе, к корму с высоким содержанием солей. Это требует дальнейших исследований. Возможно, что среди грызунов из совершенно иных районов обитания, например из засоленных болот по берегам океанов, могут оказаться формы с такой же высокой адаптацией к высокому потреблению солей. Если бы обнаружилось, что дело обстоит именно так, то песчаную крысу нельзя было бы рассматривать просто как пример адаптации

к условиям пустыни; она занимает экологическую нишу, которую по-видимому, не могут заполнить другие пустынные животные.

Некоторые мелкие американские грызуны представляют специальный интерес в связи с их питанием животной пищей. Таков, например, *Onychomys*, получивший свое название по главному продукту пищевого рациона.<sup>4</sup> Анализы содержимого желудка показали, что их пища на 80% состоит из насекомых и на 90% имеет животное происхождение [19]. В нашей лаборатории мы содержали *O. torridus*, который весил 20—30 г, исключительно на мясном рационе.

Животные сохраняют или прибавляют вес при кормлении сырой свиной печенкой, содержащей 72% воды. Концентрация мочи может быть у них при этом весьма высокой, выше, чем у других плотоядных, например у кошки. Однако, если сырую печень заменить вареной, содержание воды в которой падает до 58%, *Onychomys* не сохраняет водный баланс. Может показаться, что это является выраженной реакцией на умеренное снижение количества воды в корме. Однако это не так. Сырая печень (78% H<sub>2</sub>O) содержит 258 г H<sub>2</sub>O на 100 г сухого вещества, в то время как вареная (58% H<sub>2</sub>O) — всего только 138 г. Таким образом, количество воды после варки снизилось вдвое, если отнести его к единице питательных веществ. (В этих опытах варка как таковая не оказывала отрицательного действия, так как при дополнительной даче воды животные, получавшие вареную печень, чувствовали себя хорошо). Эти данные показывают, что по почечной функции и водному обмену *Onychomys* не отличается от других плотоядных животных.

Физиология мелких млекопитающих Австралии почти не изучена. Их существует две группы: туземные австралийские грызуны (которые включают около одной трети всех австралийских млекопитающих) и ряд мелких сумчатых, которые по размерам и общему внешнему виду напоминают грызунов. Виды, найденные в центральных засушливых областях, чаще всего известны лишь по нескольким единичным музейным экземплярам, и некоторые из них, возможно, вымерли. В Австралию были ввезены лисицы для спортивной охоты и, кроме того, там одичали домашние кошки. Создалась угроза для фауны мелких млекопитающих, и можно ожидать, что количество их будет продолжать снижаться. Одно из них, сумчатая гребнехвостая мышь (*Dasyercus cristicauda*), которая является плотоядной, будет рассмотрена в одной из последующих глав. Поскольку об остальных австралийских мелких млекопитающих фактически ничего неизвестно, об их тепловыносливости, водном обмене, испарении и экскреции можно только строить догадки.

---

<sup>4</sup> Английское grasshopper mouse — саранчовая мышь, — М. З.

## Р Е З Ю М Е

Некоторые грызуны пустынь Старого Света, в особенности тушканчики и песчанки, могут жить на сухом корме без воды. По-видимому, физиологические механизмы, обеспечивающие такую возможность, аналогичны тем, которые установлены на лучше изученных кенгуровых крысах Нового Света (также грызунах). В частности, их почки обладают выдающейся способностью удерживать в организме воду, что находит выражение в весьма высокой концентрации мочи.

Другие грызуны используют корма с высоким содержанием воды. Один из таких грызунов (*Psammomys*) обладает почками с исключительно высокой концентрирующей способностью; они могут выделять мочу почти в четыре раза более концентрированную, чем морская вода. Их обычная пища очень сочная, состоит из солелюбивых растений, с высоким содержанием солей в соке. Другой пример животного, использующего корма с высоким содержанием воды, — это саранчовая мышь (*Oryzomys*), которая существует почти исключительно на животных кормах. Ее водный обмен таков же, как и у других питающихся животной пищей пустынных животных.

Мало данных имеется об австралийских грызунах и похожих на них сумчатых, обитающих в засушливых центральных районах страны.

## ЭСТИВАЦИЯ — ЛЕТНЯЯ СПЯЧКА У НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

### Что такое эстивация?

Слово «эстивация» означает сон, спячку в течение лета, наподобие того как «гибернация» — это зимняя спячка. Термин этот не очень уточнен, и им пользуются довольно произвольно во всех случаях, когда любые животные проводят наиболее жаркую часть года в глубоком покое или в оцепенении. Он применяется к насекомым и семенам растений, к легочным рыбам и млекопитающим, улиткам и жукам. Мы же в этой главе займемся пустынными млекопитающими, которые проводят некоторую часть жаркого сезона в неактивном, летаргическом состоянии.

Имеется много данных об эстивации у млекопитающих пустыни, в частности у песчаных сусликов. Особенно часто цитируются работы Вориса, который говорит, что круглохвостый суслик (*Citellus tereticaudus*), как и другие виды того же рода, обладает любопытной способностью проводить конец лета и начало осени в эстивации [347]. Животные исчезают в конце августа или в начале сентября, полностью скрываясь на весь жаркий, сухой осенний период. За большим колумбийским сусликом (*C. columbianus*) наблюдали в течение ряда лет, но его никогда не видели с конца июля до первых дней марта [312]. Когда приходит зима, эстивация переходит в гибернацию, и общая продолжительность периода неактивности превышает 200 дней. Сообщения о биологии других песчаных сусликов также часто содержат данные о периодах неактивности и эстивации. Например, иранский *C. fulvus* полностью прекращает активное существование начиная с 5—15 июня. Эстивация наступает внезапно, совпадая с началом быстрого высыхания растений, которые еще до начала июля полностью сжигаются солнцем [226]. В русской литературе имеется много сообщений о грызунах, начинающих эстивацию в засушливых районах юго-востока СССР ранним летом. Многие из этих сообщений упоминаются Калабуховым в обзоре по сравнительной экологии гибернирующих и эстивирующих млекопитающих [171].

Ряд работ по эстивации освещает ее как состояние неактивности, но почти не получено данных, которые могли бы помочь понима-

нию механизма этого феномена и его физиологии. Еще в прошлом столетии было известно, что у гибернирующего животного, подвергнутого воздействию низкой температуры, ниже, скажем,  $10^{\circ}\text{C}$ , температура тела снижается с исходного уровня около  $38^{\circ}\text{C}$  почти до температуры внешней среды. Такое снижение температуры влечет за собой и соответствующее снижение обмена и других физиологических процессов, таких как дыхание, сердцебиение и проч. Уровень обмена при зимней спячке обычно составляет около 2—5% от нормального, и сильное уменьшение затрат энергии позволяет гибернирующему животному существовать всю длинную зиму за счет резервов организма.

Одна из трудностей в понимании эстивации состоит в том, что неактивность этого типа возникает в самые теплые периоды и, следовательно, не может сопровождаться охлаждением организма, как при гибернации. Какой же фактор вызывает эстивацию — температура или недостаток воды? Какие физиологические механизмы контролируют эстивацию? Происходит ли у эстивирующего животного снижение уровня обмена, в результате чего резервов энергии ему могло бы хватить на более долгий срок? Какова температура тела у эстивирующих животных?

Температура тела при эстивации. До 1955 г. не делалось и попыток экспериментального изучения эстивации. В этом году в исчерпывающем обзоре литературы по гибернации было констатировано, что температура тела у эстивирующих животных никогда не измерялась [202]. Однако в том же году Петтер, который в Париже содержал ряд пустынных грызунов, обнаружил, что песчанка (*Gerbillus gerbillus*) становится неактивной в августе и сентябре [255]. Ректальная температура у трех животных, бывших под наблюдением, снизилась с обычных  $36^{\circ}\text{C}$  (или около того) до  $25^{\circ}$ , а на следующей неделе — до 21.5, 21.5 и  $22^{\circ}$ . Я уверен, что это были первые измерения температуры у эстивирующего животного. Эти измерения показали, что эстивация может наступить при внешних температурах, чрезмерно высоких для развития зимней спячки, — для этого требуется температура значительно более низкая.

Первое подробное исследование о физиологии эстивации было выполнено в лаборатории Бертоломью [29]. В качестве объекта изучения была избрана маленькая карманчиковая мышь (*Perognathus longimembris*), которая является самым мелким представителем североамериканских грызунов (вес — 6.5—10 г) и принадлежит к тому же семейству, что и кенгуровые крысы (*Heteromyidae*), животные, наиболее преуспевающие в североамериканских пустынях. Обычно ректальная температура у них от  $35$  до  $38^{\circ}\text{C}$ , в среднем — около  $37^{\circ}$ . Если животные содержатся 2—3 недели при температурах между 2 и  $9^{\circ}\text{C}$ , при постоянном доступе к пище, они сохраняют вес и активность и пребывают в хорошем состоянии. Но, если отнять пищу, они впадают в спячку,

гибернацию. Если даже внешняя температура снижается и более умеренно, лишение пищи может привести их в оцепенение.

Интересно, что и при доступности пищи у отдельных экземпляров этих маленьких карманчиковых мышей происходит снижение температуры тела при температуре окружающей среды порядка 20—25°C. Животные, пришедшие в состояние гибернации при низкой температуре, не отличались от тех, которые впали в оцепенение при 25° и дальше были подвергнуты охлаждению. Бертоломью и Кэд предполагали, что нет реального физиологического различия между гибернацией и эстивацией [29, 337]. Они установили, что существует непрерывный ряд внешних температур от 2 до 25°C, где нет точного размежевания между обоими состояниями. Однако обычно мы используем первый термин для низких температур и второй — для температур более высоких. Точнее было бы сказать, что животные находятся в состоянии оцепенения, вызванного гипотермией, и что это состояние у эстивирующих животных наблюдается при более высоких температурах тела (примерно до 25°C), чем у гибернирующих (примерно до 10—15°C).

Позднее Бертоломью включил в свои исследования в качестве объектов мохавского суслика (*Citellus mohavensis* [35]) и кенгуровую мышь (*Microdipodops pallidus* [37]). Первый, подобно другим американским песчаным сусликам, является дневным грызуном и подвержен продолжительному периоду эстивации и гибернации. Ареал его целиком совпадает с ареалом американского белохвостого суслика (*Citellus leucurus*), но у последнего вида нет ни эстивации, ни гибернации, и он сохраняет наземную активность в течение круглого года. Мохавский суслик, за исключением весны и начала лета, остается под землей, надо полагать, в спячке, У этого животного определяли и обмен, который снижался от нормального уровня, равного приблизительно 0.8 мл O<sub>2</sub> на 1 г веса в час, до 0.1—0.2 мл O<sub>2</sub> соответственно, когда животные находились в эстивации при температуре 23—26°C (рис. 38). Животное впадает в оцепенение быстро, и температура его тела уравнивается с внешней температурой (в пределах менее 1°). Животные могут спать при температуре тела 27°, но они не испытывают ущерба, если она повышается и до 32°. Спячку легко отличить от обычного нормального сна по характеру дыхания, потому что при спячке в течение длительных периодов нельзя заметить дыхательных движений, обычных для нормально спящих животных. Оцепенелое животное при температуре тела 25° отвечает на прикосновение писком и легко пробуждается. Ниже 21° голосовая ответная реакция на внешние раздражения отсутствует, но наблюдаются хорошо координированные двигательные ответы. При температуре тела ниже 15° животные уже не способны принять правильное положение, если их положить на спину, но даже при температуре 10° они отвечают на прикос-



новение отстранением. По-видимому, по мере понижения температуры происходит постепенное уменьшение реактивности. Если при относительно высоких температурах животное проявляет

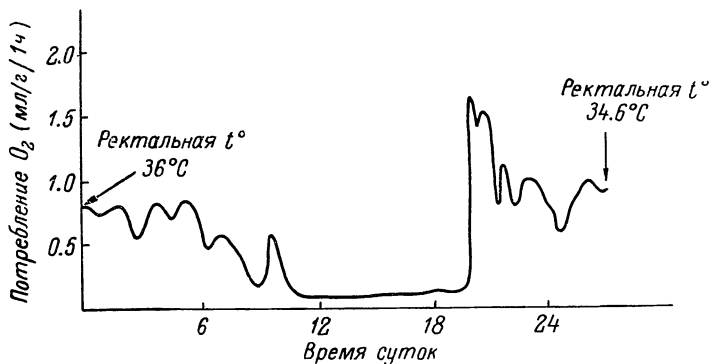


Рис. 38. Потребление кислорода при нормальной активности, в течение короткого периода «эстивации», а также во время и после спонтанного пробуждения у взрослого мохавского суслика, весящего 306 г. Внешняя температура — между 23 и 26° С. Из: Бертоломью и Хадсон [35].

лишь признаки легкой торпидности, то при низких температурах наблюдается глубокая гибернация. Но трудно определить точно, когда одно состояние переходит в другое.

### Преимущества эстивации

Всегда полагали, что гибернация — это способ переживания наиболее неблагоприятного времени года. В зимние холода на поддержание высокой температуры тела нужно больше энергии, и в то же время источник ее — пища труднодоступна или даже совсем отсутствует. Эта дилемма разрешается у зимне-спящих тем, что в состоянии гибернации снижается уровень обмена вследствие снижения температуры тела на тот период, на который может хватить энергетических резервов организма. Таким образом гибернирующее животное может пережить неблагоприятное время.

Эстивирующие грызуны пустыни пользуются тем же преимуществом. Они могут избежать наиболее тяжелой части года и, уменьшая обмен до низкого уровня, растянуть свои умеренные энергетические резервы на долгое время. Кроме того, снижение потребления кислорода ведет и к уменьшению расхода воды.

Преимущества уменьшения расхода энергии очевидны, но вопрос об экономии воды следует обсудить более подробно. В дополнение к снижению расхода воды в связи со снижением уровня всех физиологических процессов, дыхания, образования мочевины, мочеот-

деления и проч., эстивирующие животные извлекают еще и специфическое преимущество из того, что температура их тела равна температуре окружающей среды, а не превышает ее. Это то же самое преимущество, которым обладают все холоднокровные, пойкилотермные животные по сравнению с теплокровными, гомойотермными; этот вопрос заслуживает специального внимания.

Проще всего рассмотреть подобную ситуацию на примере животного в норе, где воздух насыщен влагой, т. е. его относительная влажность равна 100%. Когда теплокровное животное дышит, воздух нагревается и насыщается водяными парами при более высокой температуре. Некоторое количество влаги, таким образом, прибавляется к вдыхаемому воздуху, причем количество ее зависит от разности температур вдыхаемого и выдыхаемого воздуха. Чем ниже температура в норе, тем меньше воды имеется во вдыхаемом воздухе (даже если он насыщен на 100%) и тем больше добавляет воды животное во выдыхаемый воздух. Таким образом, мы приходим к кажущейся парадоксальной ситуации, когда в холодной норе со 100%-м насыщением воздуха животное теряет больше воды, чем в более теплой норе, при такой же высокой относительной влажности.

Холоднокровные животные находятся в совершенно иной ситуации. Температура их тела близка к температуре среды, и воздух, вдыхаемый в легкие, не подвергается сколько-нибудь заметному нагреванию. Если вдыхаемый воздух насыщен, то в легких к нему не прибавляется дополнительной воды. Это будет правильно для всех насыщенных атмосфер, будь то при температуре 30, 20 или 10°C. По существу, эстивирующие животные являются «холоднокровными», температура их тела меньше чем на 1° выше окружающей среды, и во влажной атмосфере испарение в легких минимально и при идеальных условиях будет приближаться к нулю. Многие пустынные животные в жаркое время года затыкают свои норы, и это несомненно способствует поддержанию высокой влажности воздуха внутри. Наши собственные наблюдения показали, что в Аризоне в самое жаркое время в замкнутом воздушном пространстве на глубине 30 см относительная влажность достигает 100%, несмотря на кажущуюся полную сухость почвы. В открытой норе влажность меньше, но все же существенно выше, чем относительная влажность наружного воздуха [294].

В атмосфере с относительной влажностью менее чем 100% испарение повысится как у эстивирующего, так и у активного, «теплого», животного. Ситуация у теплокровного животного становится весьма сложной, так как и температура, и влажность вдыхаемого воздуха влияют на температуру выдыхаемого воздуха. Единственно рациональный подход к этой проблеме заключается в экспериментальном определении величины испарения при различных влажностях, как это было начато Чью [81]. У эстивирующего животного испарение будет весьма умеренным, так как даже

полное насыщение выдыхаемого воздуха не требует столько воды, сколько ее нужно при более высокой температуре. Кривая зависимости содержания воды в насыщенном воздухе от температуры имеет нарастающую по крутизне инфлексию с повышением температуры. Но температура у эстивирующего животного держится ниже той зоны, где изгиб этой кривой достигает величины, которая определяет равновесие между объемом испарения и доступной водой у бодрствующих животных. По-видимому, этот частный фактор является для пустынных млекопитающих наиболее значимым среди других преимуществ, обеспечиваемых эстивацией. Растяжение длительности расходования энергетических ресурсов, конечно, важно, но, вероятно, не является основным, так как некоторое количество пищи можно найти или запасти в норе.

Уменьшение скорости обмена воды в связи со снижением уровня обмена попросту продлевает время, когда возможна нормальная физиологическая активность животного. Если оно при данных обстоятельствах не может сохранить водное равновесие, то такое продление отодвигает момент, когда наступает критическая потеря воды. Снижение величины испарения, которое возникает вследствие выравнивания температуры тела животного по отношению к температуре внешней среды,— радикальное средство избежать высокого расхода воды на испарение в легких, что является неизбежным следствием теплокровности.

### Р Е З Ю М Е

Некоторые пустынные грызуны, особенно американские песчаные суслики, становятся неактивными летом или в начале осени. Они впадают в состояние летаргии, или оцепенения, так называемую эстивацию, напоминающую гибернацию; но в то время как гибернация наблюдается при температуре ниже  $10^{\circ}\text{C}$ , эстивация возникает при температурах порядка  $25^{\circ}$ .

У эстивирующих животных температура тела отличается от окружающей температуры менее чем на  $1^{\circ}$ , уровень обмена снижается, частота дыхания также становится меньше и происходит общее падение уровня многих физиологических процессов, наподобие того, какое можно видеть при гибернации.

Эстивация обуславливает два главных преимущества: снижение обмена ведет к продлению периода, в течение которого животное может существовать за счет резервов энергии: достигается значительная экономия в расходовании воды. Уменьшение легочной вентиляции понижает легочное испарение воды и, что еще важнее, понижение температуры тела означает, что для насыщения выдыхаемого воздуха требуется меньше воды.

Эстивирующие животные становятся по сути дела «холоднокровными», температура тела которых приближается к температуре окружающей среды. Во влажной атмосфере легочное испарение становится очень низким и, если относительная влажность внешнего воздуха приближается к 100%, величина испарения у животного приближается к нулю.

В сухом воздухе испарение повысится как у «теплого», так и у эстивирующего животного. Но у эстивирующего испарение будет ниже и при этих условиях, потому что выдыхаемый воздух не нагревается до такой высокой температуры, как у бодрствующего животного.

Итак, состояние эстивации обуславливает глубокий сдвиг водного баланса млекопитающих в благоприятном направлении,

## СУМЧАТЫЕ

Большая часть туземной фауны млекопитающих Австралии принадлежит к сумчатым. Они распространены от тропического побережья на севере до умеренного климата юга, и многие из них обычны для необозримых полузасушливых пространств центра материка. Мы можем ожидать, что эти формы окажутся хорошо приспособленными к жаре и дефициту воды. К сожалению, нам очень мало известно о физиологии туземной австралийской фауны, и исследователь, наделенный воображением, сможет найти здесь множество поразительных животных, среди которых он сумеет выбрать объекты, которые вознаградят его за потраченные на их изучение усилия. В течение последних лет австралийские биологи уже приступили к реализации исследований туземной фауны, но, несмотря на некоторые замечательные работы в различных областях физиологии сумчатых, исследователям здесь еще представляются богатые возможности для дальнейших поисков.

Австралийские сумчатые включают много резко различных типов, начиная от взбирающейся на деревья туземной кошки и кончая слепым, живущим в норах сумчатым кротом, от травоядных до плотоядных хищников, от маленькой 10-граммовой сумчатой мыши до огромного серого кенгуру, вес которого может достигать 100 кг [336]. И было бы удивительно, если бы подобная вариабельность форм, почти равная таковой у плацентарных млекопитающих, не находила своего отражения и в физиологических различиях.

Часто считают, что сумчатые стоят на более примитивном эволюционном уровне, чем плацентарные млекопитающие. Эта концепция, которая зиждется на данных сравнительной анатомии, привела к ошибочному впечатлению, что примитивными должны быть и их функциональные характеристики. На деле же сумчатые после самостоятельной эволюции, история которой насчитывает, возможно, 100 млн лет, пришли к тому же функциональному уровню, что и плацентарные, обнаруживая во многом поражающее сходство.



#### КРАСНЫЙ КЕНГУРУ (*MACROPUS RUFUS*)

Большие кенгуру, передвигаются с большой скоростью по полусухим равнинам Австралии. В поисках воды они могут преодолевать значительные расстояния, но остается неизвестным, в какой степени они зависят от наличия питьевой воды. Фото австралийского информационного бюро.

### ТЕПЛОРЕГУЛЯЦИЯ

В конце последнего столетия производились случайные измерения температуры тела у туземных австралийских млекопитающих, включая яйцекладущих однопроходных: ехидну и утконоса. Было обнаружено, что у монотремат, которые в общем рассматривались как глубоко примитивные млекопитающие, температура тела много ниже той, которая считается нормой для млекопитающих, в то время как сумчатые имеют температуру лишь умеренно меньшую, чем плацентарные. В соответствии с основным направлением мысли того времени монотрематы были причислены почти к «холоднокровным», в то время как сумчатые были отнесены к промежуточным между однопроходными и «теплокровными» плацентарными животными [327, 328].

Наиболее известным и наиболее часто цитируемым представителем этой точки зрения является С. Дж. Мартин, впоследствии профессор патологии лондонского университета. Он исследовал уровень обмена и выносливость к высоким температурам у двух вышеупомянутых монотремат, трех видов сумчатых и у двух пла-

центарных — кошки и кролика [218—221]. В этих исследованиях наблюдения проводились в зонах температур почти от нулевой вплоть до 40°C, причем весь ряд температур обследовался в течение одного дня. Следовательно, совершенно невозможно использовать этот материал для оценки выносливости данных животных к той или иной температуре или их способности регулировать температуру своего тела в определенных внешних условиях. Животные помещались в маленькие камеры с обогреванием на водяной бане, и условия для испарения могли быть крайне неблагоприятны. Исследования обмена занимали очень короткие периоды, совершенно недостаточные для выравнивания температур. Еще более серьезно то, что уровень обмена определялся по количеству выделяемой углекислоты, в то время как наличие большого количества преформированной углекислоты в теле делает этот метод мало надежным. Эти данные мало пригодны и для заключения о выносливости к перегреванию или способности регулировать температуру тела. К сожалению, их слишком часто цитируют для доказательства «примитивности» механизма терморегуляции у сумчатых.

На самом же деле многие сумчатые имеют превосходную терморегуляцию и для группы в целом характерно использование тех же механизмов испарения, какие найдены и у плацентарных: потение, полипноэ, слюноотделение.

### Куокка

Куокка (*Setonix brachyurus*) — это сумчатое средних размеров, весом 3—4 кг, во многом напоминающее кролика. Его задние ноги относительно короткие и его передвижение — это, скорее, бег, а не прыжки, как у кенгуру. Распространен он в прибрежных областях юго-западной Австралии, где лето жаркое и сухое. В настоящее время он встречается в большом количестве только на некоторых прибрежных островах. Наиболее известен остров Роттнест,<sup>1</sup> — так этот остров называли побывавшие здесь голландские моряки, на которых произвело впечатление огромное количество животных, напоминающих гигантских крыс.

На Роттнесте наибольшее количество дождей выпадает прохладной зимой, с апреля по октябрь. Во время засушливого лета температура часто превышает 38°C. Исследования Бертоломью [28] способности куокки переносить различные внешние температуры представляют значительный интерес. Было обнаружено, что температура тела куокки исключительно постоянна. Средняя ректальная температура у животных в покое днем оказалась равной 37°C, с колебаниями от минимума до максимума меньше чем один градус. Ночью, когда животные активны и подвижны, температура у особей, спокойно кормящихся, была примерно на 0.5°

<sup>1</sup> Rottnest — по-голландски крысиное гнездо, — М. З.

выше. Животные, собравшиеся у водоемов и, по-видимому, прошедшие некоторое расстояние, имели среднюю температуру  $38^{\circ}$ . Самая низкая температура в полевых условиях равнялась  $36.7^{\circ}$  у животного в покое и наивысшая —  $38.3$  у активного, т. е. разность составила всего только  $1.6^{\circ}\text{C}$ . Для диких, только что пойманных животных это очень узкий предел колебаний. Температура  $39^{\circ}$  наблюдалась только у очень возбужденных при поимке куокк. Эти измерения, проведенные на 63 особях, конечно, не дают каких-либо оснований предполагать нестабильность тем-

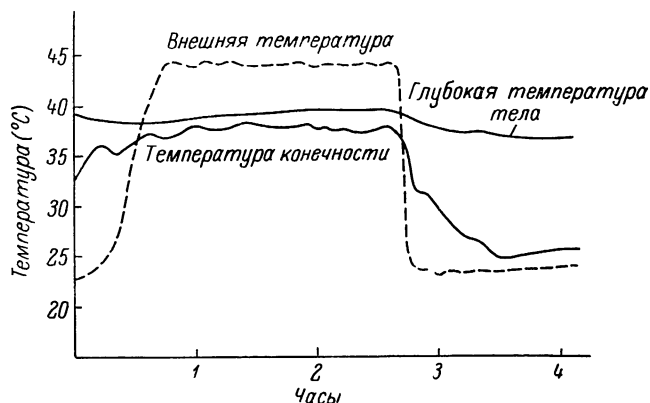


Рис. 39. Температура тела куокки остается почти постоянной,  $38-39^{\circ}\text{C}$ , когда внешняя температура достигает  $44^{\circ}$ . Это доказывает наличие у куокки хорошей способности регулировать температуру. Из: Бертоломью [28].

пературы их тела, и, как мы скоро увидим, куокка действительно прекрасно регулирует свою температуру.

Когда куокки подвергались воздействию температур от  $3$  до  $44^{\circ}\text{C}$  в лаборатории, было обнаружено, что они очень хорошо поддерживают температуру тела, как при низких, так и при высоких внешних температурах. В дальнейшем мы ограничим наше обсуждение лишь данными, полученными при воздействии на животных высоких температур.

В одном из опытов, результаты которого показаны на рис. 39, начальная температура у животного слегка поднялась, что было приписано возбуждению при введении термомпары. Однако далее в течение 2 часов, пока температура воздуха держалась на уровне  $44^{\circ}\text{C}$ , ректальная температура оставалась фактически стабильной, на  $5^{\circ}$  ниже внешней. В юго-западной Австралии летом температуры  $38^{\circ}$  являются обычными, но уровня  $44^{\circ}$  в прибрежной зоне они практически никогда не достигают. Так как куокка легко может сопротивляться таким температурам в лабораторных условиях, это не составит для него трудности и в местах естествен-

ного обитания, если вода животным доступна. В природных условиях, как и в неволе, куокка пьет регулярно и помногу, если вода имеется. На Роттнесте, где куокки изучались, питьевая вода в летнее время становится проблемой. Возможность использования животными солоноватой или морской воды мы рассмотрим ниже.

При воздействии высоких температур у куокки начинается обильная секреция слюны, которую животное путем облизывания распространяет, пропитывая ею мех спереди, на задних ногах, частью на хвосте и иногда и на животе [28]. Животные покрывают себя слюной не спеша, методически, и слюна, по мере того как она выделяется, капает на ноги, попадая и на пол клетки. Поверхностная температура на ногах и хвосте при измерении термомпарами, прикрепленными липкой тесьмой, остается ниже, чем температура в глубине тела (ректальная). Таким образом, увлажнение должно вызывать существенное охлаждение, обуславливающее создание высокого температурного градиента между глубокими частями тела и его поверхностью. Видимо, этот градиент, который равен примерно 2°C, должен быть достаточным для того, чтобы элиминировать метоболическое тепло и сохранять постоянную температуру тела, если вся кожная поверхность вовлекается в процесс теплоотдачи. Однако куокка облизывает только ноги, хвост и лишь иногда живот. После опытов Бертоломью осталась неясной возможная роль потоотделения. Бентли предполагал, что промачивание ног и хвоста обеспечивается отделением пота и только усиливается в результате пропитывания слюной [46]. Гистологическое исследование обнаружило потовые железы именно в этих областях кожи, но не в других ее частях.<sup>2</sup> Конечно, наличие потовых желез само по себе еще ничего не говорит об их функциональном значении. Например, у собак потовые железы были найдены на всей поверхности кожи; однако роль их в терморегуляции, по-видимому, незначительна. Данные об их существенном значении (у куокки) были получены в опытах, где животным надевались ошейники из пластмассы, препятствующие облизыванию каких-либо частей тела. Такие животные оказывались способными поддерживать температуру тела на более низком уровне, чем внешняя, так же хорошо, как и животные без ошейников [49].

Есть еще один важный факт, свидетельствующий о том, что кожа куокки играет важную роль в теплоотдаче, независимую от пропитывания меха слюной. Еще голые молодые куокки, извлеченные из материнской сумки, могут сохранять внутреннюю температуру тела на 4°C ниже, чем внешняя, в течение часа и дольше, когда их подвергают воздействию воздуха с температурой 44°C. Это не связано с реакцией облизывания, которая возникает позднее, а обусловлено, по-видимому, испарением с влажной обнаженной кожи [28].

<sup>2</sup> Апокринные железы, связанные с волосяными влагалищами, обнаружены по всей поверхности тела куокки [133а].



Данные наблюдения оставляют значительную неуверенность в эффективности саливации и облизывания. Реакция облизывания наблюдается и у других сумчатых, например валлаби (*Petrogale penicillata*) и горного уоллору (*Macropus robustus*) [280], и создается впечатление, что она вообще типична для сумчатых. Кажется, что эта реакция не является особо экономичной как средство теплорегуляции. Ранее, когда мы рассматривали потоотделение у верблюда, было показано, какое важное значение для экономии воды имеет то, что пот испаряется у него с поверхности кожи, а не с поверхности меха. Кажется, что нанесение слюны на поверхность меха, даже если она пропитывает всю его толщу вплоть до кожи, будет приводить к невыгодному положению. Другой, чисто биологический недостаток механизма облизывания заключается в том, что он может функционировать только в покое; животное на бегу, во время преследования хищником, вынуждено использовать для испарения иные средства. В этой связи интересно, что по крайней мере у некоторых сумчатых, например у кистехвостого опоссума (*Trichosurus vulpecula*), потовые железы имеются по всей поверхности тела [144].

Возможная роль полипноэ в теплорегуляции у куокки не выяснена. Как Бертоломью, так и Бенгли обнаружили, что частота дыхания у животного возрастает до 200 в минуту, если куокка подвергается тепловому воздействию. Какое значение это может иметь для теплорегуляции, неизвестно. Было бы очень важно количественно определить раздельное испарение воды с дыхательного тракта, с кожи, когда возможность облизывания предупреждена, а также в результате саливации. В настоящее время значение механизма облизывания не может быть уточнено. Не вызывает, однако, сомнения, что способность контролировать температуру тела у куокки столь же велика, если не выше, чем у большинства плацентарных млекопитающих того же размера.

### Другие сумчатые

Наши знания о теплорегуляции у других австралийских сумчатых крайне ограничены, хотя некоторые сведения о реакции на высокую внешнюю температуру имеются относительно примерно двух дюжин различных видов [280, 281]. В последней из этих работ двадцать пять видов австралийских сумчатых и четыре вида туземных австралийских грызунов были подвергнуты воздействию температуры 40°C в течение 6 часов. Сумчатые принадлежали к четырем семействам, при различиях в весе от 11 г до 30 кг, а грызуны весили от 38 до 700 г.

Одна из наиболее интересных находок состояла в том, что девятнадцать сумчатых оказались способны выдержать тепловую нагрузку в течение всего срока экспозиции, и лишь шесть видов пришлось удалить из жаркого помещения до срока. Что же касается

грызунов, то лишь один смог выдержать экспозицию в течение всех шести часов. К сожалению, в этом эксперименте питьевая вода была доступна животным в течение всего опыта и многие из них пользовались ею для смачивания меха, погружая в поилки части своего тела. Следовательно, возможно, что тепловыносливость отдельных животных может быть лишь кажущейся и в условиях этих опытов не вскрыты истинные физиологические возможности теплорегуляции.

Два животных поддерживали температуру тела между 37 и 38°C при воздействии внешней температуры 40° (рис. 40). Это были тасманский дьявол (*Sarcophilus harrisi*), весящий 6.7 кг, и красный кенгуру (*Megaleia rufa* = *Macropus rufus*), который весил 30 кг. Большой серый кенгуру (*Macropus major*), который имеет примерно те же размеры, что и красный кенгуру, реагирует примерно так же, удерживая температуру тела чуть выше 38°C. У тасманского дьявола единственная заметная реакция на температуру 40° выражалась в повышенном потреблении воды. В течение всего времени экспозиции он не обнаруживал никаких нарушений, частота дыхания не менялась и он не пытался смачивать мех слюной. Так как животное было способно поддерживать нормальную температуру тела, это можно было объяснить только наличием достаточно эффективного механизма потоотделения. Таким образом, в данном случае мы имеем сумчатое животное, способное обеспечить теплорегуляцию исключительно путем потоотделения.

Многие сумчатые повышают при тепловом стрессе уровень дыхания и дышат с открытым ртом, причем дыхание это напоминает терморегулярное полипноэ — пантинг. Если мы произвольно отберем тех животных, у которых при воздействии тепла частота дыхания увеличивается более чем вдвое по сравнению с исходным, мы найдем такие изменения у восьми из двадцати пяти обследованных в этом отношении сумчатых, в то время как из четырех истинных грызунов ни у одного не наблюдалось подобной реакции. Среди тех, у которых наблюдалось полипноэ, мы находим два наиболее крупных вида: красного и серого кенгуру. Они оказались среди наиболее совершенно регулирующих температуру тела, тогда как другие животные, у которых также наблюдалось полипноэ, имеют меньшую выносливость к высоким температурам. В настоящее время мы располагаем только ориентировочными данными, что полипноэ может быть важнейшим средством для рассеивания тепла у некоторых сумчатых, и здесь крайне необходимы дальнейшие исследования.

Ни одно из мелких мышевидных сумчатых не обладает хорошей выносливостью к высоким температурам (рис. 40). Это находится в соответствии с общим правилом, что мелкие животные должны избегать перегревания, вместо того чтобы бороться с ним путем испарения воды,

Жирнохвостые сумчатые. Локализованное отложение жира в горбу у верблюда и индийского скота и в хвосте у жирнохвостых овец может быть объяснено преимуществом, которое имеет это для рассеивания тепла (стр. 62). Такую трактовку трудно, однако, применить к мелким животным, которые решают проблему тепла иными средствами. Существуют, однако,

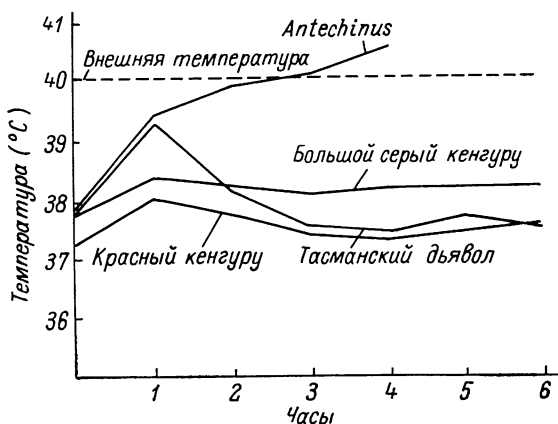


Рис. 40. Некоторые сумчатые, например тасманский дьявол, красный кенгуру и большой серый кенгуру, способны поддерживать температуру тела ниже окружающей, когда последняя достигает 40° С. Другие, например маленькая насекомоядная сумчатая мышь (*Antechinus*), обнаруживают малую способность сопротивляться теплу. Из: Робинсон и Моррисон [281].

характерные жирнохвостые пустынные грызуны, такие как африканские *Pachyuromys* и *Steatomys* [170]; и особо примечательно, что и некоторые мелкие сумчатые, обитающие в засушливых внутренних областях Австралии, также имеют жирные хвосты. Эта группа включает жирнохвостую сумчатую мышь (*Antechinus maculatus*) и жирнохвостого сминтопсиса (*Sminthopsis crassicaudata*). Стоит отметить, что некоторые пустынные ящерицы также имеют жирный хвост, как например *Uromastix* Старого Света или американский ядозуб (*Heloderma*). Необъясненная пока корреляция между локализованным распределением жира и обитанием в пустыне не обязательно должна означать наличие причинной связи между тем и другим. Пока остается неясной фундаментальная связь, осторожнее рассматривать данный феномен с любопытством, а к объяснениям относиться недоверчиво.

## ПОТРЕБНОСТИ В ВОДЕ

Сведения о потребности в воде у сумчатых имеют исключительно отрывочный характер. Один из интереснейших аспектов этой проблемы выявился на острове Ротгнест, где годовое количество осадков равно приблизительно 750 мм, причем из них 700 мм выпадает зимой, между концом марта и началом ноября. В течение сухого лета (с ноября по март) температура может подниматься до 38°C, хотя ее средний дневной максимум ниже 30°. Остров состоит из двух частей, связанных узким перешейком, причем каждая из этих частей заселена особой популяцией куокки. Меньшая часть острова вообще не имеет пресной воды, тогда как на большей, кроме соленых озер, имеется несколько родников пресной воды, которыми куокки пользуются как водопоями [153].

Популяция куокки на малой, безводной части острова должна обходиться водой, содержащейся в зеленых растениях, хотя в летнее жаркое время ее количество низко, или же пить морскую воду. Когда куокки в лаборатории получали прогрессивно возрастающие количества соли в питьевой воде, их можно было «убедить» пить растворы, от которых они в норме отказываются. Многие животные могли сохранять водный баланс на 2.5%-м растворе поваренной соли, оставаясь в хорошем состоянии. Эти животные поглощали большие количества жидкости, некоторые выпивали до 500 мл в день. Так как они весят 3—4 кг, это значит, что количество выпитой жидкости составляло около 15% веса их тела, а обмен натрия доходил до 10—15 г в день. Когда концентрация повышалась до 3% NaCl, потребление раствора снижалось с 500 до 350—400 мл в день. Если же животным предлагали морскую воду, они только пробовали ее, но лишь одно из них выпило несколько более значительное количество. Это животное выпивало за сутки 30 мл, и концентрация электролитов в его моче равнялась 679 мэкв./л, что значительно выше, чем в морской воде, но приход воды при этом недостаточен для сохранения водного баланса на продолжительное время [46].

Так как морскую воду пило только одно животное и только отдельные пили 3%-й раствор соли, а концентрация мочи у них при этом была очень высокой, Бентли [46] пришел к заключению, что в естественных условиях куокки не пьют морскую воду и им достаточно воды, содержащейся в растениях. Однако это заключение не вполне убедительно. На сухом лабораторном корме морская вода, действительно, не подходит для куокки, но если в растениях содержится некоторое количество воды, дело может обстоять и иначе. При обсуждении опытов Вольфа на кошках (стр. 146) было отмечено, что морская вода в комбинации с водой корма позволяет животному сохранять водный баланс, тогда как при раздельном использовании обоих этих источников воды концен-

трация экскретируемых продуктов становится выше возможностей животного.

Наивысшая концентрация мочи у куокки составила 2188 мосм./л, причем это животное было дегидратировано в течение двух дней и потом получило водную нагрузку морской водой. Наивысшая концентрация в пробе мочи животного из природы, полученной в полевых условиях, равнялась 1931 мосм./л. Мы можем, таким образом, предположить, что предел концентрирующей способности у куокки находится около 2000 мосм./л, что примерно в 5 раз превышает концентрацию плазмы. Отношение  $u/p$  порядка 5 не является необычным среди млекопитающих. Это далеко, например, от кенгуровой крысы, где  $u/p$  может легко повыситься до 12 или 15, и кенгуровая крыса безнаказанно пьет морскую воду.

**Г о р н ы й к е н г у р у.** Юро, или горный кенгуру (*Macropus robustus*), это крупный кенгуру, которого изучали в засушливых травянистых краях Западной Австралии. Так как он считается серьезной угрозой для овечьих пастбищ, принимаются серьезные меры для того, чтобы уменьшить его количество в интересах овцеводства. Огораживание пастбищ не может помочь, так как горные кенгуру легко перепрыгивают через изгороди, и для борьбы с животными применялись другие способы. Они пользуются теми же водопоями, что и домашние животные, и потому пытались отравлять воду, которую пьют кенгуру. Вероятно, пастбища восстанавливались бы быстрее, если бы отравлялись овцы, а кенгуру и растительность предоставляли бы самим себе.

Успешность отравления зависит от применяемой дозы яда. Для того чтобы определить приблизительное количество яда, которое нужно прибавить к воде, нужно было выяснить, как часто и как много пьют горные кенгуру. Потребление воды у кенгуру, питающихся травой в декабре, когда средние максимумы температур составляли 42°С, было равно 1.7% от веса тела в день. Хотя эти определения произведены на диких животных, они совершенно точны. Целиком измерялось суммарное потребление воды всей группой животных, а потом все они отлавливались и взвешивались. Если животное содержалось не на пастбище, а взаперти со скудной тенью и получало только сухой корм, потребление воды составляло 5% от веса тела (Или, личное сообщение). Дикие животные укрываются в дневное время в расщелинах скалистых обнажений, где животные в какой-то мере защищены от жары. И это вместе с высоким содержанием воды в их корме позволяет им значительно ограничивать потребление воды.

Горные кенгуру — неуловимые животные, которые приходят к водопоям только во время жаркого периода, предшествующего летним дождям. Пьют они нечасто и в разгаре лета не приходят ежедневно к водопоям, даже когда те хорошо доступны. В этой связи интересно то, что массовые отравления водоемов не ведут

к гибели всей популяции этих животных в данном районе, возможно, потому, что некоторые особи не пьют совсем. Наблюдения за частотой посещения водопоев приводят к заключению, что в среднем горные кенгуру обходятся без воды по 2.7 дня. Имеются доказательства, что некоторые пьют много реже и способны противостоять весьма значительной дегидратации [112].

Концентрация мочи у этих кенгуру неизменно высока, даже если питьевая вода им доступна. Наиболее высокая концентрация мочи у дегидратированных животных достигает 2730 мосм./л. Таким образом, отношение  $u/p$  равняется 7—8, что не является исключительным для концентрирующей способности почек (табл. 26, стр. 208).

Самый крупный красный кенгуру (*M. rufus*) распространен шире, чем все другие кенгуру, и встречается во всех засушливых областях внутренней Австралии. Биологию этого вида изучает в Элис Спрингс, Северная территория, Эллен Ньюсом, с разрешения которого мы приводим некоторые из его наблюдений. В табл. 29 даны некоторые примеры большого числа исследованных им проб мочи. По-видимому, красный кенгуру может выделять мочу значительно более концентрированную, чем юро. В частности, концентрация калия может быть исключительно высокой, а наличие дополнительного натрия приводит общую концентрацию электролитов к величинам, весьма необычным. Концентрирующая способность их почек того же порядка, что у типичных пустынных животных, таких, как песчаные суслики или кенгуровые крысы. Есть указания, что красный кенгуру может долго обходиться без воды, но, вероятно, в жаркие засушливые периоды его потребности, связанные с терморегуляцией, предъявляют к его водным ресурсам требования большие, чем он мог бы удовлетворить, если бы временами не пил.

Т а б л и ц а 29

Концентрация мочи у кенгуру во время летней засухи

|                              | Na,<br>мэкв./л | K,<br>мэкв./л | Мочевина,<br>мм/л |
|------------------------------|----------------|---------------|-------------------|
| Красный кенгуру, среднее *   | 126            | 950           | 500               |
| Красный кенгуру, максимум ** | 348            | 1333          | 593               |
| Горный кенгуру, максимум     | 745            | 234           | 29                |

\* Ньюсом, личное сообщение.

\*\* Или, личное сообщение.

М у л ь г а р а. Австралийская фауна включает многочисленных мелких сумчатых мышей и сумчатых крыс, в числе которых — мультара, или гребнехвостая сумчатая мышь (*Dasyercus cristi-*

*cauda*). Это животное, весящее 50—100 г, обитает в наиболее засушливой центральной части континента и питается преимущественно или исключительно животной пищей, состоящей из насекомых, мелких рептилий или мелких грызунов, которые составляют главную часть ее рациона [169].

В лаборатории при отсутствии теплового стресса она сохраняет вес, если кормить ее мясом или свежеебитыми цельными мышами. Молодые животные быстро прибывают в весе на таком рационе, который, по-видимому, содержит достаточно воды. В первых главах этой книги уже рассматривался общий водный баланс плотоядных. Было показано, что эти животные, которые продуцируют большие количества мочевины, зависят от способности выделять ее в относительно высокой концентрации. В их пище содержится достаточно воды, чтобы покрыть все физиологические потребности, если только не нужно расходовать воду для терморегуляции.

Пробы мочи, полученные от гребнехвостых сумчатых мышей при кормлении их цельными мышами, неизменно имели высокую концентрацию электролитов, порядка 522—674 мэкв./л, и содержали от 1980 до 2610 мМ/л мочевины. Общая же осмотическая концентрация мочи достигала примерно 4000 мосм.

Неизвестно, может ли быть концентрация их мочи еще выше в условиях, когда животные должны использовать для сохранения воды свои максимальные возможности [308].

Интересно, что максимальные концентрации мочи, полученной от мульгар, имеют практически ту же осмотическую концентрацию, что и в наиболее концентрированных пробах мочи саранчовой мыши *Onychomys* (стр. 213). Это животное — грызун юго-запада США, питается по преимуществу животным кормом и, таким образом, находится примерно в той же ситуации, что и мульгара. У обоих животных большие количества мочевины, образующейся в связи с животным кормом, могут выделяться в относительно малых объемах мочи, для чего достаточно воды, которая содержится в корме. Таким образом, ни то, ни другое животное не должно прибегать к иным источникам воды — питьевой или содержащейся в сочных растениях.

## Р Е З Ю М Е

Сумчатым без основания приписывался примитивный тип терморегуляции. На деле же среди них, как и среди плацентарных, имеются виды со слабой и с отличной терморегуляцией.

Для регуляции температуры тела в жаркой среде сумчатые используют те же самые механизмы, что и плацентарные — потоотделение, полипноэ и пропитывание меха слюной.

Обильное слюноотделение с облизыванием конечностей, хвоста и живота обнаружено у куокки, который обладает прекрасной терморегуляцией; это сумчатое травоядное животное величиной с кролика. Потение также играет существенную роль в терморегуляции у куокки. Имеются непрямые доказа-

тельства (отсутствие облизывания и полипноэ) того, что потоотделение играет преимущественную роль в терморегуляции у тасманского дьявола, сумчатого плотоядного, который обладает весьма совершенной терморегуляцией. Некоторые сумчатые обнаруживают учащение дыхания при высоких внешних температурах. В их числе два крупнейших кенгуру: красный и большой серый; оба они обладают высокой температурной выносливостью и сохраняют температуру тела 38° С при внешней температуре 44°. В покое эти животные проявляют реакцию саливации и облизывания, но при быстром движении они не могут ею пользоваться.

Мелкие сумчатые обнаруживают малую устойчивость к перегреванию и в этом отношении подобны мелким плацентарным млекопитающим.

Средних размеров куокка — обитатель прибрежных островов, где пресная вода недоступна. На сухом лабораторном корме куокка не выносит морской воды, но в природных условиях, когда некоторое количество воды он получает с растительным кормом, животное, может быть, использует дополнительно и морскую воду.

Крупные кенгуру из центральных засушливых областей мало нуждаются в воде, но в наиболее жаркое время лета они разыскивают водопои. Могут ли отдельные особи вообще обходиться без воды — неизвестно.

При отсутствии теплового стресса мульгара, мелкое плотоядное сумчатое животное, извлекает достаточно воды из чисто мясного рациона. Ее почки способны концентрировать мочу столь же высоко, как почки некоторых североамериканских грызунов.

Общее заключение, вытекающее из этих наблюдений, состоит в том, что у сумчатых проявляются широкие вариации реакций, связанных с терморегуляцией и водным обменом. Это нашло свое отражение в возникновении множества биологических форм в фауне сумчатых Австралии. Характерные требования, предъявляемые внешней средой, обусловили в процессе эволюции «ответы», совершенно аналогичные тем, что имели место при эволюции плацентарных млекопитающих. Потому нет оснований рассматривать сумчатых как группу в этих отношениях физиологически примитивную.



## ПТИЦЫ ПУСТЫНИ

Между млекопитающими и птицами существуют некоторые различия, имеющие важное значение для их жизни в пустынных областях. Одно из них заключается в большей подвижности птиц. В то время как мелкие грызуны обычно имеют индивидуальную площадь обитания с радиусом менее ста ярдов, птицы могут свободно преодолевать многомильные расстояния, отделяющие их от источников открытой воды. Они могут также мигрировать на сотни и тысячи миль, избегая таким образом воздействия наиболее тяжелых условий, и отыскивать места, где выпадение местных дождей делает доступным воду и корм.

Птицы в большей степени, чем млекопитающие, ведут дневной образ жизни, не укрываясь при этом в углублениях почвы, причем среди них много относительно мелких форм. Наиболее достопримечательным исключением является страус (*Struthio camelus*), вес которого может достигать почти ста килограммов. И эта крупнейшая из существующих птиц также является типичной аридной или пустынной формой.

В связи с размножением у птиц возникают некоторые характерные для них проблемы. Временами опасность перегревания яиц становится более существенной, чем обычная проблема сохранения их теплыми. В частности, если гнезда располагаются на земле, как это и бывает у многих птиц пустыни, яйца должны постоянно затеняться, иначе они нагреются до температуры, роковой для эмбрионов. Места гнездовий должны быть не только прохладны, но и обеспечены водой, а это часто составляет большое затруднение там, где богатый водой корм труднодоступен.

### ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ ПОВЕДЕНИЯ

Многие из пустынных птиц — это мелкие формы, для которых возникают те же затруднения в терморегуляции, с какими мы встретились у мелких млекопитающих; активная терморегуляция требует больших количеств воды. В связи с этим они избегают,

насколько это возможно, воздействий высоких температур.<sup>1</sup> В общем птицы пустыни, активные днем в более прохладные периоды года, в жаркое летнее время ограничивают свою активность утренними и вечерними часами. Подобные изменения в поведении установлены, например, у тауи (*Pipolo aberti*) [96] и воробьиной пустельги (*Falco sparverius*) [30].

Интересное различие между мелкими и крупными птицами в выборе подходящего микроклимата, мест, где они проводят день, было отмечено Мадсенем [213]. В восточном Судане он наблюдал, что птицы наиболее энергично кормятся утром, сразу после восхода солнца. Позднее, днем, он видел, что мелкие птицы пребывают с опущенными крыльями и открытым ртом под кровлями домов или в гуще деревьев. Если их спугнуть, они перелетят в другое тенистое место и никогда на солнце. Среди дня температура достигает 38—45°С в тени, но микроклимат тех участков, где находятся птицы, не изучался. Привлекает внимание то, что крупные птицы не ищут укрытий, они кружатся высоко в небе на высоте 700—1000 м и продолжают парить на этой высоте большую часть дня. Такое поведение можно поставить в связь и с пищедобыванием, но можно предположить также, что они предохраняют себя от перегревания. На указанных высотах благодаря адиабатическому расширению температура должна быть на 7—10°С ниже, чем у поверхности земли. Если парящие птицы используют восходящие токи воздуха, которые всегда бывают над нагретыми равнинами, затрата энергии будет невелика, и подобное поведение обеспечивает правильный выбор микроклимата.

В особенно сухие годы многие птицы практически лишаются возможности успешно вывести и вырастить свое потомство. В такие годы птицы северной Африки не размножаются, их гонады подвергаются атрофии и они не сооружают гнезд [192]. В засушливых центральных областях Австралии размножение птиц зависит от дождей и контролируется ими. При засухе гонады как у самок, так и у самцов уменьшаются в размерах и отсутствуют или слабо выражены связанные с размножением формы поведения. Хороший дождь может полностью изменить все это: за неделю строится гнездо и менее чем за две недели происходит овуляция. Если дожди имеют местный характер, то наблюдается большой приток птиц из окружающих районов, в результате чего происходит значительный количественный рост размножающейся популяции. У прибрежных птиц такой зависимости не наблюдается и их размножение, как и у большинства птиц, определяется продолжительностью светового дня [172].

---

<sup>1</sup> Козодои (*Caprimulgidae*) представляют интересное исключение; они имеют привычку проводить дневные часы, даже в пустыне, спокойно сидя на открытом месте. Яйца они насиживают также на земле, где эмбрионы были бы быстро убиты жаром, если бы взрослые птицы не защищали их своим телом [38, 89].

Интересная деталь в поведении, связанном с постройкой гнезда, имеется у ткачика (*Quelea quelea*) в Танганьике, доказывающая, что размножение начинается лишь тогда, когда условия для выращивания птенцов становятся благоприятными. Успешная постройка гнезда становится возможной, когда в окрестностях появляется зеленая трава, стебли и листья которой достаточно длинны, чтобы самцы могли их использовать для «ткацких» работ. А это возможно лишь при условии, если достаточное количество дождей обеспечило развитие семян и обилие насекомых для кормления птенцов [215].

Эти примеры показывают, что по своей биологии птицы имеют существенные отличия от млекопитающих и что общие принципы физиологии пустынных млекопитающих не могут быть приложены к птицам без изменений.

## РЕГУЛЯЦИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ

### Температура тела

Измерение «нормальной» температуры у птиц встречает известные технические трудности. Малые размеры тела и высокий уровень обмена делают возможными быстрые колебания температуры. У тауи (*Pipilo aberti*) введение термомпары вызывает сильное возбуждение, в результате чего температура в течение 3 мин. повышается на  $2^{\circ}\text{C}$  [96]. Установлено, что у сильно сопротивляющейся маленькой птицы температура тела может подняться в течение одной минуты на 1 или  $2^{\circ}\text{C}$ . Поэтому многие измерения, проведенные путем введения термомпары у только что пойманных или убитых птиц, показывают лишь приблизительно порядок температур тела. Другая трудность заключается в том, что у птиц, как и у млекопитающих, происходят существенные суточные колебания температуры, равно как имеются и флюктуации, связанные с активностью. Пределы обычных циклических колебаний могут превышать  $2^{\circ}\text{C}$  [181].

Результаты измерения температуры тела у многих птиц были собраны и обработаны Кингом и Фернером [181]. В большинстве случаев техника этих измерений не вызывает сомнения; исследованные птицы находились в состоянии относительного покоя, близко к «нормальным» условиям, насколько это понятие вообще совместимо с условиями содержания в неволе, в лаборатории. У подавляющего большинства исследованных видов температура тела равнялась  $40\text{—}42^{\circ}\text{C}$ , с небольшими отклонениями в обе стороны. Это подтверждает вошедшее во все учебники утверждение, что температура тела у птиц выше, чем у млекопитающих. Достопримечательно то, что пингвины составляют исключение, и температура тела у них того же порядка, что и у млекопитающих —  $37\text{—}38^{\circ}\text{C}$ .

В жаркой внешней среде высокая температура тела является преимуществом, так как снижает тепловую нагрузку и уменьшает расход воды на терморегуляцию. Таким образом, птицы, чисто априорно, имеют превосходство над млекопитающими, и, если у птиц пустыни температура еще выше, чем у других птиц, этот эффект еще больше.

Птицы пустыни в этом отношении мало изучены, хотя мы и располагаем результатами точных измерений температуры у нескольких видов благодаря работам Бертоломью и его сотрудников. Эти измерения проводились посредством термодатчиков, имплантированных в толщу грудного мускула, что давало возможность вести непрерывную регистрацию температуры у птиц, которые могли свободно двигаться в клетках. Таким образом, путем этих измерений удалось получить сведения как о суточных вариациях температуры, так и о ее сдвигах, связанных с активностью исследуемых птиц. Результаты таких измерений у четырех видов, характерных для пустынь юго-запада США, сведены в табл. 30.

Т а б л и ц а 30

Порядок суточных колебаний температуры тела у некоторых пустынных птиц в отсутствие теплового стресса

|   | Температура тела, °C |
|---|----------------------|
| Калифорнийский перепел [31] — <i>Lophotrix californicus</i> ;<br><i>L. ganibellii</i> . . . . . | 39—41.5              |
| Плачущий голубь [26] — <i>Zenaidura macroura marginella</i>                                     | 38.5—43              |
| Воробьиная пустельга [30] — <i>Falco sparverius</i> . . . . .                                   | 39—42                |
| Тауи [96] — <i>Pipilo aberti dumeticolus</i> . . . . .  | 39—42                |

Таблица показывает, что в отсутствие теплового стресса ни у одной из этих птиц температура тела не выходит за пределы температур, обычных для птиц вообще. Следовательно, врожденная высокая температура тела не является характерной для этих пустынных птиц. В еврейском университете в Иерусалиме Якоб Мардер исследовал воронов (*Corvus corax ruficollis*), которые часто встречаются в пустыне. Когда эти птицы 4 часа выдерживались при внешней температуре 45°С, глубокая ректальная температура в течение всего опыта была значительно ниже, чем температура окружающей среды (личное сообщение). Исследования Мардера еще продолжаются, и их дальнейшие результаты следует ожидать с большим интересом, так как ворон — это относительно крупная и совершенно черная птица. (Черный цвет некоторых пустынных животных — это сам по себе любопытный феномен, но он пока столь мало понятен, что мы не будем обсуждать его в этой книге [61]).

Летальная температура тела. Пассивная устойчивость к высоким внешним температурам возможна, если летальная температура достаточно высока. Это позволило бы животному избежать затраты воды на снижение температуры тела. Такой механизм был бы особенно эффективен у мелких организмов, которые в противном случае должны были бы испарять слишком большие количества воды, чтобы сопротивляться внешней тепловой нагрузке. Имеют ли пустынные птицы летальную температуру более высокую, чем обычно?

Точное измерение летальной температуры тела встречает некоторые трудности. Важно то, что продолжительность экспозиции играет существенную роль; температура, которую можно переносить в течение нескольких минут, ведет к смерти при воздействии в течение нескольких часов. И мы встречаемся с затруднениями, сравнивая результаты, полученные при различных условиях. Потому трудно дать точные цифры летальных температур и можно указать лишь их порядок.

Большинство измерений летальной температуры тела было проведено на домашних курах. По-видимому, температура  $47^{\circ}\text{C}$  фатальна для этого вида [229, 359]. Температура  $46^{\circ}$  является критической, тогда как  $45^{\circ}$ , скорей всего, не причиняет существенного вреда, даже если она удерживается в течение длительного времени. Таким образом, критический уровень лежит между  $45$  и  $47^{\circ}\text{C}$ . Температуры порядка  $45^{\circ}\text{C}$  отмечались у различных птиц, которые после опыта возвращались к норме. В то же время нет заслуживающих доверия данных о повышении температуры сверх  $47^{\circ}\text{C}$  у птиц, которые после этого оставались бы живыми. Потому правильно будет считать, что уровень  $45\text{--}47^{\circ}$  и является для птиц критическим.

Летальная температура у пустынных птиц в тех немногих случаях, когда она была измерена, укладывается в эти же пределы.

Т а б л и ц а 31

**Фракция тепла, рассеиваемая путем испарения у двух видов тауи. Из [96]**

Цифры выражают величину испарения в процентах от тотальной теплопродукции. Поразительно то, что относительное значение испарения понижается по мере повышения температуры. У млекопитающих имеет место обратное соотношение

|                           | Внешняя температура, $^{\circ}\text{C}$ |              |              |              |              |              |
|---------------------------|---|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|                           | $36^{\circ}$                            | $37^{\circ}$ | $38^{\circ}$ | $39^{\circ}$ | $40^{\circ}$ | $41^{\circ}$ |
| Тауи Аберта . . . . .     | 44.6                                    | 41.3         | 39.3         | 36.1         | 35.9         | 35.2         |
| Коричневый тауи . . . . . | 30.5                                    | 30.9         | 30.2         | 29.3         | 27.6         | 26.9         |

У тауи (*Pipilo aberti dumeticolus*), обитателя очень жаркой пустыни Колорадо, летальная температура оказалась равна  $46.9^{\circ}\text{C}$  [96].

Воробьиная пустельга (*Falco sparverius*), обитающая в различных условиях, в том числе и в пустынях, остается в живых, когда температура тела после ряда колебаний приближается к максимуму —  $46^{\circ}$ . У этих видов температура  $45^{\circ}$  переносится при нескольких повторных воздействиях. У перепела Гэмбела и калифорнийского перепела постоянно обнаруживали температуру, близкую к  $45^{\circ}$ , в условиях теплового стресса, но летальный предел установлен не был [31]. Плачущий голубь, который является обычным для пустынь юго-запада США, выдерживает температуру тела по крайней мере  $45^{\circ}$ , при воздействии высоких внешних температур, но сколько-нибудь значительного превышения этого уровня он не выносит.

### Влияние температуры тела на тепловой обмен

Если четыре представителя пустынных птиц, о которых мы уже говорили: перепел, плачущий голубь, тауи и воробьиная пустельга — подвергаются воздействию внешней температуры  $40^{\circ}\text{C}$ , то температура их тела поднимается выше окружающей и выше того, что является для этих видов нормой. Эти птицы способны рассеивать тепло путем испарения воды и, следовательно, повышение температуры, надо полагать, не вызвано их неспособностью снижать температуру тела. Повышение температуры следует рассматривать как адаптацию, в результате которой большая часть тепловой нагрузки элиминируется не путем испарения, а за счет проведения и радиационной отдачи. (Повышение температуры тела при воздействии высокой внешней температуры характерно для птиц вообще).

Наличие зависимости теплоотдачи от способов, не связанных с испарением, находит свое отражение в том, что доля тепла, удаляемого в результате испарения, оказывается при высокой внешней температуре относительно малой. В табл. 31 представлены результаты некоторых измерений, произведенных у двух видов тауи. Эти измерения показывают, что путем испарения воды удаляется около трети или даже меньше всего образуемого тепла, остальное же, по-видимому, элиминируется за счет проведения и радиации. Наиболее поражающей чертой в этих данных является то, что относительное значение испарения не возрастает с повышением температуры, как это бывает у млекопитающих. Несколько большие величины были найдены у ряда непустынных видов птиц, но ни в одном случае количество тепла, отдаваемое в покое за счет испарения, не превысило 50% от общей теплопродукции [181]. У кардинала (*Richmondia cardinalis*) связанная с испарением теплоотдача составила около половины тепла, образуемого в результате обмена при  $41^{\circ}\text{C}$ , хотя абсолютное количество испаряемой

при этом воды возросло в пять раз при повышении внешней температуры с 33 до 41° [99]. Однако козодой *Phalaenoptilus nuttallii* и *Chordeiles minor* могут рассеивать путем испарения больше тепла, чем его образуется в результате обмена при температуре 41° [38] (Доусон, личное сообщение).

Когда тауи подвергались воздействию внешней температуры 39° С, среднесуточная температура их тела (42°) не поднималась сверх того, что наблюдается у тех же видов при 23° (рис. 41). Однако суточные флюктуации температуры уменьшались, причем

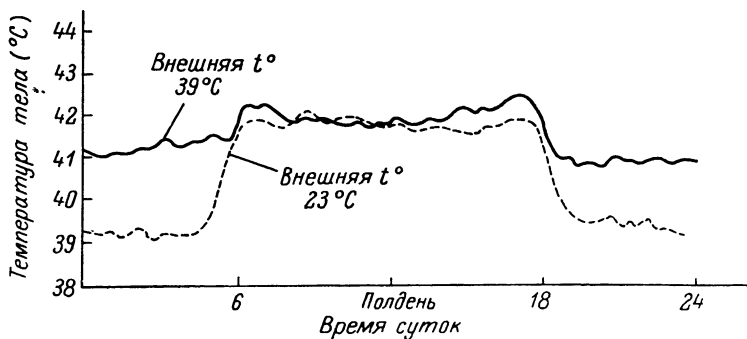


Рис. 41. Температурные кривые у тауи при внешней температуре 23 и 39° С. Каждая кривая представляет средние данные по семи птицам. Светлый период — 12 часов (от 6 до 18 часов), темный период — 12 часов. Свободный доступ к воде. Из: Доусон [96].

ночная температура не снижалась, как обычно, до 39°, а сохранялась на уровне 41°. Это еще раз показывает, что пассивное повышение температуры тела является типичной реакцией у птиц, позволяющей избавляться от необходимости расходовать воду для снижения температуры тела.

Не установлено точно, какие участки поверхности тела птиц имеют значение для теплоотдачи. Основная поверхность тела у них хорошо изолирована перьями, и наиболее значительная неизолированная поверхность — это ноги. Возможно, у домашних кур важное значение для рассеивания тепла имеет гребень [359], но эта точка зрения разделяется не всеми [162], и вопрос этот требует дальнейшего изучения.

Птицы с перепончатыми лапами, по-видимому, могут использовать для рассеивания тепла их относительно большие кожные поверхности. Хоуэл и Бертеле [158] наблюдали, как молодые альбатросы часто сидят под солнцем на плюснах, причем наибольшая по поверхности перепончатая часть ноги располагается в тени, падающей от тела птицы. Таким путем они избегают контакта с нагретой на солнце почвой и, что еще важнее, могут отдавать тепло в воздух. При температуре воздуха 29—31° С температура поверхности почвы равнялась 40, тела — 39° и ног — 36°. Хотя

в этих наблюдениях тепло, отдаваемое через поверхность ног, количественно не было измерено, можно полагать, что ноги являются основным «путем», по которому тепло отдается в воздух посредством проведения. У пустынных птиц нет перепонки на ногах. Однако у многих птиц боковые поверхности под крыльями имеют редкое оперение, и предполагается, что это имеет важное значение для теплоотдачи при полете. Привычка держать в жару крылья опущенными и отставленными от тела, возможно, указывает, что эти поверхности тела под крыльями служат для теплоотдачи и в покое.

### Использование воды для терморегуляции

Чрезмерному подъему температуры тела птица противодействует испарением воды. У птиц нет потовых желез и, кроме того, густой перьевой покров на большей части тела образует барьер, препятствующий прохождению сколько-нибудь значительного количества водяных паров. Таким образом, терморегуляторное испарение происходит в основном с дыхательного тракта, и птицы отвечают на повышение температуры тела, увеличивая движение воздуха над увлажненными поверхностями дыхательных путей. Увеличение движения воздуха может быть достигнуто двояким путем: учащением дыхательных движений или ритмичными, очень частыми колебательными движениями объемистого кожного мешка на вентральной поверхности горла. Этот вид движений, по-английски обозначаемый как *gular fluttering*,<sup>2</sup> не всегда легко отличить от учащения дыхания. В ряде исследований по терморегуляции у птиц этот феномен просто рассматривается как полипноэ, и действительно, не всегда легко сказать, чем отличаются оба эти феномена. Если происходит только «трепетание глотки», маловероятно, чтобы это могло оказывать сколько-нибудь значительное влияние на легочную вентиляцию, но полипноэ, увеличивая частоту дыхания, должно более глубоко влиять на дыхательный газообмен. В частности, оно приводило бы к потере углекислоты и к алкалозу. Для того чтобы повысить испарение, вероятно, не имеет значения, используется ли тот или другой механизм.

С другой стороны, возможно, имеет значение уровень затраты энергии при механических движениях того или иного типа. Внешнее наблюдение за тем, как совершается «трепетание глотки» у птиц при высокой температуре, заставляет предполагать, что оно может быть связано с резонансной частотой системы, подобно тому как у собаки при полипноэ. Если это так, то данный процесс сопровождается лишь относительно небольшой затратой энергии.

---

<sup>2</sup> По-русски буквально «трепетание глотки», — М. З.



Повышение уровня дыхания у птиц может быть связано или не связано с большим расходом энергии; наличие системы воздушных мешков составляет осложнение, в результате которого оценка ситуации много труднее, чем у млекопитающих. Здесь открывается широкое поле для исследований.

Есть наблюдения, указывающие, что полипноэ может быть «дорогим» средством для птиц, поскольку при высоких температурах расход кислорода

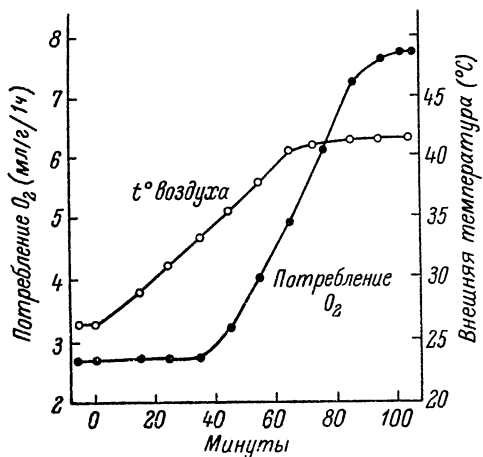


Рис. 42. Потребление кислорода у тауи Аберта при повышении внешней температуры с 27 до 42° С. Потребление кислорода увеличивалось примерно вдвое при более высокой внешней температуре. Вероятно, значительная часть этого повышения обмена связана с освобождением энергии при увеличении частоты дыхания. Из: Доусон [96].

Основном зависеть от чисто температурного эффекта. В какой степени это повышение связано с расходом энергии на поддержание полипноэ, остается неизвестным. Есть предположения о малой эффективности полипноэтического механизма у птиц. Количественное выражение этому дал Доусон, который подсчитал, что у кардинала при 40° С внешней температуры на каждые 2.5 кал. рассеиваемого тепла расходуется 1 кал., если балансирование термогенеза связано с полипноэ (личное сообщение).

В то же время у пустынного козодоя (*Phalaenoptilus nuttallii*) «трепетание глотки» при высокой температуре не сопровождается значительным повышением расходования кислорода [38]. Это позволяет предполагать о высокой механической эффективности «трепетания глотки», которое, как и полипноэ у собаки, осуществляется в ритме, соответствующем резонансной частоте ее дыхательной системы [91].

резко повышается (рис. 42). Когда тауи подвергались воздействию температуры, близкой к пределу выносливости, около 42° С, потребление кислорода повышалось у них вдвое или втрое по сравнению с обычным. Возможно, что частично это увеличение обусловлено прямым действием повышения температуры на тканевый обмен. В большинстве биологических систем при повышении температуры на 10° интенсивность данного процесса удваивается ( $Q_{10}=2$ ). Маловероятно, однако, что у тауи в условиях, когда температура тела повышается всего на 2—3° С, повышение потребления кислорода могло бы в основ-

Кроме того, проблема рассеивания тепла у козодоя *Phalaenoptilus nuttallii* решается более просто, чем у других птиц, потому что этот вид имеет исключительно низкий обмен, всего треть того, что можно было бы ожидать у птицы такой величины [38].

**К р и т и ч е с к а я   т е м п е р а т у р а   п о л и п н о э .**  
У многих видов «полипноэ», видимо, устанавливается, когда температура тела достигнет определенного критического уровня. (Для упрощения мы будем пользоваться термином «полипноэ» для обозначения обеих реакций — «трепетания глотки» и усиления дыхания. Большинство авторов применяет их не разграничивая).

Некоторые наблюдения температуры тела, при которой у птиц устанавливается полипноэ в условиях теплового стресса, сведены в табл. 32. Реакция возникает у пустынных и непустынных птиц совершенно одинаково между 42 и 43°С, когда температура тела становится примерно на 2° ниже того уровня, при котором дальнейшее повышение влечет за собой серьезные или даже фатальные последствия. Во всяком случае, на этих видах не заметно, чтобы полипноэтическая реакция у пустынных птиц была иной, чем у других.

Т а б л и ц а   3 2

Температура тела, при которой у различных птиц начинается учащение дыхания или «трепетание глотки»

|                   | Вид  | Температура, °С |
|-------------------|--|-----------------|
| Непустынные птицы | Домашний голубь [268]                        | 42.5—43.2       |
|                   | Домашняя курица [359]                        | 42.5—43.0       |
| Пустынные птицы   | Домашняя утка [279]                          | 41.8            |
|                   | Перепел [31]                                 | 43.5            |
|                   | Плачущий голубь [26]                         | 42.6            |
|                   | Воробьиная пустельга [30]                    | 42.8—43.0       |
|                   | Техасский козодой [89]                       | 42.0            |
|                   | Козодой <i>Phalaenoptilus nuttallii</i> [38] | 41.5            |

**Ч а с т о т а   п о л и п н о э .** Частота дыхания у кур при воздействии высокой температуры увеличивается примерно вчетверо, с 40 до 160 дыханий в минуту [359]. Значительно большие частоты наблюдались у других птиц. Величины, превышающие 400 дыханий в минуту, зарегистрированы у плачущего голубя Бертоломью и Доусоном [26]. У воронов (*Corvus corax ruficollis*) Мардер наблюдал учащение дыханий с 28—30 в минуту в норме примерно до 200 в минуту при воздействии на птиц внешней температуры 45°С. Наивысшая частота составляла 250 дыханий в минуту (Мардер, личное сообщение). У домашнего голубя дыхание может учащаться с 40—50 при обычной температуре до более чем 500, а в единичных случаях частота дыхания доходила почти до 600 дыха-

ний в минуту [288]. Поскольку во многих наблюдениях отмечались промежуточные частоты, вероятно, специфичность резонансной частоты у этого вида не имеет значения.

Наблюдения на домашних голубях включают также определения объема дыхательного воздуха и минутного объема легочной вентиляции. Когда частота дыхания возрастала десятикратно, объем дыхательного воздуха уменьшался с 4.5 до 1.2 мл, откуда следует, что минутная вентиляция должна была увеличиваться самое большее в три-четыре раза. Надо полагать, что эти цифры лишь приближенно отражают порядок истинных величин, так как трудно сконструировать для маленьких животных аппаратуру с хорошо работающими клапанами и достаточно малым мертвым пространством, чтобы получать точные результаты. Возможно, что неизбежное увеличение мертвого пространства и сопротивления приводили к углублению дыхания и, следовательно, увеличивали минутную вентиляцию значительно больше, чем мы нашли бы это у спокойного животного.

## ВОДНЫЙ ОБМЕН

Нет возможности входить здесь в такое же детальное обсуждение водного обмена у птиц, как это можно было сделать в отношении мелких пустынных грызунов. Мы не располагаем достаточными сведениями о различных компонентах прихода и расхода воды как у пустынных, так и у непустынных видов птиц. Однако имеющиеся данные позволяют предположить, что у птиц затраты воды вообще относительно велики, даже и в отсутствие теплового стресса. Насколько нам известно, ни одна птица не способна существовать на метаболической воде, если это единственный водный ресурс.

### Величина расхода воды

**Моча.** В то время как у млекопитающих конечным продуктом белкового обмена является мочеви́на, птицы образуют мочеви́ную кислоту, которая плохо растворима и выделяется в кристаллической форме. Выпадение мочевой кислоты в виде осадка позволяет значительно экономить воду на мочеобразование, и конечный продукт представляет собой мягкую пасту, с малым содержанием воды. Таким образом, экскреция конечных продуктов обмена требует у птиц значительно меньших объемов воды по сравнению с экскрецией мочи у млекопитающих. (Птицы, имеющие свободный доступ к воде, в частности пресноводные и морские виды, выделяют жидкую, разведенную мочу, но мочеви́ная кислота и тут присутствует в виде белого осадка). Это различие между млекопитающими и птицами (и в равной степени рептилиями) упоминается наиболее часто как наиболее характерное отличие водного обмена у обеих

этих групп. И кажется странным, что отсутствуют достоверные сведения относительно значения затрат воды на мочеотделение у наземных птиц, в частности у видов, которые имеют ограниченный доступ к воде.

**Испарение.** Испарение у птиц изучено несколько более детально. Предполагается, что потеря воды через кожу у птиц

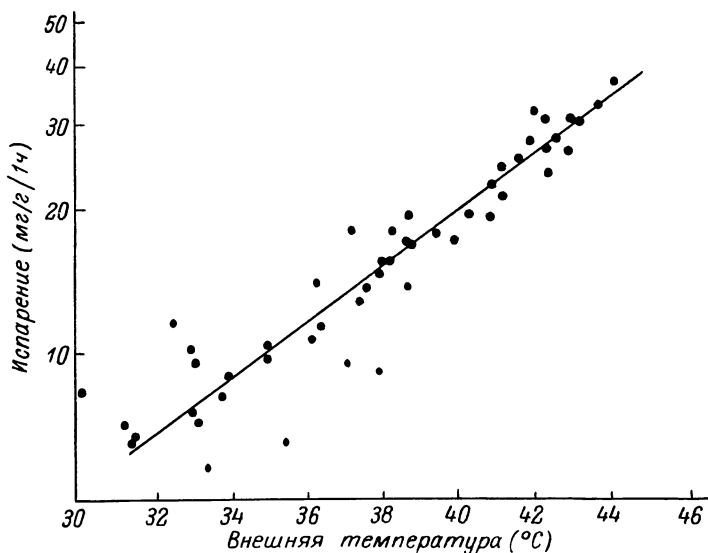


Рис. 43. Потери воды на испарение у тауи Аберта при повышении внешней температуры быстро возрастают. Из: Доусон [96].

крайне ограничена, и потому считают, что расход воды на испарение у птицы целиком связан с выдыхаемым воздухом.

Испарение воды у ряда птиц — пустынных и непустынных — исследовали Бертоломью и Доусон [25], в работе которых обсуждаются и данные других исследователей. Они показали, что величина испарения резко возрастает с уменьшением величины птиц. Некоторые более поздние наблюдения над затратами воды у других птиц, например у плачущего голубя [36] и саваннового воробья (Пулсон и Бертоломью, личное сообщение), подтвердили эти данные.

Хотя наличие общей тенденции к увеличению затрат воды на испарение у мелких птиц точно установлено и подтверждается тем, что они пьют относительно больше [27], все же необходимы дальнейшие исследования, целью которых должно быть обследование ряда объектов с более широкими различиями по весу тела. Это дало бы возможность построить основное соотношение между величиной испарения и весом тела у птиц, и отклонения от расчет-

ных значений можно было бы интерпретировать исходя из представлений о физиологических механизмах экономии воды.

Если внешняя температура повышается, испарение также увеличивается и повышение расхода воды находит свое отражение в увеличении количества выпиваемой воды. У плачущего голубя при внешней температуре  $39^{\circ}\text{C}$  объем выпиваемой ежедневно воды составляет 24% веса тела, тогда как при  $23^{\circ}$  он равен соответственно 6.5%; таким образом, наблюдается четырехкратное увеличение потребности в воде.

Можно думать, что основная часть дополнительно потребляемой воды расходуется на связанное с охлаждением испарение. Точное определение величины испарения у птиц (путем измерения испарения как такового, а не по учету выпиваемой воды) произведено лишь у нескольких видов. Данные на графике рис. 43 показывают, что у тауи испарение увеличивается приблизительно в пять раз, когда внешняя температура повышается до  $44^{\circ}\text{C}$ .

### Потребление воды

Окислительная вода. Количество воды, образующейся при окислении белков, у птиц выше, чем у млекопитающих, потому что конечный продукт — мочевая кислота — содержит меньше водорода, чем мочеви́на. В то время как мочеви́на ( $\text{NH}_2\text{CONH}_2$ ) содержит два атома водорода на один атом азота, количество водорода в молекуле мочевой кислоты ( $\text{C}_5\text{H}_4\text{O}_3\text{N}_4$ ) вдвое меньше — один атом водорода на один азота. Это увеличивает образование воды с 0.396 г на 1 г белка, если образуется мочеви́на, до 0.499 г соответственно, когда конечным продуктом является мочевая кислота. Это, конечно, имеет какое-то значение, но увеличение слишком мало, чтобы играть большую роль. Даже если доля воды от окисления белка у птиц на 25% выше, чем у млекопитающих, это еще очень далеко от того, что образуется при окислении жиров и углеводов. По сравнению с количеством воды, необходимым для нужд терморегуляции, различия в продукции метаболической воды у птиц и млекопитающих совершенно незначительны и ими можно пренебречь.

Образование окислительной воды было сопоставлено с общими затратами воды в исследовании Доусона на кардиналах [99]. В условиях основного обмена уровень метаболизма был равен 12—13 ккал. за 24 часа, и при этом образовывалось 1.2—1.8 г окислительной воды. Однако потери на испарение в стандартных условиях у кардинала составили приблизительно 2.4 г в сутки. Следовательно, даже в отсутствие теплового стресса птица не способна восполнить связанные с испарением потери воды путем образования окислительной воды. Баланс будет еще менее благоприятным, если включить в его расходную часть потери, связанные с испражнениями и мочеотделением, а использование воды для терморегуля-

ции явилось бы еще одним неблагоприятным компонентом баланса. В результате питьевая вода или богатый водой корм становится совершенно необходимым для сохранения водного баланса.

Есть данные, что в таком же положении находятся и другие птицы; все они нуждаются в воде, может быть, за несколькими исключениями. В кратком сообщении Бертоломью упоминает, что все изучавшиеся им птицы постепенно теряли вес на сухом корме, исключая несколько экземпляров саваннового воробья (*Passerculus sandwichensis*). Однако в новейших исследованиях на этом виде птиц было показано, что минимальная потребность в воде составляла 26.8% веса тела у подвида с наиболее низкой потребностью в воде — *Passerculus brooksi* [263].<sup>3</sup>

### Потребность в воде или сочном корме

Многие пустынные птицы в пустынях юго-запада Америки встречаются только по-соседству с водой. Это правильно, в частности, для тауи, которого летом встречают только по берегам рек и ирригационных каналов [96]. Плачущий голубь, одна из обычных птиц юго-западных пустынь, наиболее многочислен в пределах нескольких миль от открытой воды. Эта птица хорошо может ограничиться одним питьем в день или даже в два дня; будучи прекрасным летуном, она быстро достигает воды [26]. Снабжение водой гнездовых птенцов может быть трудной проблемой, но она, возможно, решается путем образования зобного «молока», обычного способа выкармливания птенцов у голубиных.

Рябок (*Pterocles*), который, согласно данным Хейм де Бальзака [149], характерен для степей и пустынь Старого Света, никогда не селится в зонах, где вода недоступна. Близость его к воде весьма относительна, и расстояния, вероятно, могут превосходить 50 км. Рябки даже лучшие летуны, чем голуби, и, так как в определенное время дня у мест водопоя скапливаются большие стаи этих птиц, очевидно, что они должны прибывать из отдаленных мест. Рябок, когда пьет, обычно заходит в мелкую воду, а так как ноги у него короткие, перья на грудке пропитываются водой. Бакстон [74] предполагал, что отсюда и развился замечательный прием, который рябок использует для снабжения водой своих птенцов. Туземные охотники постоянно уверяют, что эти птицы приносят своим птенцам в горячей, голой пустыне воду в своем грудном оперении. Увлекательные наблюдения Мид-Уолдо, который

---

<sup>3</sup> В недавних исследованиях был изучен волнистый попугайчик (*Melopsittacus undulatus*) — распространенная зерноядная птица из засушливого центра Австралии. Он не обладает специально выносливостью к соленым растворам, но при лишении воды может при 30° С жить с незначительной потерей веса по крайней мере до 38 дней. При 20° некоторые особи, по-видимому, могут жить без воды неопределенно долго [74a].

в своем птичнике имел 61 выводок рябков, подтверждают эти сообщения [223]. Он пишет: «Вода доставляется птенцам путем следующего удивительного приема, причем только самцом. Он трет свою грудку о землю, движениями, совершенно отличными от обычного «купания» в земле, и, когда его перья взъерошиваются, он входит в свою поилку и пропитывает оперение насквозь. Промкнув, он отлетает прочь, проделывает разные движения, кивает головой и потом, словно вспомнив, что его семья здесь рядом, подбегает к самке, птенцы подходят под него и как бы «сосут» воду из его грудки; все это очень похоже на то, как сосут самку детеныши млекопитающих. Птенцы пропускают через клювы отдельные перья, поочередно выжимая из них воду. До тех пор пока птенцы не начнут летать, они *получают воду только этим способом*, и ее приносит им только самец».

Мне было трудно представить себе, что в оперении птицы, пролетающей много километров над сухой пустыней, могло бы сохраниться достаточно воды, чтобы птенцы получали ее тем способом, который описал Мид-Уолдо. Однако мой скептицизм был поколеблен, когда д-р Мендельсон из Тель-Авивского университета рассказал мне, что птенцы рябка, которых он выращивал, погибли бы от жажды, несмотря на постоянное наличие питьевой воды; но они могли добывать воду из смоченной ваты.

Некоторые пустынные птицы, по-видимому, независимы от свободной воды. Перепел способен существовать питаясь листьями, ягодами и другими сочными частями растений [344]. Даже в засушливые годы наблюдали, что перепел Гембэла может выращивать своих птенцов на влаге, происходящей из растительного корма. Значительная часть его рациона состоит из таких сочных кормов, как листья, почки, ягоды омелы и сочные плоды кактуса [161]. В неволе мексиканский чечевичник (*Carpodacus mexicanus*) обходится неопределенно долго без воды, если получает сочный растительный корм [32]. В этом нет ничего удивительного, так как содержание воды в некоторых видах корма, например в яблоках, может превышать 90%.

Более значительным является тот факт, что воробьиная пустельга (*Falco sparverius*) может жить без воды на мясном корме [30]. Это показывает, что чисто животный корм, во всяком случае при отсутствии теплового стресса, делает птицу независимой от источников открытой воды. Если пустельга в самое жаркое время дня остается неактивной и отдыхает в местах, где микроклимат сводит к минимуму тепловую нагрузку, воды, содержащейся в ее обычной диете, оказывается достаточно. То, что мочевая кислота требует для экскреции только минимальных затрат воды, для таких птиц имеет еще большее значение, чем для питающихся преимущественно растительными кормами. Это является важнейшим фактором в их водном балансе. Детальные исследования водного обмена у хищных птиц представляют большую ценность,

Крупнейший французский орнитолог Хейм де Бальзак подверг детальному обсуждению вопрос о потребности в воде у пустынных птиц [149]. Он считает, что некоторые птицы Сахары регулярно нуждаются в воде. К этой группе относятся рябок (*Pterocles*), скальный голубь (*Columba livia*), пустынный снегирь (*Bucanetes githagineus*). Другие не пьют никогда или пьют только случайно. Сюда он относит ряд мелких певчих птиц, ворона (*Corvus ruficollis*), золотистого щурка (*Merops apiaster*), козодоя (*Caprimulgus aegypticus*), кулика-бегунка (*Cursorius cursor*), одну куропатку (*Alectoris barbara*) и страуса (*Struthio camelus*). К сожалению, сведения, которые он сообщает об этих птицах и их биологии, недостаточны. Все эти птицы, конечно, могут преодолевать значительные расстояния, и их пребывание в неблагоприятных районах, возможно, ограничивается периодами, когда выпадают дожди. Однако это не всегда может служить объяснением. Например, щурок, который питается насекомыми, чаще всего встречается поблизости от воды, но в наиболее жарком и сухом периоде щурок — одна из немногих птиц, которые не пользуются открытыми водоемами поблизости от Айн Зефра, в алжирской Сахаре.

Куропатка *Alectoris* встречается в местностях, удаленных от воды, между тем это птица, не склонная к дальним полетам. При этом листья и прочий зеленый растительный материал имеют в ее корме большее значение, чем семена. В районах Сахары эта птица держится преимущественно в кустарниковых зарослях, где она может иметь и тень, и зеленый корм. Она избегает открытых, обнаженных мест и вообще истинно пустынных ситуаций. В этом отношении она, вероятно, очень похожа на американского перепела [161].

В заключение мы можем сказать, что некоторые пустынные птицы нуждаются в питьевой воде, некоторые хищные птицы могут довольствоваться мясной пищей и насекомыми, некоторые растительноядные зависят от воды, содержащейся в их корме; но остается неизвестным, могут ли какие-нибудь пустынные птицы существовать на воздушно-сухом корме, без дополнительной свободной воды.

### Выносливость к дегидратации

Относительно выносливости птиц к дегидратации существует очень мало данных. Хотя при лишении питьевой воды птицы теряют вес, это не обязательно вызвано только потерей воды. Необходимо знать содержание воды в организме, чтобы сказать, связана потеря веса с уменьшением тканевой массы или со снижением содержания воды в ней. Так как обмен у птиц очень высокий, потеря массы может быть велика, особенно у мелких видов. Выносливость к потере веса заметно варьирует; мексиканский чечевичник (*Carpodacus mexicanus*) погибает при потере 27% веса



тела, тогда как калифорнийский перепел (*Lophotrix californicus*) может остаться живым и при потере 50% веса [34]. Так как перепел крупнее, чем чечевичник, и потери воды у него много меньше (3.5% к весу тела в сутки против 17.2% у чечевичника [25]), он выдерживает при отсутствии воды приблизительно в 10 раз дольше.<sup>4</sup> Однако было бы неправильно считать, что потеря 50% веса связана исключительно со снижением воды в организме. Белые крысы погибают от дегидратации при потере веса около 50%, однако к этому моменту вода составляет 65% веса их тела (см. стр. 76). Количество воды, которое птица может быстро выпить за один раз, велико, но неизвестно, могут ли пустынные птицы равняться в этом отношении с верблюдом или ослом, которые способны выпивать количество воды, близкое к одной трети их веса. Было установлено, что плачущий голубь выпивает 17% веса тела за 10 мин., т. е. примерно в 10 раз больше, чем способен выпить человек за такое же время.

В своих обширных экспериментах Бертоломью установил, что нет различия в потреблении воды *ad libitum* между пустынными и непустынными птицами [34].

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СОЛЕНОЙ ВОДЫ

Вопрос о возможности использовать для питья соленую воду имеет специальный интерес в отношении птиц, почки которых не способны концентрировать мочу до такого высокого уровня, как млекопитающие. Почки птиц не имеют характерной петли Генле — структуры, с которой связана концентрирующая способность почек млекопитающих. Петлевые структуры в почке птиц развиты значительно меньше, и максимальная концентрация мочи у них не превышает концентрацию плазмы более чем вдвое. У многих птиц максимальная концентрация мочи эквивалентна примерно 300 мМ NaCl, немного меньше половины концентрации морской воды.

Потребление морской воды птицами было бы невозможно, если бы для удаления солей использовались только почки. Способность морских птиц месяцами существовать вне соприкосновения с сушей и без доступа к пресной воде представляла одну из биологических загадок до тех пор, пока не было открыто, что одна из желез на голове выделяет хлористый натрий в высокой концентрации. Носовая, или солевая, железа, которая была найдена у всех отрядов морских птиц, может выводить секрет, содержащий до 1000 мМ NaCl. Такие железы позволяют выделять

---

<sup>4</sup> В новейших опытах было показано, что калифорнийский перепел при лишении воды теряет в сутки в среднем  $1.6 \pm 0.4\%$  от начального веса тела (около 140 г). Он остается в живых более месяца, причем было установлено, что при наличии в корме 2 г воды в день перепел может существовать неопределенно долго [37a].

излишки солей, присутствующие в корме или в поглощенной морской воде. Наличие этих желез еще не доказывает, что морские птицы пьют морскую воду, а только устанавливает, что они могут это делать безнаказанно [121, 304, 306].

У наземных птиц носовая железа в 10—100 раз меньше, чем у морских видов [330]. Нет никаких доказательств, что эти маленькие у наземных форм железки могли бы играть какую-либо роль в экскреции солей. Многие наземные птицы не выносят соли именно потому, что их почки обладают низкой концентрирующей способностью. Обладают ли птицы пустыни хорошо развитой носовой железой, или роль последней столь же незначительна, как и у других наземных птиц?

Выносливость к соли была исследована лишь у нескольких видов пустынных птиц. Например, у плачущего голубя способность выдерживать солевые нагрузки весьма умеренна. Он сохраняет вес тела, если получает в качестве питья раствор, содержащий 150 мМ NaCl, но тогда потребление раствора *ad libitum* возрастает в 2.5 раза по сравнению с количеством выпиваемой воды. Если он вынужден пить раствор с концентрацией 200 мМ NaCl, то снижает вес, а при растворе 250 мМ его вес падает столь же быстро, как если бы он не пил совсем. Поглощение разведенной морской воды дает примерно те же результаты, что и потребление эквивалентных растворов NaCl [36]. Мексиканский чечевичник (*Carpodacus mexicanus*) способен выдерживать несколько более высокие концентрации. Он может сохранять свой вес, поглощая раствор хлористого натрия с концентрацией 250 мМ, но концентрация 275 мМ оказывается уже неприемлемой [32].

Совершенно иные количественные характеристики солевыносливости обнаружены у некоторых птиц засушливых зон. Фарнер (личное сообщение) наблюдал, что зебровый австралийский ткачик (*Taeniopygia castanotis*), обычный для засушливого пустынного центра Австралии, может потреблять растворы с концентрацией хлористого натрия 600 мМ, что немного выше, чем в морской воде, и вдвое превышает то, что может считаться пределом для наземных птиц вообще. Фарнер говорил мне, что он никогда не наблюдал у зебрового ткачика выделения жидкости из носа или рта — феномен, который весьма характерен для морских птиц, когда их носовые железы выделяют свой секрет. Я смог подтвердить это наблюдение, когда позднее получил возможность проделать аналогичные опыты в Элис Спрингс в центральной Австралии. Птиц кормили сухими семенами, и в качестве питья они получали растворы NaCl. Одна из них жила и сохраняла вес тела, получая раствор с концентрацией 700 мМ NaCl.

Пулсон и Бертоломью изучали солевой баланс у саваннового воробья (*Passerculus sandwichensis*) и установили, что он обладает значительной выносливостью к соли, что в различной степени проявляется у отдельных подвидов [263]. Наибольшая выносливость

обнаружена у подвида *P. s. beldingi*, который обитает и размножается на засоленных болотах. Этот подвид может удерживать стабильный вес тела даже получая для питья раствор хлористого натрия с концентрацией 600—700 мМ. Другой подвид, *P. s. brooksi*, который зимует в тех же болотах, где держится и *P. s. beldingi*, но размножается вблизи от источников пресной воды, обладает несколько меньшей выносливостью.

Бертоломью говорит, что никогда не наблюдал выделения жидкости из носа у этих птиц, и он разрешил мне отпрепарировать голову одного из его объектов. Носовые железы оказались маленькими, как вообще у наземных птиц, и мало были похожи на сильно развитые железы морских птиц. Следовательно, их выносливость к соли не связана с тем же механизмом, что у морских птиц.

Вопрос прояснился, когда было установлено, что у *P. s. beldingi* концентрация хлоридов мочи может достигать 960 мМ/л. Столь высокая концентрация является сенсационной для почечной физиологии птиц, и это потребовало дальнейшего изучения.

Отношение концентраций моча/плазма должно быть заметно выше двух, что является для птиц пределом. Однако, когда саванновый воробей пьет солевые растворы, концентрация плазмы не остается у него на обычном, низком уровне. У некоторых особей концентрация хлоридов плазмы повышалась при этом со 185 до 215 экв./л, а осмотическая ее концентрация — с 490 до 610 мосм./л, при средней концентрации у птиц 350 мосм./л. Повышение концентрации плазмы позволяет почкам создавать высокую конечную концентрацию мочи, не повышая отношения  $u/p$  столь сильно, как это было бы необходимо в ином случае. Это отношение составляло всего 4.4, в то время как оно должно было бы достигать по крайней мере 7 или 8, если бы одновременно не возрастала концентрация плазмы. Однако и  $u/p$ , равное 4.4, более чем вдвое превышает то, что характерно для других птиц, хотя и весьма далеко от максимальных  $u/p$ , порядка 17, создаваемых наиболее эффективными почками млекопитающих.

Вопрос о том, могут ли другие пустынные птицы зависеть от исключительно высокой концентрирующей способности их почек, заслуживает дальнейшего изучения. Наличие эффективных почек создавало бы значительные преимущества для тех птиц, которые используют мало воды для терморегуляции, т. е. таких, которые могут выбирать микроклимат, где бы они подвергались минимальному тепловому стрессу. У подобных птиц потребление воды низкое, и они могли бы обходиться небольшими ее количествами. Уменьшение расхода воды, связанного с образованием мочи, имело бы благоприятные последствия для общего водного баланса птицы. Подобный гипотетический тип птицы соответствовал бы тому, что наблюдается у мелких грызунов пустыни, которые избегают теплового стресса и сводят свой водный баланс благодаря почкам с высокой концентрирующей способностью.

Возможно, что ночные насекомоядные птицы (например, козодой) могли бы существовать таким образом, поскольку их корм содержит относительно много влаги и, кроме того, значительные преимущества создаются благодаря тому, что в итоге белкового обмена вместо мочевины образуется мочевая кислота (т. е. повышается количество окислительной воды и уменьшаются ее потери с мочой). Однако в явном противоречии со скромными водными ресурсами козодоя находится его привычка устраивать гнезда прямо на земле, в открытых местах.

При наличии эффективных почек птицы были бы также способны извлекать воду из сочных солелюбивых растений, таких как *Salicornia* и подобные ей галофиты. Имеются данные, что саджа Палласа (болдурук) — *Syrnris aptes paradoxus* — поедает большие количества пустынных растений, относящихся к кумарчикам, *Agriophyllum*. В Центральной Азии [74] подобные суккуленты распространены в пересохших руслах рек, или вади, и могут быть важными источниками влаги при отсутствии открытой воды.

В заключение мы должны рассмотреть с точки зрения выносливости к соли страуса. Эта гигантская птица некогда была широко распространена в значительной части Сахары, и трудно сказать, что было причиной ее исчезновения: неограниченная охота или постепенно возрастающее иссушение, которое наблюдалось в течение исторически обозримого периода. Страус — отличный бегун и может, для того чтобы достичь воды, преодолевать значительные расстояния. Его корм состоит из растений, насекомых, ящериц и проч. Подобного рода рацион этой прожорливой, всеядной птицы, вероятно, может делать ее независимой от открытой воды, если только потребности терморегуляции страуса не предъявляют чрезмерных требований к его водным ресурсам.

Возможно, однако, что страус принадлежит и к иной категории. Он является единственной наземной птицей, о которой известно, что она имеет большие носовые железы, по размерам сопоставимые с железами некоторых морских птиц [330]. Функция его желез не изучалась, но если эта функция аналогична таковой у морских птиц, то он располагал бы рядом возможностей. Во-первых, страус мог бы использовать соленую воду, слишком концентрированную для других птиц и многих млекопитающих. И вторым источником воды для птицы с мощным экскреотирующим соли органом могли бы быть сочные солелюбивые растения.<sup>5</sup>

<sup>5</sup> В сотрудничестве с А. Боротом и П. Ли я недавно получил доказательство наличия носовой секреции у нескольких наземных рептилий и птиц (*Dipsosaurus*, *Uromastix*, *Ammoperdix*, *Struthio*), как у пустынных форм, так и у обитающей во влажных тропиках игуаны. Это значит, что подобным механизмом могут обладать и наземные птицы, и рептилии. Таким образом, хорошо известный механизм экскреции соли носовыми железами у морских птиц и рептилий, возможно, имеет более широкое распространение.

Можно было бы предположить, что экстрааренальная экскреция соли может быть связана с эффективным извлечением воды из содержимого клоаки

Доказательством прежнего распространения страусов в Сахаре являются обломки скорлупы их яиц на земле в местах, где они некогда гнездились. Одно из мест, где я находил много таких обломков, расположено в окрестностях Вади Саура. Места гнездовий находились вблизи от вади, в котором обычно бывает вода несколько недель зимой и где в течение остальной части года обильно произрастают сочные галофиты. По меньшей мере один из подвигов страуса (*Struthio camelus massaicus*) особенно охотно селится в соседстве с содовыми или солеными озерами [212] — они или пьют соленую воду, или кормятся сочной солелюбивой растительностью.<sup>6</sup>

Страус представляет объект, исключительно интересный для дальнейших исследований. В связи с его большой величиной он не может использовать условия микроклимата для снижения или исключения тепловой нагрузки, как это делают мелкие птицы. По всей вероятности, страус находится в физиологической ситуации такой же, как и верблюды. Возможно, что он обладает выносливостью к некоторому повышению температуры тела, а также к дегидратации, но он обязательно должен обладать и эффективными механизмами для рассеивания тепла путем испарения.

## ОЦЕПЕНЕНИЕ И ЭСТИВАЦИЯ

Хотя в фольклоре есть немало рассказов об оцепенении зимующих ласточек и стрижей, ученые не проявляли особой охоты признавать, что подобный феномен действительно существует. Это мнение претерпело некоторое изменение, когда группой сту-

---

следующим образом. Из клоаки соли извлекаются в результате активного транспорта из жидкой мочи, поступающей из мочеточников. В результате содержимое клоаки становится гипотоничным по отношению к крови, и в силу разности концентраций вода уходит из клоаки в кровь в результате пассивной диффузии. Если бы растворимые соли находились в клоаке в заметной концентрации, моча неизбежно оставалась бы жидкой и было бы невозможным объяснить образование плотной, почти «сухой» мочи, не вовлекая какого-то исключительно эффективного транспорта воды. До сих пор активный транспорт воды достоверно не был установлен ни у одного животного. Более того, по теоретическим основаниям, активный транспорт воды потребовал бы, вероятно, расхода энергии, в сотни раз превышающего тот, что необходим для достижения того же суммарного эффекта в результате транспорта какою-нибудь катиона, например натрия, с последующей пассивной диффузией воды.

Можно предположить, что экстраренальное выделение солей не только является интегральной частью процесса извлечения воды из мочи, но может быть насущно необходимым для эффективного использования экскреции мочевой кислоты в качестве механизма экономии воды у птиц и рептилий. Действительно, следует подумать, не мог ли этот механизм быть предпосылкой в исходной эволюции наземных форм среди этих животных.

<sup>6</sup> Семейство кактусовых является туземным лишь для Нового Света. Следовательно, страусы развивались в условиях, где этот источник воды, относительно свободной от солей, отсутствовал.

дентов во время экскурсии в пустыни Калифорнии были найдены пустынные козодой в состоянии оцепенения [165]. Наблюдения, свидетельствующие о том, что колибри могут в ночное время уменьшать энергетический обмен, давая температуре тела снизиться, делало приемлемым и предположение, что оцепенение — это естественное явление у птиц [244]. Позднее феномен оцепенения был точно установлен у козодоев (капримульгиды), стрижей (микроподиды) и колибри (трохилиды) [246]. В какой степени гипотермия и оцепенение распространены у птиц вообще, предстоит еще выяснить, однако кажется маловероятным, чтобы эти феномены встречались только у упомянутых семейств.

Все случаи оцепенения, о которых сообщалось ранее, всегда возникали как реакция на низкие температуры. Внешние температуры не должны быть столь низкими, как те, при которых возникает гибернация. Так, козодой *Phalaenoptilus nuttallii* обнаруживает оцепенение при 17—19°C [157]. В какой степени оцепенелость, встречающаяся у птиц, равнозначна эстивации млекопитающих, остается еще неясным. А priori кажется маловероятным, чтобы оцепенелость с заметным снижением обмена могла возникать при падении внешней температуры значительно ниже, чем температура тела птицы, например ниже 30°C. Грызуны имеют соответствующие условия под землей в своих норах, но кажется маловероятным, чтобы птицы в жаркое летнее время могли легко подыскать микроклимат с достаточно благоприятными условиями, и оцепенелость у птиц, подобная эстивации у млекопитающих, вероятно, не используется сколько-нибудь широко как средство адаптации к условиям пустыни.

## Р Е З Ю М Е

Большинство птиц — дневные животные и активны в дневное время. В условиях сильной жары их активность ограничивается, однако, утренними и послеполуденными часами. Следовательно, частично их адаптация к пустыне связана с их поведением: они избегают наиболее интенсивного теплового стресса.

Период размножения связан со специфическими трудностями, так как необходимо защитить яйца и гнездовых птенцов от перегревания и обеспечить птенцов водой. Чаще всего размножение приурочено к наиболее благоприятным периодам года, и при сильной засухе репродуктивная активность не проявляется. У некоторых пустынных птиц эндокринный контроль размножения непосредственно связан с началом дождей, которые для них имеют большее значение, чем длина светового дня, играющая существенную роль в репродукции у многих других птиц.

Обычно температура тела у большинства птиц колеблется от 40 до 42° С, т. е. она несколько выше, чем у исследованных в этом отношении млекопитающих. У пустынных птиц температура тела такая же, как и у непустынных видов. Равным образом и летальные температуры тела у обеих групп лежат в одном диапазоне — между 45 и 47° С. Следовательно, пустынные птицы не обладают большей выносливостью к повышению температуры тела, чем их непустынные сородичи.

То, что птицы имеют более высокий уровень температуры тела, чем млекопитающие, позволяет им более эффективно использовать проведение и ради-

ацию для рассеивания тепла. В условиях теплового стресса температура тела птиц повышается еще на несколько градусов, в результате чего градиент между организмом и внешней средой становится еще более благоприятным для теплоотдачи, пока внешняя температура не превышает 40—41° С.

Птицы должны испарять воду, для того чтобы предотвратить подъем температуры тела выше критического уровня. У них нет потовых желез, и испарение воды с дыхательных путей составляет, по-видимому, основной канал расходования воды. Прохождение воздуха над увлажненными поверхностями усиливается благодаря учащению дыхания или путем особых быстрых колебаний мягкого кожного мешка, составляющего дно ротовой полости и горла, или путем комбинации обоих видов движений. Эта реакция появляется, когда температура тела достигает примерно 43° С, причем она наблюдается как у пустынных, так и у непустынных видов.

Некоторые пустынные птицы независимы от питьевой воды и обходятся только свободной водой, содержащейся в корме. В экспериментальных условиях это установлено для хищной воробьиной пустельги и растительноядной птицы (перепела). С другой стороны, распространение многих птиц ограничено областями, расположенными по соседству с источниками открытой воды, а некоторые — хорошие летуны — прилетают к местам водопоя за много миль.

Наземные птицы, как правило, плохо переносят солевую нагрузку, и к этой группе относятся и некоторые пустынные птицы (козодой, мексиканский чечевичник). По крайней мере одна из пустынных птиц (зебровый ткачик) и еще одна, которая живет и гнездится на засоленных болотах (саванновый воробей), переносят соленую воду, более концентрированную, чем морская.

Среди неморских птиц они единственные в своем роде. В то время как морские птицы выделяют избытки соли специальными железами, расположенными на голове, саванновый воробей обладает почкой, способной выделять высоко концентрированную мочу, примерно в три раза превышающую по концентрации максимальный предел, возможный для обычных птиц.

Кроме чисто физиологической специализации, адаптацию птиц к условиям пустыни обеспечивает ряд поведенческих и экологических факторов. И если птицы не мигрируют из пустынных областей в периоды, когда условия становятся неблагоприятными, они могут использовать условия микроклимата, чтобы избежать чрезмерного теплового стресса.

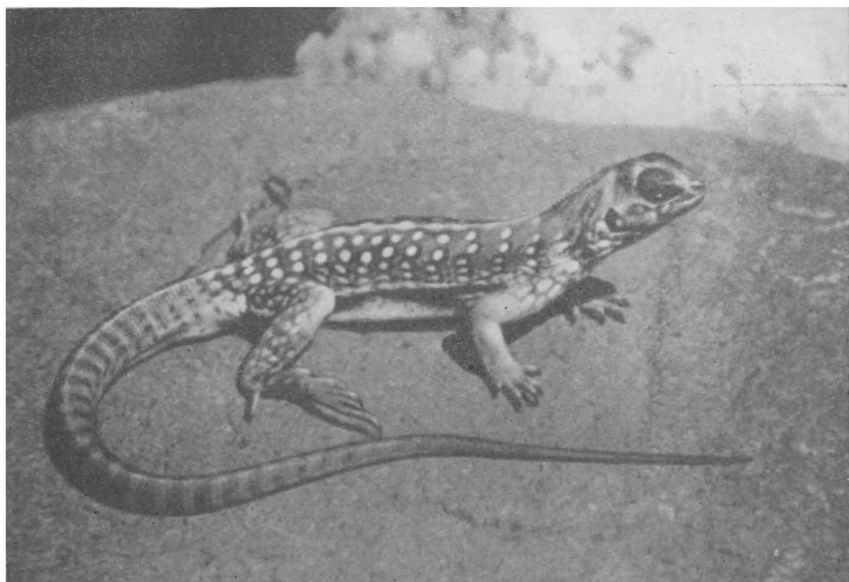
## ЯЩЕРИЦЫ, ЗМЕИ И ЧЕРЕПАХИ

Рептилии — это важная составная часть пустынной фауны. Особенно бросаются в глаза ящерицы, потому что их много и они в большинстве своем дневные животные. Змеи также многочисленны, но они более склонны прятаться или ведут ночной образ жизни; черепахи встречаются относительно редко. Четвертый из современных отрядов рептилий — крокодилы; они ведут земноводный образ жизни и не имеют истинно наземных представителей. Большинство пустынных рептилий плотоядные; мелкие формы питаются насекомыми, но черепахи и некоторые ящерицы относятся к растительноядным. Рептилии отличаются от млекопитающих и птиц во многих отношениях, но наиболее характерное различие — это то, что они «холоднокровны», или пойкилотермны, тогда как млекопитающие и птицы «теплокровны», или гомотермны.<sup>1</sup> Как мы увидим, это упрощение вводит в заблуждение. В течение большей части активной жизни рептилии имеют весьма постоянную температуру тела, которая может сильно отличаться от температуры окружающей среды. В то же время у гибернарующих млекопитающих или у птиц температура тела может сильно меняться в зависимости от колебаний внешней температуры и иногда приближается к нулю. Обычное для учебников деление на «холоднокровных» и «теплокровных» не только недостаточно, но и вводит в заблуждение.

Млекопитающие и птицы обычно имеют относительно высокий обмен и в холодной внешней среде могут поддерживать температуру тела за счет внутренней теплопродукции. Следовательно, этих животных можно назвать *эндотермическими*. Рептилии же обычно

<sup>1</sup> Термины «гомотермный» и «гомойотермный» употребляются как равнозначные. (В русском языке чаще употребляют термин «гомойотермный», — М. З.). Греческое *homos* и *homoios* — синонимы, означают «сходный», «подобный» и не дают лингвистических оснований для их различия. Более простое «гомотермный» широко используется, и лично я предпочитаю его, но на стороне более длинного «гомойотермный» — история, ибо им пользовался еще византийский писатель Tzetzes в XII столетии нашей эры.





#### ПУСТЫННАЯ ИГУАНА (DIPSOSAURUS DORSALIS)

После прохладной ночи пустынная игуана быстро согревается на утреннем солнце. В течение дня она сохраняет поразительно постоянную температуру тела, близкую к  $40^{\circ}\text{C}$ . Это достигается путем точно приспособленного поведения: животное уменьшает время пребывания на солнце и избегает наиболее нагретых участков поверхности пустыни. Фото д-ра Боджерта.

имеют низкий обмен, но они могут использовать внешние источники тепла, например такие, как солнечную радиацию, для того чтобы поднять температуру своего тела, иногда на  $30^{\circ}\text{C}$  выше температуры окружающего воздуха. Правильно будет называть их *экзотермическими* [90]. Итак, эндотермические животные поддерживают температуру тела, продуцируя собственное тепло, экзотермические же могут создавать высокую внутреннюю температуру, когда существует доступный для них источник внешнего тепла.

У многих рептилий главным азотистым продуктом экскреции является мочевая кислота. Следовательно, рептилии обладают возможностью так же экономно расходовать воду на образование мочи, как и птицы, т. е. имеют преимущество по сравнению с млекопитающими, экскретирующими мочевины.

Пустынные рептилии — это относительно мелкие животные. Их индивидуальные территории обитания очень ограничены, и они никогда не передвигаются на значительные расстояния. Это значит,

что они должны адаптироваться к существованию в условиях их непосредственной среды и не могут мигрировать подобно птицам и крупным млекопитающим, когда условия становятся неблагоприятными. Однако они могут и избегать этих условий, и все пустынные рептилии — дневные и ночные — в самое жаркое время дня используют укрытия или подземные норы.

Низкий обмен рептилий, который еще более снижается при низкой температуре, делает у них возможными длительные периоды неактивности и летаргии.

## ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА

### При нормальной активности

Хорошо известно, что в определенных пределах рептилии становятся более активными при высоких температурах. Но менее известно, что многие рептилии в периоде их нормальной активности сохраняют постоянную температуру тела в довольно узких пределах, несмотря на колебания внешней температуры.

Главным фактором в этой регуляции является использование солнечной радиации для повышения температуры тела; соответствующее поведение применительно к условиям микроклимата позволяет животным достигать поражающей точности в регуляции температуры тела. У различных видов и подвидов колючей игуаны (*Sceloporus*) в США и Мексике при нормальной активности температура тела варьирует только в пределах 32.9—36.9° С, хотя они обитают на высотах от 60 до 2200 м над уровнем моря [63]. Данные о двух таких крайних формах, одной — из засушливых низин Мексики и другой — с прохладных высот, представлены в табл. 33.

Т а б л и ц а 33

Порядок величин температур тела при нормальной активности у двух особей двух видов колючей игуаны. Из [63]

|   | Высота над уровнем моря, м | Температура воздуха, °С, средняя | Температура тела, °С |           |
|---|----------------------------|----------------------------------|----------------------|-----------|
|   |                            |                                  | пределы              | средняя   |
| <i>Sceloporus formosus malachiticus</i> . . . . . | 1500—2200                  | 19.1                             | 30.0—35.8            | 32.9±0.38 |
| <i>S. variabilis variabilis</i> .                 | 150                        | 29.5                             | 33.6—40.0            | 36.9±0.24 |

Порядок температур, при которых сохраняется активность у других восьми видов, укладывается в те же пределы, что и у этих двух. Очевидно, колючие игуаны, когда они активны и находятся вне своих укрытий, поддерживают температуру тела в узких пределах, несмотря на широкие вариации температуры воздуха.

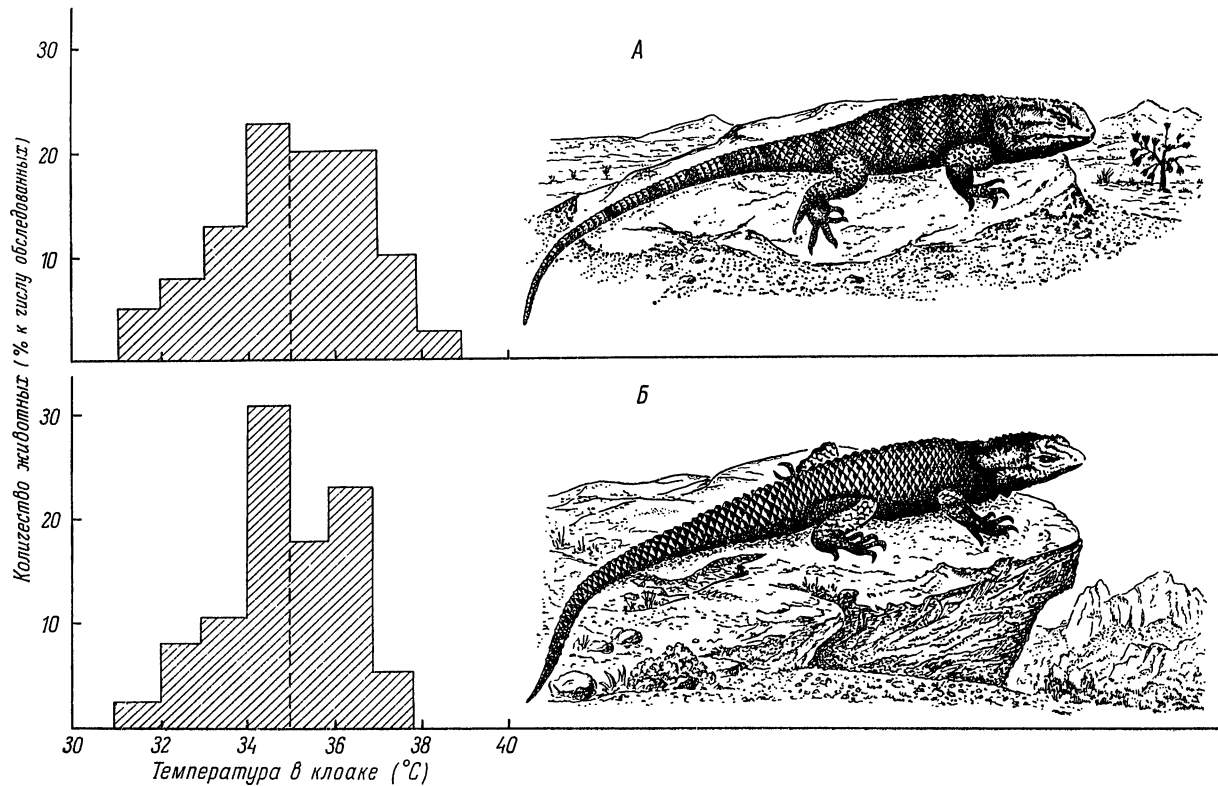


Рис. 44. Частота распределения температур, наблюдаемых у двух видов колючей игуаны в состоянии их нормальной активности в естественной пустынной среде. Температура в клоаке измерялась в пределах 15 сек. после поимки животных. А — *Sceloporus magister*, Б — *S. jarrovi*. Из: Боджерт [64].

Отсюда еще не следует, что у колючей игуаны не бывает отклонений от такого уровня температуры. Она может сохранять полную активность при температурах тела в диапазоне от 30 до 40° С, но у наибольшего количества особей температура держится ближе к средней. На рис. 44 показано распределение температур тела у двух видов колючей игуаны при нормальной активности в их естественной пустынной среде.

Как только вялая ящерица прогреется на солнце до температуры порога ее нормальной активности, поведение ее в отношении

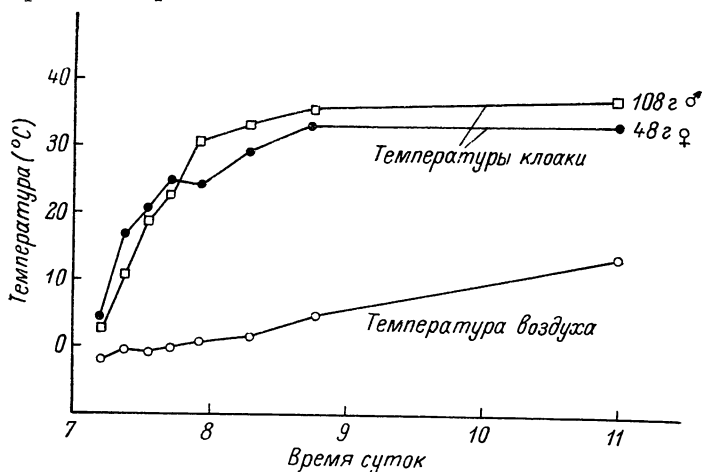


Рис. 45. Повышение температуры в клоаке у двух ящериц (*Liolaemus multiformis*), привязанных на солнце на высоте 4000 м в южном Перу. Из: Пирсон [245].

микроклимата позволяет ей поддерживать температуру тела в пределах 2.5° С от средней на протяжении около 80% этого времени и при всех изменениях внешней температуры, которую она произвольно подбирает в течение ее обычного дня [64].

Один из крайних примеров использования солнечной радиации для согревания был описан Пирсоном, на высоте 4500 м в Перу [245]. Он обнаружил, что ящерица *Liolaemus multiformis* способна сохранять активность даже при температуре воздуха ниже нуля. Например, одна ящерица была поймана, когда температура в тени равнялась 4.5° С. Она была совершенно активна, хотя выглядела несколько вялой, и температура в клоаке равнялась 14.5° С. Другая ящерица оказалась прогретой утром, когда температура в тени была около нуля; при этом температура в клоаке равнялась 31°. Пирсон провел простой опыт, привязав двух ящериц на песке на солнечном свете рано утром на высоте 4000 м. Температура в клоаке измерялась в течение нескольких часов, и были получены результаты, представленные на графике (рис. 45). Ящерицы нагрелись

вались быстро, и менее чем за час температура их тела поднялась на  $30^{\circ}$  выше внешней, которая оставалась близкой к точке замерзания. В течение нескольких последующих часов, когда температура воздуха повысилась до  $13^{\circ}$ , температура тела обоих животных оставалась приблизительно постоянной.

Подобные же результаты еще раньше были получены Стрельниковым на *Lacerta agilis* на Кавказе, на высоте 4100 м, где температура ее тела временами на  $29.2^{\circ}$  С превышала температуру окружающей среды [325].

Различия между близко родственными видами, по-видимому, связаны с экологическими факторами. Так, например, нормальные зарегистрированные температуры у двух видов полупустынных ящериц Старого Света колебались от  $36.0$  до  $38.6^{\circ}$  С у *Eremias pleskei* и от  $39.0$  до  $41.5^{\circ}$  С у *E. strauchii* [340]. Интересно отметить, что первая — это степное животное, в то время как вторая, нормой для которой является более высокий уровень температуры, относится к более типичным пустынным формам.

Наиболее высокие температуры среди ящериц Северной Америки найдены у пустынной игуаны *Dipsosaurus dorsalis*. Такие температуры, как  $44.0^{\circ}$  С, не являются для нее необычными, а температура  $46.4^{\circ}$  была зарегистрирована у животного на фоне нормальной активности [239]. Так как летальные температуры для этой ящерицы равны  $47-49^{\circ}$ , нормальная активность сохраняется у предела, поразительно близкого к границе ее температурной выносливости.

### Поддержание оптимальной температуры

Способность ящериц поддерживать температуру тела в узких пределах, несмотря на наличие широких вариаций внешней температуры, зависит прежде всего от выбора соответствующего микроклимата. Внутренняя теплопродукция и испарение имеют мало значения в ее тепловом бюджете. Главными статьями в тепловом обмене с внешней средой являются: а) проведение из организма в воздух или из воздуха в организм, б) проведение в субстрат или от субстрата и в) солнечная радиация. Из них обмен с воздухом путем проведения, по-видимому, играет наименьшую роль, как это мы видели выше, и, по-видимому, два других фактора имеют гораздо более важное значение.

С о п р и к о с н о в е н и е с с у б с т р а т о м. Многие исследователи показали, что температура тела ящериц часто связана с температурой поверхности субстрата в большей степени, чем с температурой окружающего воздуха (см., например, [289]). Однако следует быть осторожным в оценке результатов этих наблюдений, так как некоторые измерения поверхностной температуры почвы крайне неточны. Например, ртутный термометр дает только грубое представление об истинной температуре поверхности. Более

точные результаты можно получить с помощью малых термопар или термисторов. Однако измерение радиационной температуры в инфракрасной части является методом, наиболее точным из всех доступных, потому что при пользовании им нет нужды в прямом контакте датчика с поверхностью, чем исключается возможность ее нарушения. В прохладном воздухе ящерица может абсорбировать значительные количества тепла от нагретых поверхностей почвы или скал. В опытах, где песчаный субстрат нагревался, в то время как сверху над животным циркулировал прохладный воздух, было показано, что температура тела всегда следует за температурой субстрата [85]. Мелкие животные прогреваются быстрее, чем крупные, и, следовательно, они могут достигать оптимальной температуры за более короткое время.

В пустыне днем температура поверхности почвы может превосходить  $70^{\circ}\text{C}$ , что намного превышает предел температурной выносливости ящериц. Обычно ящерицы в самое жаркое время дня не остаются на солнце, но можно видеть, как отдельные особи быстро перебегают по открытым пространствам, когда температура поверхности очень высока. Обычно такие животные поднимают переднюю часть тела и бегут только на задних ногах. В результате большая часть тела не находится в соприкосновении с наиболее горячим слоем воздуха, непосредственно прилегающим к почве, а поверхность контакта тела с субстратом становится минимальной. Есть и иной прием уменьшения контакта с поверхностью очень сильно нагретого песка, причем с первого взгляда может показаться, что животное при этом даже увеличивает тепловое воздействие. Быстро бегущая по песчаной поверхности ящерица внезапно останавливается, плотно прижимается брюшком к песку и начинает энергично вилять своим телом из стороны в сторону. При этом ящерица, продвигаясь вперед, разгребает передними лапами песок, отбрасывает его в стороны, приводя таким образом тело в соприкосновение с более глубокими, менее нагретыми слоями песка. Подобный образ действия неоднократно наблюдали у пустынной игуаны (*Dipsosaurus dorsalis*) и в лабораторных условиях, и в природе [239]. Некоторые виды ящериц полностью зарываются в песок, в менее нагретые его слои, где они могут оставаться долгое время. У североамериканской песчаной игуаны (*Uma*) носовые ходы имеют петлеобразную или U-образную форму, и песок при дыхании туда не попадает. Эти ящерицы закапываются в песок до уровня наружных носовых отверстий [321].

**С о л н е ч н а я   р а д и а ц и я.** В пустыне солнечная радиация — это важнейший источник тепла для ящериц. Когда они нагреваются, лежа на солнце в утренние часы, то и прямое радиационное тепло, и тепло, поступающее в результате проведения от субстрата, происходят от солнца. В то время когда животное прогревается, еще оставаясь вялым, для него важно, чтобы температура тела повышалась возможно быстро; позднее, днем, когда

животное уже нагрелось, а температура воздуха становится высокой, дальнейшего нагревания необходимо избежать. И здесь требуется какая-то регуляция, которая могла бы предупредить чрезмерную тепловую нагрузку.

Тепловая нагрузка меняется различными путями. Животное может уйти в тень, что целиком элиминирует солнечную радиацию (хотя радиация от близ расположенных предметов может сохраняться). В тени температура поверхности субстрата будет также ниже, что еще больше снизит тепловую нагрузку. Но даже оставаясь на солнце, животное может менять тепловую нагрузку, принимая различные позы. Если оно ориентирует тело перпендикулярно к лучам солнца и тесно прижимается к субстрату, оно подвергает воздействию тепла максимальную поверхность. Но, меняя позу и наклон тела, оно может сильно уменьшить поверхность, непосредственно воспринимающую радиацию.

Недавно было выяснено, что теменной глаз (пинеальный глаз) может выполнять своеобразную функцию. Этот орган, расположенный на самой верхней части головы у ящериц и змей, долго был загадкой для зоологов. Стеббинс и Икин удаляли парietальный орган трех различных родов пустынных ящериц. Подопытные животные дольше задерживались на солнце по сравнению с неоперированными контрольными ящерицами. Если глаз закрывался светонепроницаемой наклейкой, получался аналогичный результат. Однако температура тела у этих ящериц оставалась такой же, как у контрольных, т. е. более продолжительная экспозиция не вызывала повышения температуры [322].

Из этих опытов следует, что теменной глаз, по-видимому, каким-то образом помогает животному регулировать продолжительность пребывания на солнце. Есть некоторые основания думать, что этот механизм действует через эндокринную систему. Стеббинсу и Икину не удалось обнаружить нервных связей между «глазом» и мозгом, и его «сетчатка», видимо, обладает секреторными эндокринными свойствами. В щитовидной железе обнаруживались признаки призрачной секреторной активации с разрежением коллоида, что заставляло предполагать наличие связи между деятельностью щитовидной железы и увеличением локомоторной активности у животных с удаленным теменным органом.

**О к р а с к а к о ж и.** Другой фактор, который следует рассмотреть в связи с тепловым балансом, — это окраска животного. Светлая или темная окраска кожи будет определять величину отражения для видимой части солнечного спектра. Абсорбированная радиация трансформируется в тепло, и так как около половины общей энергии солнечной радиации относится к видимой части спектра, отражающие свойства кожи будут иметь важное значение для теплового баланса. (Вероятно, в отношении инфракрасной части кожи ящериц, как и почти все другие неметаллические поверхности, ведет себя как черное тело, и ее отражающая способность

близка к нулю). Особенно интересно то, что животное может менять отражение видимой части спектра. Многократно наблюдали, что при повышении температуры тела ящерицы до предельно переносимого уровня ее кожа становится светлее [18, 85, 241].

Возможно, что отражающие свойства кожи у пустынных видов выше, чем у других ящериц. При сравнении шестнадцати видов из разных географических зон было обнаружено, что средняя отражающая характеристика спинной и брюшной кожных поверхностей наивысшая у пустынных видов и снижается последовательно у полупустынных, равнинных, у обитателей лесов умеренного климата, доходя до минимума у ящериц, живущих во влажных тропических лесах [163]. Эти определения производились на изолированных участках кожи при длинах волн начиная с 320 мкм (ультрафиолет), в области видимой части спектра от 400 до 700 мкм и до 1100 мкм, т. е. в близкой инфракрасной. Средняя отражаемость варьировала от 6.2% у тропической формы (*Iguana iguana*) до 35% у пустынной жабовидной, или рогатой, ящерицы (*Phrynosoma platyrhinos*). Если исходя из этих данных подсчитать приход тепла для обеих форм, то количество поступившего в организм тепла у одной и другой будет относиться как 1 к 0.7. Таким образом, количественное значение различий в окраске кожи для нагрева тела оказывается не таким существенным, как это можно было бы предполагать, зная, что отражательная способность кожи у первого вида в 5 с лишним раз больше, чем у пустынного. Это следует из величин, комплементарных отражению, т. е. из величины поглощения тепла. Для двух названных видов поглощенная радиация составляет соответственно 94 и 65%, т. е. относится как 1 к 0.7.

Изменения отражательной способности в связи с посветлением кожи, которое наблюдается у ящериц, когда температура тела подходит к летальному пределу, следует измерить не только для видимой, но и для остальной части солнечного спектра. Измерения были проведены только для видимой части между 400 и 700 мкм, но разница между поглощением тепла у «холодной» и «нагретой» *Uta* (североамериканская песчаная игуана) составила всего несколько процентов. В то же время отражаемость кожи дорзальной поверхности *Uta*, измеренная во всех длинах волн, остается близкой к отражаемости субстрата, что указывает на прекрасное совпадение свойств окраски кожи и субстрата [241] (рис. 46).

Вентральная поверхность тела у многих ящериц почти белая и обладает высокой светоотражаемостью для видимой части спектра. Имеет ли это какое-нибудь значение для уменьшения притока тепла от нагретого субстрата? Обычно считают, что белая вентральная поверхность смягчает и снижает оптический эффект тени, отбрасываемой животным, и, таким образом, является одной из форм защитной окраски. Высокая отражаемость также уменьшает поглощение отраженных световых лучей и в меньшей степени — тепло-



вую нагрузку животного. Однако большая часть радиации от нагретого песка находится в средней и дальней инфракрасной области, и, по всей вероятности, белая кожа живота ведет себя в отношении излучения от субстрата как абсолютно черное тело. Предположение, что светлое брюшко дает какие-то преимущества в тепловом балансе, остается ненадежным, пока его справедливость не будет доказана прямыми измерениями.

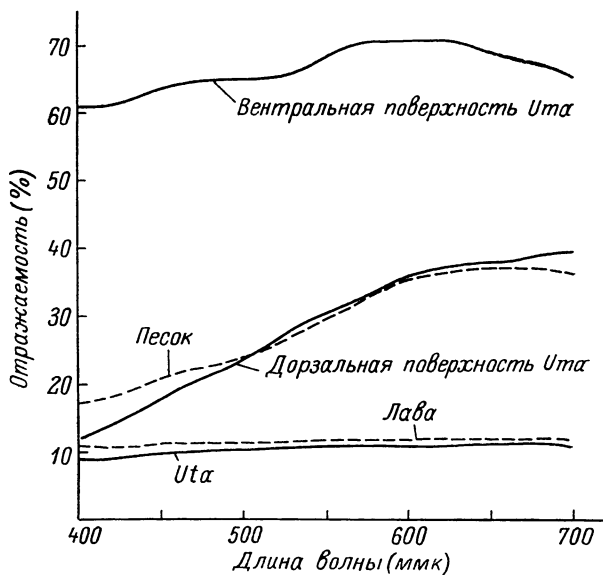


Рис. 46. Отражаемость видимого света у дорзальной кожной поверхности североамериканской песчаной игуаны (*Uta n. notata*) почти такая же, как у окружающего песка. Отражаемость у темноокрашенной *Uta stansburiana* очень близка к отражаемости темных поверхностей лавы, на которых ящерица обычно обитает. Отражаемость белой поверхности живота у *Uta* очень велика, но окраска вентральной поверхности, вероятно, не играет существенной роли в терморегуляции. Из: Норрис [241].

Важность защитной окраски у ящериц совершенно очевидна. Подвид *Sceloporus* из Белых Песков Нью-Мексико почти белый и стойко сохраняет свою окраску в течение двух лет содержания в неволе [240]. Равным образом подвиды *Uta*, которые по окраске сливаются с почти черным цветом лавовых грунтов, на которых они обитают, обладают низкой отражательной способностью, равной 10% по всей видимой части спектра. Это снова подчеркивает, что цвет кожи у ящериц пустыни имеет большее значение для покровительственной окраски, чем для терморегуляции. И в этом нет

ничего удивительного: хотя приспособление в окраске и имеет влияние на теплообмен, но того же самого результата можно много легче достигнуть, переместившись от солнца в тень или в подземное убежище.

### Влияние температуры на уровень обмена

Уровень обмена животного меняется в зависимости от температуры. В зоне температур тела, нормально переносимых животными, повышение температуры на  $10^{\circ}\text{C}$  сопровождается приблизительно двукратным повышением интенсивности обмена и потребления кислорода. Повышение, которое происходит при нарастании температуры на  $10^{\circ}\text{C}$ , обозначается как  $Q_{10}$  (см. стр. 58). Влияние температуры на обмен у рептилий явилось предметом многочисленных исследований, наиболее детальное из которых принадлежит Бенедикту [44]. Значение  $Q_{10}$  для рептилий, как правило, лежит между 2 и 3. Это значит, что при низких температурах интенсивность метаболизма и обмен энергии весьма низки, все физиологические процессы замедлены и животные становятся медлительными и вялыми. Когда температура повышается, все функции животного усиливаются, ускоряются приблизительно пропорционально увеличению потребления кислорода, т. е. в 2 или 3 раза при повышении температуры на  $10^{\circ}$ . При температуре  $30\text{—}40^{\circ}\text{C}$  активность и уровень обмена у большинства рептилий максимальны, и они обладают наибольшей подвижностью.

Интересное свойство некоторых пустынных ящериц было установлено Куком [86]. При относительно низких температурах потребление кислорода у них обнаруживает выраженную температурную зависимость при  $Q_{10}$  около 3. При более высоких температурах (вплоть до  $36^{\circ}\text{C}$ ) зависимость обмена от температуры много меньше. Предполагалось, что это выгодно для животных, которые нормально активны при очень высоких температурах внешней среды. Такие ящерицы принадлежали к трем видам из пустынь южной Калифорнии — *Xantusia vigilis*, *Uma notata* и *Cnemidophorus tessellatus*. С другой стороны, у наиболее тепловыносливой американской ящерицы, пустынной игуаны (*Dipsosaurus dorsalis*), не обнаруживается снижения  $Q_{10}$  и при наивысшей температуре, какую животное может вынести, т. е. близкой к  $46^{\circ}\text{C}$  (рис. 47) [100]. Возможно, это объясняется тем, что у *Dipsosaurus* потребление кислорода при температурах  $20\text{—}40^{\circ}\text{C}$  значительно ниже, чем у других пустынных видов. Это вполне согласуется с замечательной тепловыносливостью, которой обладает *Dipsosaurus*, и, вероятно, это ее свойство следует рассматривать как метаболическую адаптацию к деятельности в жаркой среде [101].

При температуре  $37^{\circ}\text{C}$  рептилии имеют в общем обмен значительно более низкий, чем млекопитающие той же величины при равной температуре. Сравнение *Dipsosaurus* с двумя пустынными

грызунами такой же величины (кенгуровой крысой и белохвостым сусликом) показывает, что обмен ящерицы при 37° составляет всего только около одной седьмой обмена млекопитающих. И даже при дальнейшем повышении обмена, когда ящерица уже приближается к границе ее температурной выносливости, ее обмен более чем в три раза меньше, чем у млекопитающих при 37° [100].

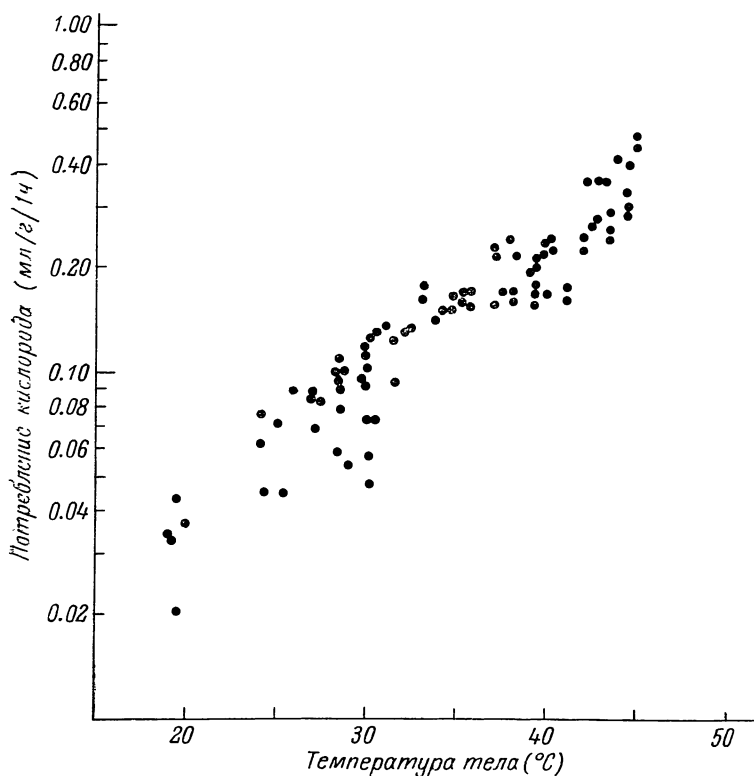


Рис. 47. Потребление кислорода у пустынной игуаны *Dipsosaurus dorsalis* повышается при нарастании температуры тела, вплоть до максимума выносливости, 45° С. Из: Доусон и Бертоломью [100].

Скорости других физиологических процессов. При увеличении потребления кислорода ускоряются и другие физиологические процессы. Некоторые физиологические функции рептилий были изучены в этом аспекте Доусоном и Бертоломью, причем особенно интересные данные были получены на пустынной игуане [100]. Частота дыхания увеличивалась логарифмически с подъемом температуры, при  $Q_{10}$  около 2.5, причем для потребления кислорода этот показатель имеет тот же порядок. Частота сердечных сокращений также нарастала с повышением

температуры. Если на основе этих данных строить полулогарифмическую кривую, точки в зоне температур 20—45°С ложатся на прямую, наклон которой соответствует  $Q_{10}=2.5$ . (Между 5 и 20° температурные изменения развивались более быстро при значении  $Q_{10}=4.8$ ). То, что частота сердечных сокращений изменяется строго пропорционально нарастанию потребления кислорода, заставляет предполагать, что на повышенные требования к циркуляции сердце отвечает лишь увеличением частоты сокращений, не меняя ударный объем. Необычность характера такой реакции станет особенно очевидной, если мы сравним ее с соответствующей реакцией у человека. Если уровень обмена у человека повысится, скажем, в десять раз, то в результате повышения потребности в кислороде частота сердечных сокращений также увеличится, но только в три раза, и одновременно произойдет трехкратное увеличение ударного объема сердца. Предположение, что ящерица реагирует на повышение обмена только учащением сердечного ритма, нуждается в дальнейших подкреплениях, потому что пока нет данных о кислородной артериовенозной разнице. И, если будет доказано, что сердце пустынной игуаны регулирует свой минутный объем только путем изменения ритма, то это животное может стать исключительно интенсивным объектом для изучения физиологии сердца.

Вырезанное сердце дипсозауруса при изучении *in vitro* обнаружило подобные же характеристики. Ушко сокращается спонтанно в широком диапазоне температур, при  $Q_{10}$  от 2.5 до 3. Это заставляет думать, что изменения ритма у этой ящерицы являются врожденным свойством сердечной мышцы и не зависят от экстракардиального контроля через нервы сердца. При наиболее высоких температурах, между 40 и 45°С, частота сокращений изолированного препарата сердца уже не меняется. Однако, поскольку в этих же температурных условиях в целом организме происходит дальнейшее учащение сокращений, то, вероятно, *in vitro* мы сталкиваемся с артефактом, обусловленным тем, что изолированное сердце получает недостаточно кислорода. Так это или не так, можно выяснить в специальных опытах, при более интенсивной подаче кислорода.

Изучалось и напряжение изолированной сердечной мышцы. Изометрическое напряжение в ответ на единичный электрический стимул имеет максимальное значение при 25°С, резко снижаясь как при повышении, так и при понижении температуры. При повышении от 25 до 45°С величина напряжения падает почти до одной пятой от исходной. На первый взгляд это кажется удивительным, поскольку показатели других физиологических функций игуаны с повышением температуры увеличиваются. Однако напряжение регистрировалось в условиях одиночного сокращения, развивающегося в ответ на одиночный электрический стимул. Напряжение одиночного мышечного сокращения находится в прямой зависимости от длительности потенциала действия, а так как

последний укорачивается при повышении температуры, то и величина напряжения в ответ на одиночный стимул должна снижаться с повышением температуры.

### Акклиматизация к различным температурам

Уровень обмена у ящерицы при данной температуре зависит в какой-то степени от «температурного прошлого» данной особи. Акклиматизация к температуре выражается в том, что при воздействии одной и той же температуры животные, которые ранее содержались при относительно высокой температуре, обнаруживают более низкий обмен, чем животные, пребывавшие при относительно низких температурах. Это видно, если скорость обмена у обеих групп сравнивать шаг за шагом в определенном диапазоне температур. Это было показано, например, на *Sceloporus occidentalis* (рис. 48) [98].

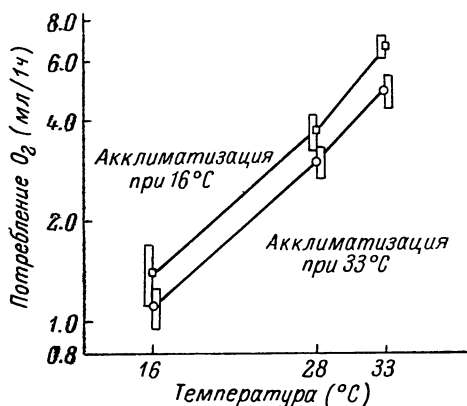


Рис. 48. Зависимость потребления кислорода от температуры у ящериц *Sceloporus occidentalis*, акклиматизированных в течение 5 недель при 16 или при 33° С. При каждой данной температуре акклиматизированные к теплу ящерицы обнаруживают более низкий обмен, чем акклиматизированные к холоду. Вертикальные столбики представляют две стандартные ошибки для каждой средней. Из: Доусон и Бертоломью [98].

В таком явлении нет ничего неожиданного, это характерная черта многих холоднокровных животных, у которых имеет место подобная акклиматизация. Однако продолжение подобных исследований у различных видов может выявить интересные особенности, что имеет значение для оценки реакции на температуру среды у пустынных и непустынных видов.

Один интересный и довольно загадочный эффект температурной акклиматизации наблюдался у *S. occidentalis*. Если животное помещалось в условия, где оно само могло избирать некоторую предпочитаемую температуру, то выбор зависел от температурных условий, в которых ящерица находилась до опыта. В одном из опытов [353] животные содержались в течение 14 дней при постоянных температурах 12, 25 и 35° С. Можно было ожидать, что животные, акклиматизированные при наиболее высокой температуре, окажут предпочтение высоким же температурам. Однако, как это

ни странно, результат получился противоположный. В то время как животные, приученные к 12 и 25°, выбирали среду, где они могли поддерживать температуру тела на уровне 33—34°, животные, акклиматизированные к 35°, предпочитали температуру в среднем 30.1° (табл. 34).

Т а б л и ц а 34

**Влияние предшествующей акклиматизации к температурным условиям на предпочитаемую температуру тела у ящерицы *Sceloporus occidentalis*. Из [353]**

Разница между животными, акклиматизированными к 35° С и более низким температурам статистически достоверна ( $P < 0.01$ ).

| Температура акклиматизации, °С | Число животных | Число отсчетов | Предпочитаемая температура, °С |
|--------------------------------|----------------|----------------|--------------------------------|
| 12                             | 43             | 344            | 33.7 ± 0.43                    |
| 25                             | 25             | 220            | 33.2 ± 0.06                    |
| 35                             | 52             | 382            | 30.1 ± 0.65                    |

### Летальная температура тела

Пустынная игуана (*Dipsosaurus dorsalis*) сохраняет нормальную активность при температуре тела, достигающей 44—45° С [88, 239]; это превосходит то, что способны выдержать другие рептилии Нового Света, изученные в этом отношении. Температура 44 или 45° вредна или смертельна для многих других ящериц, включая несколько пустынных видов рода *Sceloporus* [85].

Пустынная игуана может выдерживать температуру тела 46° или слегка выше в течение продолжительного периода [100, 239]. Но, если температура хоть немного превышает такой уровень, это быстро приводит животное к роковому концу. Итак, пустынная игуана нормально существует в условиях, когда температура ее тела поразительно близка к летальному пределу.

О летальных температурах различных рептилий имеются обширные сведения, но эти данные не всегда сравнимы. Многие исследователи помещали ящериц или змей на солнце и устанавливали, что животные выдерживают такую прямую экспозицию лишь короткое время, может быть 10 или 20 мин., в зависимости от условий. И если термометр вводился в клоаку умирающего животного, то такое измерение давало лишь грубое представление о его летальной температуре.

Для точного измерения температуры тела животных необходимо, чтобы они находились в единообразных условиях среды, а не помещались сразу на горячий субстрат с солнечной инсоляцией, и чтобы

воздействие нагретого воздуха нарастало постепенно, прибавляясь к общему комплексу условий среды. Другой важный фактор — это значение продолжительности экспозиции в данной, близкой к летальной температуре для развития ее повреждающего эффекта. Необходимо установить точную температуру тела и как долго она может поддерживаться. Необходимо также располагать соответствующей, точно калиброванной измерительной аппаратурой. Ртутные термометры отнюдь не являются идеальными по многим причинам, и прежде всего потому, что они реагируют медленно и обладают высокой теплоемкостью. Поэтому нет смысла составлять перечни «летальных» температур, сопоставляя результаты измерений, полученных различными методами в условиях, мало уточненных.

Хотя прямое сравнение результатов, полученных различными исследователями, как мы сказали, затруднено, но на основании имеющегося материала можно все же сделать и некоторые интересные выводы. Не вызывает сомнения, что змеи в общем обладают меньшей теплоустойчивостью, чем ящерицы. Например, Коулз и Боджерт [88] сообщили, что критический температурный максимум у рогатой гремучей змеи (*Crotalus cerastes*) равен  $41.6^{\circ}\text{C}$ , в то время как для ящериц, обитающих в тех же зонах пустыни, он колеблется от  $45$  до  $47.5^{\circ}$ . Точно такие же соотношения были описаны Сен-Жироном и Сен-Жироном, которые пришли к обобщающему заключению, что у всех змей и у ящериц, обитающих в прохладных или умеренных зонах, летальная температура равна  $43\text{—}44^{\circ}\text{C}$ , тогда как летальный максимум у ящериц из жарких зон достигает  $48\text{—}49^{\circ}$  [289]. В этой связи нужно учитывать, что змеи обычно являются ночными животными, в то время как большинство ящериц — дневные и часто подвергаются воздействию высоких температур.

Истинная причина тепловой смерти животных, как пустынных, так и обитателей умеренных областей, остается, в сущности, неизвестной. Нельзя связать эту смерть с каким-то одним единственным фактором, но, кажется, главным из них является расстройство функции центральной нервной системы. У многих животных тепловая смерть наступает при температуре, значительно более низкой, чем та, при которой происходит коагуляция белков и денатурация ферментов. Кажется вероятным, что причина смерти у таких животных связана с нарушением физиологической координации различных процессов, на уровень которых температура влияет несколько различно. Но у пустынных животных, с летальной температурой от  $45$  до  $50^{\circ}\text{C}$ , причина термальной смерти может быть связана и с прямым действием температуры на тканевые белки и ферменты. Например, мышца пустынной ящерицы *Eremias strauchii* теряет возбудимость после 5-минутного воздействия температуры  $48.5^{\circ}$ , тогда как родственная форма, степная ящерица *E. pleskei*, теряет возбудимость уже при  $47.4^{\circ}$  [340].

Температурная устойчивость тканей пустынной игуаны *Dipsosaurus dorsalis*, наиболее выносливой из всех изученных в этом отношении ящериц, поразительно высока. Сердечная мышца ее способна реагировать на электрическое раздражение после 5-минутной экспозиции при температуре 50.2° С [100].

Максимальная температура, которую животное выдерживает в лабораторных условиях, не обязательно должна совпадать с той, которая переносима в обычных условиях среды обитания. Коулз [87] показал, что змеи и ящерицы при воздействии высоких температур теряют способность к координированным движениям уже тогда, когда температура их тела еще не вызывает необратимых повреждений и животные остаются живыми, если прекратить тепловое воздействие. Если животные достигают этого температурного предела в их естественных условиях, они оказываются уже неспособными искать укрытия, продолжают подвергаться воздействию и гибнут. Поэтому практически температура, при которой нарушаются организованные и целенаправленные локомоции, и соответствует летальному пределу температурного воздействия. Коулз предложил обозначать этот момент как «критическую максимальную температуру»; с экологической точки зрения этот предел имеет большее значение, чем абсолютная летальная температура.

**Акклиматизация и летальная температура.** Максимальная летальная температура и ее отношение к предшествующим температурным условиям животных привлекали значительное внимание [71, 166]. И удивительно, что так мало изучался данный феномен у пустынных рептилий. Было, однако, показано, что у ящерицы *Uta ornatus linearis* и критический температурный максимум, и продолжительность выживания при высокой температуре увеличиваются после предварительного выдерживания при высоких, но не летальных температурах [201]. В этом исследовании контрольные животные были недавно пойманы и до опыта выдержива-

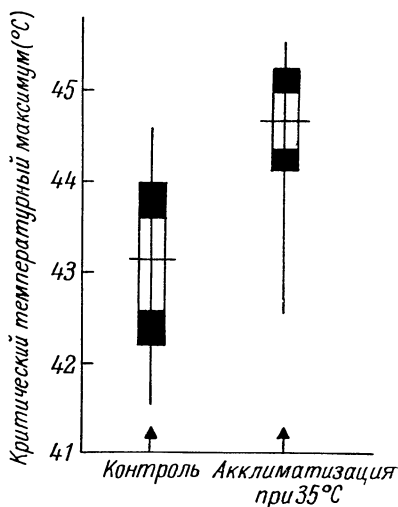


Рис. 49. Критические максимумы температуры для ящерицы *Uta ornatus linearis*, акклиматизированной при 35° С. Горизонтальные линии — средние, белые прямоугольники — две стандартные ошибки по каждую сторону от средней, белые и черные прямоугольники вместе — одно стандартное отклонение. Из: Лоу и Вэнс [201].



лись 1 или 2 дня при комнатной температуре. Подопытная же группа до опыта содержалась 7—9 дней при постоянной температуре 35° С, что привело к высоко достоверному повышению их тепловыносливости (рис. 49).

### Предотвращение перегрева, полипноэ и испарение

Если ящерицы подвергаются воздействию среды, вызывающей критическое перегревание, они пытаются избежать его, о чем мы уже говорили выше в этой главе. Способны ли они активно противостоять повышению температуры тела, если им не представляется возможности укрыться от теплового воздействия?

Рептилии не имеют потовых желез, и испарение воды для терморегуляции, вероятно, может осуществляться только с дыхательного тракта. Доусон и Бертоломью описали, как пустынная игуана начинает усиленно дышать, высовывая налитый кровью язык, когда температура ее тела превосходит 43° С [100].

Т а б л и ц а 35

Частота дыхания у пустынной игуаны (*Dipsosaurus dorsalis*) при высокой температуре. Из [331]

Цифры в последней колонке получены не на тех же животных, что и остальные данные

| Температура в клоаке, °С | Частота дыхания | Колебания числа дыханий в 1 мин. | Испарение, мг Н <sub>2</sub> О на 1 г веса тела в 1 час |
|--------------------------|-----------------|----------------------------------|---|
| 32                       | 8.8 ± 4.7       | 4—16                             | 0.86 ± 0.23   |
| 36                       | 18.5 ± 4.6      | 9—25                             | 1.16 ± 0.25   |
| 40                       | 19.4 ± 6.2      | 9—26                             | 2.08 ± 0.44   |
| 44                       | 58.9 ± 38.0     | 20—180                           | 3.64 ± 0.93   |

Однако подобного рода полипноэ не сопровождается резким, внезапным учащением дыхания, как это имеет место у некоторых млекопитающих и птиц. Как было показано выше, происходит непрерывное, постепенное учащение дыхания, по мере нарастания обмена, и температурный коэффициент процесса тот же самый, что и для потребления кислорода. Подобное же «полипноэ» наблюдали и у других ящериц, но не у всех. У американского длинноногого сцинка *Eumeces obsoletus* число дыханий не возрастет в той же степени, как потребление кислорода, и Доусон установил, что полипноэ у этого животного не наблюдается, даже когда температура его тела достигает уровня, опасного для жизни [101].

В противоположность этому у пустынной игуаны повышение частоты дыхания более заметно [331]. Средняя частота дыхания при температуре в клоаке 40° С была равна 19, и при повышении

температуры до 44° частота дыхания возрастала до 59 в среднем (табл. 35), с колебаниями от 9 до 26 при 40° и от 20 до 180 при 44°. Это доказывает наличие выраженной способности увеличивать частоту дыхания, но влияние этой реакции на интенсивность испарения кажется меньше, чем можно было предполагать, исходя из интенсивности повышения частоты дыхания. По-видимому, учащение дыхания у ящерицы — относительно малоэффективный механизм для увеличения испарения воды. Ниже мы еще вернемся к этому вопросу более детально.

Было бы интересно изучить полипноэ и испарение при высоких температурах, близких к критическому пределу, у ящериц с большими отличиями по величине тела. Различные крупные ящерицы, такие, как вараны Старого Света и австралийских пустынь, были бы подходящим объектом для подобных исследований. Испарение как средство теплорегуляции теоретически должно быть более эффективно у крупных животных. Кроме того, пустыни Старого Света имеют больший геологический возраст, чем пустыни Нового Света, и можно ожидать, что ящерицы пустынь Старого Света обнаружат более высокую физиологическую приспособленность к условиям жизни в пустыне.

## ВОДНЫЙ ОБМЕН

Нормально в теле рептилий содержится столько же воды, что и у млекопитающих, или несколько больше. Это известно уже давно и в последнее время подтверждено для нескольких типично пустынных видов [174, 176, 342]. Высокое по сравнению с млекопитающими содержание воды, обнаруженное у ящериц *Uromastyx* и *Varanus*, частично связано с малым содержанием жира в их теле.

Для животного сохранение водного баланса означает, что потери, связанные с выделением мочи, испражнений и испарением, должны покрываться соответствующим приходом воды. Последний же зависит от обычных трех источников: питья, свободной воды в корме и оксидационной метаболической воды.

Свободная вода для питья в пустыне доступна лишь редко, и многие рептилии обитают в условиях, где вода практически отсутствует. Возможно, что некоторое значение могла бы иметь роса, в особенности для мелких животных. Очень маленькие животные по утрам, когда выпадает крупная роса, могут слизывать ее капельки, и такой путь мог бы быть надежным для достаточного снабжения водой. Однако роса выпадает только в прохладные или холодные ночи, а утром она вновь испаряется, прежде чем многие ящерицы успевают прогреться на солнце настолько, чтобы приобрести активность. Описывалось, как прохладным утром змеи, быстро высовывая язык, слизывают капли росы с камней, листьев и проч. К сожалению, простое наблюдение над такими действиями еще не может доказать, действительно ли слизывание росы имеет место. Другая

возможность, которую необходимо исследовать, — не происходит ли при соприкосновении кожи животного с поверхностью, покрытой росой, абсорбции воды через кожу?

В университете в Тель-Авиве Мендельсон пытался выяснить возможность кожной абсорбции воды; но если поглощение воды путем питья было исключено, увеличения веса тела животного при соприкосновении с водой не наблюдалось. Такие опыты проведены с пустынными ящерицами *Agama*, *Acanthodactylus*, *Uromastyx* (личное сообщение).

С другой стороны, есть данные, что молох — ящерица из пустынных областей Австралии (*Moloch horridus*) — впитывает воду кожей [74]. Однако в новейших исследованиях было установлено, что вода в данном случае не проходит сквозь кожу, но движется благодаря капиллярности вдоль открытых тонких канальцев, пронизывающих наружные ороговевшие слои эпидермиса. Если живот ящерицы смочен водой, кожа действует как пропускная бумага идвигающийся вперед фронт воды виден даже на поверхности кожи. Когда вода достигает рта, животное, сжимая и разжимая челюсти, поглощает воду. Если челюсти заклеить липкой лентой, то при соприкосновении с водой вес тела ящерицы возрастет не больше, чем это могло бы зависеть только от капиллярного пропитывания кожи. Но если пластырь снимался, челюсти вновь начинали двигаться, а вес возрастать. Эти данные были подтверждены в опытах, где вода, с которой контактировалось животное, была подкрашена синькой Ивенса. При этом краска обнаруживалась в желудке, хотя питья в обычном смысле этого слова никогда не наблюдалось [50].

Если рептилии в неволе получают воду, они пьют немного, хотя иногда полностью погружаются в воду. Количественно питье фактически не изучалось, но мне известно одно впечатляющее сообщение о том, что у пустынной черепахи (*Gopherus agassizii*) вес тела после питья увеличился на 40% [356]. Богерт и Коулз подозревают наличие весьма интересного способа поглощения воды у ящерицы — флоридской двуходки (*Rhineura floridana*). Эти исследователи показали, что ящерица быстро теряет воду, если содержать ее в сухом песке, но если животное вновь помещают на влажный песок, вес быстро восстанавливается [62]. Они установили при этом, что влажность песка совершенно недостаточна, чтобы ящерица могла поглощать воду через рот, и что больше оснований думать здесь о прямой кожной абсорбции воды. Было бы полезно повторить эти опыты в строго контролируемых условиях, не только на данном, но и на других видах, в частности на пустынных.

Большинство пустынных рептилий является плотоядными, и их пища, таким образом, содержит достаточные количества воды. Поскольку эта вода не используется для терморегуляции, подобные животные должны были бы находиться в благоприятных ус-

ловиях, так как мочеобразование не требует больших затрат воды у животных, которые выделяют по преимуществу мочевую кислоту. Например, гремучие змеи могут жить в неволе неопределенно долгое время без питьевой воды, очевидно, вполне довольствуясь водой, содержащейся в корме [183]. Мендельсон рассказывал мне, что он содержал в неволе без воды 5 лет змею *Spalerosophis diadema* из Негева, которая кормилась только живыми мышами. За 9 месяцев змея съела 21 мышь, и при этом вес ее увеличился с 123 до 132 г.

Окислительная вода у рептилий образуется в таких же количествах, как и у других животных, однако следует напомнить, что белок дает несколько больше метаболической воды у животного, которое выделяет вместо мочевины мочевую кислоту (см. стр. 246).

### Испарение воды

Испарение у рептилий не привлекало существенного внимания. Можно ожидать значительных вариаций величины испарения у рептилий в зависимости от температуры и влажности воздуха.

Когда пойкилотермное животное, с его относительно низким обменом, остается в прохладной подземной норе, то температуры его тела и внешней среды очень близки. И, если относительная влажность воздуха высока, как это мы обычно и наблюдаем в подземных воздушных пространствах, испарение будет очень низко, практически приближаясь к нулю. В результате создается то самое преимущество, которым пользуются эстивирующие млекопитающие, когда температура их тела падает и приближается к температуре внешней среды. Этот вопрос мы обсуждали выше (см. стр. 219). И, если даже воздух подземного убежища не насыщен полностью, все равно испарение будет снижено, так как выдыхаемый воздух остается прохладным и содержит меньшее количество водяных паров, даже если он полностью насыщается в дыхательных путях.

Когда рептилии нагреваются на солнце до уровня, соответствующего их нормальной активности, они оказываются в той же ситуации, что и млекопитающие. Конечно, в принципе все равно, из какого источника происходит тепло: извне у экзотермического ящерицы или в результате метаболизма у эндотермического млекопитающего. В обоих случаях количество водяных паров, поступающих в воздух в дыхательных путях, будет зависеть от температуры и влажности вдыхаемого и выдыхаемого воздуха.

Если внешняя температура доходит до уровня, при котором температура тела может достигнуть предела выносливости, то испарение — это единственная возможность не допустить такого повышения температуры (если, конечно, животное не может укрыться в более благоприятных условиях). Мы не знаем, в какой степени

рептилии пустыни могут использовать воду для терморегуляции, но если они вообще прибегают к этому механизму, они должны быть в том же положении, что и млекопитающие. Крупные рептилии будут нагреваться много медленнее, и их тепловая инерция значительно выше, так как поверхность их тела относительно мала и использование воды для терморегуляции у них более эффективно. Многие рептилии пустыни, однако, малы или даже

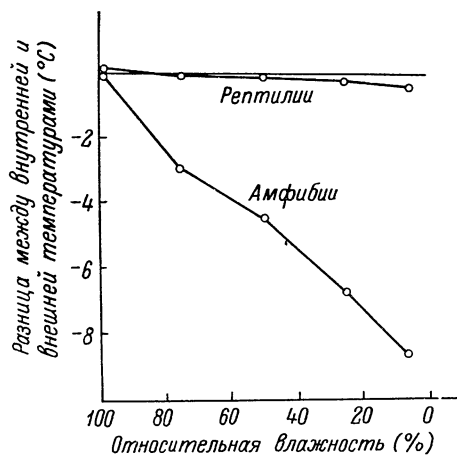


Рис. 50. Испарение с влажной кожи амфибий вызывает охлаждение животного ниже окружающей температуры, с повышением разности температур в зависимости от понижения относительной влажности воздуха. Испарение с сухой кожи рептилий низко, и его охлаждающий эффект очень мал. Из: Холл и др. [139].

очень малы, и использование воды для терморегуляции было бы для них чересчур дорогим средством. Соответственно мы можем ожидать, что многие пустынные ящерицы не используют испарение в качестве основного механизма в борьбе с высокими температурами, но в большей степени полагаются на свою способность избегать температур летальных или близких к летальным.

Уровень потерь воды у рептилий. Кожа рептилий суха и покрыта толстым слоем кератина. Нужно ожидать, что испарение с сухой поверхности будет очень мало. Сравнительно с испарением с влажной кожи амфибий испарение и на самом деле низко; это можно видеть из того, что температура тела рептилий остается близкой к окружающей среде, в то время как амфибии при быстром испарении воды охлаждаются на несколько градусов ниже температуры внешней среды, в особенности если влажность последней низкая (рис. 50). Однако, как мы увидим, существуют серьезные доказательства, что у рептилий имеется высокое испарение по сравнению с млекопитающими.

вызвать пяти-десятикратное увеличение обмена, а испарение с дыхательного тракта теснейшим образом связано с потреблением кислорода и легочной вентиляцией. Величина животного важна потому, что интенсивность испарения и с кожи, и с дыхательного тракта в большей степени зависит от поверхности, чем от веса тела. И, наконец, должна быть, конечно, известная разница между температурами животного и окружающей среды.

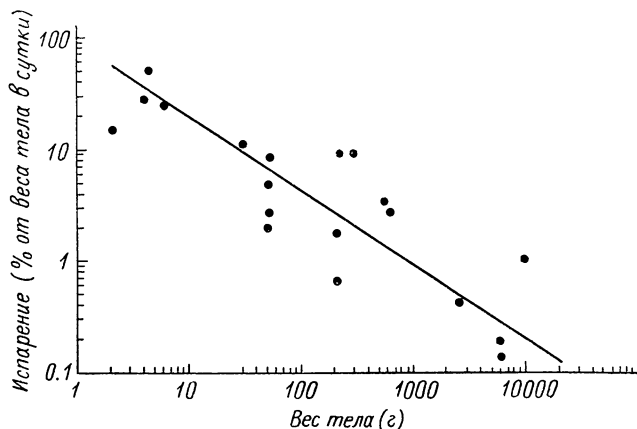


Рис. 51. Если данные наблюдений о потерях воды у различных рептилий отнести к их весу, то окажется, что мелкие животные имеют более высокий уровень испарения, чем крупные. Повышение испарения у мелких рептилий оказывается больше, чем это можно предсказать, исходя из их относительно большей поверхности тела (см. текст). График построен на основании выборочных данных. Из: [44, 47, 62, 331].

Для того чтобы получить хотя бы приблизительное представление о значении различных факторов, и прежде всего величины тела, я построил график (рис. 51) на основании наблюдений некоторых исследователей над наземными рептилиями. Рисунок не претендует на полноту, это просто попытка свести несколько наблюдений над рептилиями, сильно различающимися по размерам.

Из графика видно, что испарение, если выразить его в процентах к весу тела, больше у мелких животных. Этого действительно и следовало ожидать, так как мелкие животные имеют относительно большую поверхность тела, относительно более высокий уровень обмена и проч. по сравнению с большими животными. Однако линия на рис. 51 имеет наклон  $-0.67$ , а если мы имели бы дело с точно выраженной функциональной зависимостью от поверхности, величина эта была бы вдвое меньше, всего только  $-0.33$ .

Компиляцию подобного рода следует оценивать весьма осторожно, так как данные, положенные в ее основу, получены весьма

различными методиками, часто без контроля атмосферной влажности и у самых различных видов животных. Необходимо значительно больше данных, желательно, чтобы они были получены более единообразной техникой, и, насколько это возможно, данные по различным видам должны быть рассмотрены отдельно. (Интересно, однако, что характер испарения у различных отрядов наземных рептилий имеет много общего и что испарение у аллигатора, обычно ведущего водный образ жизни, превосходит на целый порядок величины испарения у других рептилий [62]).

Данные о пустынной игуане *Dipsosaurus dorsalis* показывают, что потеря воды у нее увеличивается с повышением температуры. Уровень потребления кислорода определялся на том же животном, и эти наблюдения вполне пригодны для того, чтобы рассмотреть испарение в отношении его к уровню обмена. В табл. 35 (стр. 274) было показано, что частота дыхания увеличивается почти в семь раз между 32 и 44° С. Так как испарение остается приблизительно пропорциональным потреблению кислорода, за повышением частоты дыхания не следует соответствующее повышение потери воды. Другими словами, «полипноэ» кажется неэффективным и лишеным смысла, если оно не оказывает заметного эффекта на рассеивание тепла. Возможно, нет и основания ожидать усиленного испарения, так как температура 44° С для пустынной игуаны еще вполне нормальна и переносима. Но почему же тогда повышается частота дыхания? Отсутствие пропорционального увеличения испарения кажется еще более удивительным, если учесть, что воздух, насыщаемый при 44° С, содержит почти вдвое больше воды, чем при 32° С (63 мг на литр и 34 мг соответственно).

Т а б л и ц а 36

Изменения испарения воды и уровень обмена при повышении температуры у пустынной игуаны *Dipsosaurus dorsalis*.  
Из [331]

| а                         | б                                 | в                                     | г   | д  | е  |
|---------------------------|-----------------------------------|---------------------------------------|---|--|--|
| Температура животного, °С | Н <sub>2</sub> О потери, мг/г/час | Потребление О <sub>2</sub> , мл/г/час | Испарение Н <sub>2</sub> О, мг на 1 мл использованного О <sub>2</sub> | Образование окислительной Н <sub>2</sub> О, мг/г/час | Отношение потери тепла испарением к общей теплопродукции |
| 32                        | 0.86                              | 0.10                                  | 8.6   | 0.06   | 1.04   |
| 36                        | 1.16                              | 0.18                                  | 6.5   | 0.11   | 0.78   |
| 40                        | 2.08                              | 0.24                                  | 8.7   | 0.14   | 1.05   |
| 44                        | 3.64                              | 0.35                                  | 10.4  | 0.21   | 1.26   |

Относительное постоянство испарения на единицу потребления кислорода (табл. 36, колонка «г») позволяет сравнить потери воды у пустынных рептилий и пустынных млекопитающих. Если

на том же основании рассчитать испарение у мелких пустынных грызунов, оказывается, что оно составляет около 0.6 мг воды на 1 мл использованного кислорода, или менее одной десятой того, что тратят ящерицы. Если бы мы на момент допустили, что вентиляция легких у рептилий такая же, как у млекопитающих, то приходим к заключению, что всего лишь одна десятая часть воды удаляется путем испарения с дыхательных путей, а остальные девять десятых испаряются через кожу. Насколько мне известно, единственная попытка раздельного определения испарения через кожу и дыхательные пути у рептилий была предпринята Чью, который нашел, что испарение с головы относится к испарению с остальной поверхности тела как 2 : 1 [81]. Неожиданно высокие величины, приведенные выше, показывают, что дальнейшее изучение данного вопроса сулит весьма интересные результаты.

Обычно предполагалось, что испарение через кожу у рептилий незначительно, однако предварительные данные, приведенные выше, свидетельствуют как раз о противоположном. Цифры, приведенные в табл. 36, не являются единственной доступной информацией; наблюдения Бенедикта на змеях и черепахах, весящих от 2.6 до 10.2 кг, показали, что потери воды составляют у них от 3.5 до 9 мг воды на 1 мл потребленного кислорода [44]. Другими словами, крупные змеи и черепахи испаряют по отношению к обмену примерно те же количества воды, что и ящерицы в опытах Темплтона, и это испарение намного превышает величины, найденные у млекопитающих. Сам Бенедикт расценивает эти цифры как доказательство значительных потерь воды через панцирь у черепахах и сквозь кожу у змей, подкрепляя это свое мнение наблюдениями, из которых явствует, что змеи могут поддерживать температуру тела более низкую, чем температура окружающей среды.

Рассматривая вопрос о кенгуровой крысе, мы показали, что количество испаряемой с дыхательных путей воды в полностью сухом воздухе очень близко к объему одновременно образуемой окислительной воды. Количество окислительной воды у ящериц показано в колонке «д» табл. 36. Видно, что у пустынной игуаны испарение в сухом воздухе в 10—15 раз превышает объем воды, который может одновременно образоваться в результате окисления. Это кажется неожиданно высоким, но так как Бенедикт на более крупных рептилиях, змеях и черепахах, пришел в принципе к тем же результатам, мы можем предполагать, что порядок величин в табл. 36 соответствует действительности, во всяком случае пока более детальные исследования не убедят нас в противоположном.

Из данных табл. 36 вытекает еще один интересный вывод. В колонке «е» показаны отношения между теплом, удаляемым путем испарения, и общей одновременной теплопродукцией ящерицы. Оба эти процесса в зоне обследованных внешних температур имеют



примерно один и тот же порядок величин и находятся между собой в отношении, близком к единице. Тепло удаляется путем испарения в том же количестве, в каком образуется, даже при наивысшей температуре. Было бы очень интересно выяснить, сохраняется ли это отношение при дальнейшем повышении температуры на 1 или 2°, когда она приближается к узкой границе, отделяющей температуру нормальной активности пустынной игуаны от ее летального температурного предела. Хотя вода и не используется для терморегуляции при 44° С, это может иметь место при 45—46° С, чтобы предотвратить подъем температуры тела до летального уровня.

## Моча

**Мочевая кислота.** В 1822 г. Вокелэн [341] сообщил, что моча рептилий состоит почти целиком из мочевой кислоты, и стала общепринятой точка зрения, что экскреция мочевой кислоты находится в корреляции с недостатком воды и является средством ее экономии у наземных животных и обитателей засушливых зон. Экскреция мочевой кислоты у наземных рептилий и птиц была затем многократно подтверждена, но далее было также найдено, что у водных рептилий, таких, как крокодилы и морские черепахи, продукты азотистого обмена выделяются по преимуществу в виде мочевины и аммиака [318]. Корреляция между экскрецией мочевой кислоты и условиями среды обитания становится весьма очевидной при сопоставлении близкородственных видов. Например, некоторые количества мочевины в моче найдены у восьми видов рептилий *Helonia*, но в то время как виды, ведущие амфибионтный образ жизни, выделяют по преимуществу аммиак и мочевину, ксерофильные наземные виды выделяют в качестве основного конечного продукта азотистого обмена мочевую кислоту [232].

То, что рептилии способны образовывать и выделять и мочевую кислоту, и мочевину, имеет существенный интерес. Неясно, каким образом тот или иной вид экскретирует по преимуществу либо одно, либо другое. Оказывается, что могут быть различия внутри отдельных видов. У черепахи *Testudo leithii* даже одно животное может переходить от выделения по преимуществу мочевой кислоты к экскреции мочевины и наоборот [175]. Смена одного типа экскреции на другой у черепах вида *T. mauritanica* является, по-видимому, прямой функцией температуры и гидратации животного, причем в условиях неблагоприятного водного баланса образуется преимущественно мочевая кислота [109]. Определяющий возможность подобного рода сдвигов биохимический механизм совершенно неизвестен и заслуживает дальнейшего изучения.

То, что мочевая кислота выпадает из мочи в осадок и экскретируется в виде полутвердой массы, делает возможным высоко

экономное расходование воды. Маршалл нашел [216], что мочевая кислота не только фильтруется в почечных клубочках, но поступает в мочу и в результате активной канальцевой секреции. По данным Маршалла, у ящерицы *Iguana iguana* всего только 6% мочевой кислоты выделяется в результате фильтрации, а остальные 94% добавляются в результате канальцевой секреции. Весьма желательны дальнейшие исследования обмена азота и его экскреции у других рептилий — типично наземных и обитателей засушливых зон.

**К о н ц е н т р а ц и я м о ч и.** Хорошо известно, что только млекопитающие и птицы могут образовывать мочу, по концентрации превышающую общую осмотическую концентрацию плазмы крови. Рептилии же неспособны выделять высоко концентрированную мочу, и это придает имеющемуся у них механизму выделения мочевой кислоты существенно важное значение. Если выделяются вещества, которые в моче остаются в растворе, для их экскреции необходима вода. Так как моча рептилий не может превысить по концентрации плазму, можно предположить, что они не способны пить соленую воду или поедать растения с высокой концентрацией солей, если только они не обладают экстраренальным механизмом для экскреции солей.

Проблема экстраренальной экскреции солей была решена морскими птицами. Когда эти животные, почки которых не способны справляться с выделением солей, поедают корм с высоким содержанием соли или пьют морскую воду, избыток солей экскретируется носовыми железами. Сецернирующая соль железа становится активной только в условиях осмотической нагрузки организма; у чайки она расположена в верхней части черепа, и секрет ее по протокам выводится в носовую полость, откуда он стекает через ноздри и капает с кончика клюва. Сецернируемая жидкость — это почти чистый, высоко концентрированный раствор хлористого натрия [306]. Подобный же механизм экскреции солей был обнаружен и у некоторых морских черепах (у которых солевая железа располагается внутри орбиты глаза), и у морской игуаны (которая имеет носовые солевые железы); по-видимому, аналогичный механизм встречается и у морских змей [303]. Трудно предсказать существование экстраренальной экскреции солей у рептилий пустыни, и исследования в этой области должны привлечь больше внимания, чем это было до сих пор. Мною проведено несколько опытов с пустынной черепахой *Gopherus agassizii*, которой я вводил гипертонический раствор хлористого натрия и метахолин, стимулирующий активность солевых желез; при этом я не заметил секреции, которая напоминала бы соленые «слезы», выделяемые морскими черепахами при солевой нагрузке. Однако одна игуана *Iguana iguana*, которая жила у нас в лаборатории, постоянно выделяла из носа жидкость, содержащую натрий и калий в виде хлоридов и бикарбонатов поровну.

Изучение экскреции воды и электролитов у австралийской ящерицы *Trachysaurus rugosus* позволило получить некоторые данные, похожие на те, что были обнаружены и у других засушливых форм [47, 48]. Пробы мочи, полученные летом, непосредственно в полевых условиях, имели осмотическую концентрацию, в среднем равную  $334 \pm 15$  мосм./л, в то время как средняя концентрация плазмы у пяти животных составила  $350 \pm 25$  мосм. Такая концентрация плазмы для рептилий нормальна, и то, что моча имеет почти равную концентрацию, показывает, что животные не располагают избытком воды для образования мочи. У животных, которых кормили мясом и лишали воды на 2 недели, точка замерзания мочи соответствовала  $247 \pm 70$  мосм., и это показывает, что животные имели положительный водный баланс и, следовательно, могут существовать на диете плотоядных, не используя полностью концентрирующую способность почек.

Попытки увеличить образование мочи введением гипертонических растворов хлористого натрия дали отрицательный результат. Повторные инъекции 6%-го раствора NaCl привели к повышению концентрации натрия в плазме с 150 до 230 мМ. Это доказывает высокую выносливость животных к повышению концентрации плазмы крови, и таким путем и концентрация мочи может несколько увеличиваться сверх уровня, который считается для данного животного нормальным. У некоторых особей, пойманных в естественных условиях засушливым летом, концентрация натрия в плазме достигала 195 мМ — свидетельство того, что животные, видимо, были сильно ограничены в воде и существовали при значительном повышении концентрации плазмы крови.

Почки *Trachysaurus* отличаются относительно малым общим объемом клубочков при нормальном весе органа. Уровень мочеотделения у них низкий и водная нагрузка выделяется замедленно. Египетская ящерица *Varanus griseus* обнаруживает даже еще более замедленный ответ на водную нагрузку; после введения воды в количестве 15% к весу тела объем мочеотделения не увеличился [177].

Если ввести *Trachysaurus* воду в количестве 15% веса тела, мочеотделение нарастает в среднем до 1.31 мл на 100 г веса тела в час, что составляет значительное увеличение по сравнению с нормальным мочеотделением у негидратированной ящерицы (0.024 мл/100 г/1 час). Животные отвечают на введение пситрессина снижением диуреза, и их гипофиз содержит вещества, вызывающие заметное уменьшение мочеотделения у гидратированных ящериц. Следовательно, можно предположить, что экскреция воды у них находится под гормональным контролем, как и у высших позвоночных. Замедленный ответ на водную нагрузку может быть связан с высокой концентрацией в крови антидиуретической субстанции или, может быть, с тем, что обменные процессы у холоднокровных протекают медленнее, чем у теплокровных животных.

Это область, где сравнение засушливых форм с другими, включая полуводные типы, такие, как галапагосская игуана, может дать существенную сравнительно-физиологическую информацию и помочь лучше понять и адаптации, характерные для пустынных видов.

## Р Е З Ю М Е

Из четырех существующих отрядов рептилий ящерицы, черепахи и змеи имеют многих представителей в зонах пустынь; крокодилы же обитают исключительно в полуводной среде.

Все рептилии — пойкилотермные животные, и уровень обмена, а также все другие физиологические процессы варьируют у них в зависимости от температуры тела. При низкой температуре они становятся вялыми, а при повышении ее их активность прогрессивно нарастает.

Когда температура воздуха низкая, пустынные ящерицы и, вероятно в меньшей степени, змеи используют солнечную радиацию для согревания тела до температурного уровня более высокого, чем температура окружающего воздуха. Приспосабливаясь соответствующим образом свое поведение, ящерицы способны поддерживать относительно постоянную температуру своего тела в пределах 30—40° С. Некоторые ящерицы могут иметь температуру тела порядка 30°, когда температура воздуха близка к нулю.

После того как они нагреваются, рептилии избегают дальнейшего воздействия тепла, сперва скрываясь в тени, а при сильной жаре — прячась под землю. Многие ящерицы — дневные животные и могут быстро передвигаться по нагретому грунту, но если их удерживать на солнце, на горячей поверхности в пустыне, они вскоре погибают. Змеи же являются ночными животными и в жаркое время еще больше, чем ящерицы, избегают воздействия тепла.

Летальная температура тела у ящериц для большинства пустынных видов равна примерно 48° С, в то время как для змей летальный уровень несколько ниже, около 43—44°.

Если ящерицы подвергаются воздействию летальной или близкой к ней температуры, происходит повышение частоты дыхательных движений, которое может быть охарактеризовано как полипноэ. Однако это увеличение, по-видимому, вызвано усилением потребления кислорода в связи с повышением температуры тела. Маловероятно, что учащение дыхания сопровождается значительным увеличением использования воды для терморегуляции, даже когда температура тела приближается к роковому пределу.

Рептилии не имеют потовых желез, но немногие наблюдения, которые были проведены, показывают, что испарение через кожу у рептилий довольно значительно. Видимо, это правильно для ящериц, равно как и для змей и черепах. Проведенные измерения показывают, что количество испаряемой воды в десять раз превышает то, что одновременно образуется в результате окисления. Испарение при повышении температуры увеличивается примерно в той же степени, что и обмен. Мелкие рептилии имеют более высокий уровень потери воды на единицу веса тела по сравнению с крупными; эта разница, очевидно, обусловлена тем, что поверхность тела у мелких видов относительно больше.

У рептилий из засушливых и пустынных зон мочевая кислота является основным конечным продуктом азотистого обмена. Она экскретуруется в кристаллической форме в виде полутвердой белой пасты; следовательно, для образования мочи нужны лишь небольшие количества воды.

Почки рептилий не способны продуцировать мочу, осмотическая концентрация которой была бы выше, чем плазмы крови, и, если животные не обладают механизмом для экстраренальной экскреции солей, они не могут

пить соленую воду или поедать растения с высоким содержанием солей. Предварительные наблюдения показывают, что у некоторых ящериц имеются носовые железы, экскретирующие соль.

Главное преимущество пустынных рептилий заключается в их пойкилотермности. Это свойство делает для животного возможным относительно высокий обмен, когда оно активно, но обмен может значительно снижаться, когда животное скрывается в прохладном подземном убежище. Кроме того, когда температура тела приближается к температуре окружающей среды, испарение воды уменьшается, особенно если прохладный воздух убежища имеет высокую относительную влажность. Хотя данной проблеме и посвящено несколько прекрасных работ, водный обмен рептилий количественно изучен совершенно недостаточно.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Adamsons Karlis, Jr., Engel S. L., van Dyke H. B., Schmidt-Nielsen B. and Schmidt-Nielsen K. The distribution of oxytocin and vasopressin (antidiuretic hormone) in the neurohypophysis of the camel. *Endocrinology*, 58, 272—278 (1956).
2. Adolph E. F. and Dill D. B. Observations on water metabolism in the desert. *Amer. J. Physiol.*, 123, 369—378 (1938).
3. Adolph E. F. Heat exchanges of man in the desert. *Ibid.*, 123, 486—499 (1938).
4. Adolph E. F. Do rats thrive when drinking sea water? *Ibid.*, 140, 25—32 (1943).
5. Adolph E. F. [et al.]. *Physiology of man in the desert*. Interscience: New York (1947), 357 pp.
6. Adolph E. F. and Rahn H. Résumé of the investigation. In: Adolph E. F. [et al.]. *Physiology of man in the desert*. Interscience: New York (1947), pp. 5—15.
7. Adolph E. F. Urinary excretion of water and solutes. *Ibid.*, pp. 96—109.
8. Adolph E. F. Blood changes in dehydration. *Ibid.*, pp. 160—171.
9. Adolph E. F. Signs and symptoms of desert dehydration. *Ibid.*, pp. 226—240.
10. Ames Rose G. and van Dyke H. B. Antidiuretic hormone in the urine and pituitary of the kangaroo rat. *Proc. Soc. Exp. Biol.*, 75, 417—420 (1950).
11. Ames Rose G. and van Dyke H. B. Antidiuretic hormone in the serum or plasma of rats. *Endocrinology*, 50, 350—360 (1952).
12. Andersson Bengt and McCann S. M. A further study of polydipsia evoked by hypothalamic stimulation in the goat. *Acta physiol. Scand.*, 33, 333—346 (1955).
13. Andrews Roy Chapman. Living animals of the Gobi Desert. *Nat. Hist.*, 24, 150—159 (1924). (Amer. Mus. 3<sup>rd</sup> Asiatic Exped.).
14. Anrep G. V. and Hammouda M. Observations on panting. *J. Physiol.*, 77, 16—34 (1933).
15. Aoki T. and Wada M. Functional activity of the sweat glands in the hairy skin of the dog. *Science*, 114, 123—124 (1951).
16. Armstrong D. G., Blaxter K. L., Graham N. McC. and Wainman F. W. The effect of environmental conditions on food utilisation by sheep. *Anim. Prod.*, 1, 1—12 (1959).
17. Arnold J. F. Forage consumption and preferences of experimentally fed Arizona and antelope jack rabbits. *Univ. Arizona Tech. Bull.*, № 98, 51—86 (1942).
18. Atsatt S. R. Color changes as controlled by temperature and light in the lizards of the desert regions of Southern California. *Univ. Calif. Publ. Biol. Sci.*, 1, 237—276 (1939).

19. B a i l e y V. and S p e r r y C. C. Life history and habits of grasshopper mice, genus *Onychomys*. U. S. Dept. Agric. Tech. Bull., 145, 1—19 (1929).
20. B a l d w i n Ernest. An introduction to comparative biochemistry. Cambridge University Press (1949), 164 pp.
21. B a r k e r J. P., A d o l p h E. F. and K e l l e r A. D. Thirst tests in dogs and modifications of thirst with experimental lesions of the neurohypophysis. *Amer. J. Physiol.*, 173, 233—245 (1953).
22. B a r k e r J. P., A d o l p h E. F. Survival of rats without water and given seawater. *Ibid.*, 173, 495—502 (1953).
23. B a r k e r Robert. The process of making ice in the East Indies. *Phil. Trans. Royal Soc. Lond.*, 65, 252—257 (1775).
24. B a r t h e M. L. Composition du lait de chamelle. *J. de Pharm. et de Chim.*, Sér. 6, 21, 386—388 (1905).
25. B a r t h o l o m e w G. A. and D a w s o n W. R. Respiratory water loss in some birds of southwestern United States. *Physiol. Zool.*, 26, 162—166 (1953).
26. B a r t h o l o m e w G. A. and D a w s o n W. R. Body temperature and water requirements in the mourning dove, *Zenaidura macroura marginella*. *Ecology*, 35, 181—187 (1954).
27. B a r t h o l o m e w G. A. and C a d e Tom J. Water consumption of house finches. *Condor*, 58, 406—412 (1956).
28. B a r t h o l o m e w G. A. Temperature regulation in the macropod marsupial, *Setonix brachyurus*. *Physiol. Zool.*, 29, 26—40 (1956).
29. B a r t h o l o m e w G. A. and C a d e Tom J. Temperature regulation, hibernation and aestivation in the little pocket mouse, *Perognathus longimembris*. *J. Mammal.*, 38, 60—72 (1957).
30. B a r t h o l o m e w G. A. and C a d e Tom J. The body temperature of the American kestrel, *Falco sparverius*. *Wilson Bull.*, 69, 149—154 (1957).
31. B a r t h o l o m e w G. A. and D a w s o n W. R. Body temperatures in California and Gambel's quail. *Auk*, 75, 150—156 (1958).
32. B a r t h o l o m e w G. A. and C a d e Tom L. Effects of sodium chloride on the water consumption of house finches. *Physiol. Zool.*, 31, 304—310 (1958).
33. B a r t h o l o m e w G. A. and H u d s o n Jack W. Effects of sodium chloride on weight and drinking in the antelope ground squirrel. *J. Mammal.*, 40, 354—360 (1959).
34. B a r t h o l o m e w G. A. The physiology of desert birds. *Anat. Rec.*, 137, 338 (1960).
35. B a r t h o l o m e w G. A. and H u d s o n Jack W. Aestivation in the Mohave ground squirrel *Citellus mohavensis*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 124, 193—208 (1960).
36. B a r t h o l o m e w G. A. and M a c M i l l e n R. E. The water requirements of mourning doves and their use of sea water and NaCl solutions. *Physiol. Zool.*, 33, 171—178 (1960).
37. B a r t h o l o m e w G. A. and M a c M i l l e n R. E. Oxygen consumption, estivation and hibernation in the kangaroo mouse, *Microdipodops pallidus*. *Ibid.*, 34, 177—183 (1961).
- 37a. B a r t h o l o m e w G. A. and M a c M i l l e n R. E. Water economy of the California quail and its use of sea water. *Auk*, 78, 505—514 (1961).
38. B a r t h o l o m e w G. A., H u d s o n J. W. and H o w e l l T. R. Body temperature, oxygen consumption, evaporative water loss and heart rate in the poor-will. *Condor*, 64, 117—125 (1962).
39. B a z e t t H. C. Physiological responses to heat. *Physiol. Rev.*, 7, 531—599 (1927).
40. B a z e t t H. C. The regulation of body temperatures. In: *Physiology of heat regulation* (ed. L. H. Newburgh). Saunders, Philadelphia (1949), pp. 109—192.

41. Beakley W. R. and Findlay J. D. The effect of environmental temperature and humidity on the respiration rate of Ayrshire calves. *J. Agric. Sci.*, **45**, 452—460 (1955).
42. Bedford T. and Warner C. G. The globe thermometer in studies of heating and ventilation. *J. Hyg.*, **34**, 458—473 (1934).
43. Bellows R. T. Time factor in water drinking in dogs. *Amer. J. Physiol.*, **125**, 87—97 (1939).
44. Benedict Francis G. The physiology of large reptiles with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards and alligators. Carnegie Inst. Washington, Publ. № 425 (1932), 539 pp.
45. Benedict Francis G. Vital energetics: A study in comparative basal metabolism. *Ibid.*, Publ. № 503 (1938), 215 pp.
46. Bentley P. J. Some aspects of the water metabolism of an Australian marsupial *Setonix brachyurus*. *J. Physiol.*, **127**, 1—10 (1955).
47. Bentley P. J. Studies on the water and electrolyte metabolism of the lizard *Trachysaurus rugosus* (Gray). *Ibid.*, **145**, 37—47 (1959).
48. Bentley P. J. Effects of elevated sodium concentration on sodium and potassium in the erythrocyte of the lizard *Trachysaurus rugosus* (Gray). *Nature*, **184**, 1403 (1959).
49. Bentley P. J. Evaporative water loss and temperature regulation in the marsupial *Setonix brachyurus*. *Austr. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, **38**, 304—305 (1960).
50. Bentley P. J. and Blumer W. F. C. Uptake of water by the lizard *Moloch horridus*. *Nature*, **194**, 699—700 (1962).
51. Bianca W. The effect of thermal stress on the acid-base balance of the Ayrshire calf. *J. Agric. Sci.*, **45**, 428—430 (1955).
52. Bianca W. The relation between respiratory rate and heart rate in the calf subjected to severe heat stress. *Ibid.*, **51**, 321—324 (1958).
53. Bianca W. The effect of clipping the coat on various reactions of calves to heat. *Ibid.* **52**, 380—383 (1959).
54. Blagden Charles. Experiments and observations in an heated room. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, **65**, 111—123 (1775).
55. Blagden Charles. Further experiments and observations in an heated room. *Ibid.*, 484—494 (1775).
56. Blaxter K. L., Graham N. McC., Wainman F. W. and Armstrong D. G. Environmental temperature, energy metabolism and heat regulation in sheep. II. The partition of heat losses in closely clipped sheep. *J. Agric. Sci.*, **52**, 25—40 (1959).
57. Blaxter K. L., Graham N. McC., Wainman F. W. Environmental temperature, energy metabolism and heat regulation in sheep. III. The metabolism and thermal exchanges of sheep with fleeces. *Ibid.*, **41—49** (1959).
58. Bligh John. A comparison of the temperature of the blood in the pulmonary artery and in the bicarotid trunk of the calf during thermal polypnoea. *J. Physiol.*, **136**, 404—412 (1957).
59. Bligh John. The receptors concerned in the thermal stimulus to panting in sheep. *Ibid.*, **146**, 142—151 (1959).
60. Bloomfield A. L., and Tainter M. L. Vitamin B deprivation and spontaneous activity in white rats. *Fed. Proc.*, **2**, 75 (1943).
61. Bodenheimer F. S. Problems of animal ecology and physiology in deserts. In: *Desert Research*, Res. Council of Israel, Special Publ. № 2, Jerusalem (1953), pp. 205—229.
62. Bogen C. M. and Cowles R. B. Moisture loss in relation to habitat selection in some Floridian reptiles. *Amer. Mus. Novitates*, № 1358, 1—34 (1947).
63. Bogen C. M. Thermoregulation and ecdritic body temperatures in Mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *Anales del Inst. de Biol. Mexico*, **20**, 415—426 (1949).



64. B o g e r t C. M. How reptiles regulate their body temperature. *Sci. Amer.*, **200**, № 4, 105—120 (1959).
65. B o n s m a J. C. The influence of climatological factors on cattle. Observations on cattle in tropical regions. *Farming in S. Africa*, **15**, 373—385 (1940).
66. B o n s m a J. C. and P r e t o r i u s A. J. Influence of colour and coat cover on adaptability of cattle. *Ibid.*, **18**, 101—120 (1943).
67. B r o d y Samuel. Bioenergetics and growth. Reinhold: New York (1945), 1023 pp.
68. B r o o k A. H. and S h o r t B. F. Sweating in sheep. *Austr. J. Agric Research*, **11**, 557—569 (1960).
69. B r o w n A. H. Water shortage in the desert. In: A d o l p h E. F. [et al.]. *Physiology of man in the desert*. Interscience: New York (1947), pp. 136—159.
70. B r o w n A. H. Dehydration exhaustion. *Ibid.*, pp. 208—225.
71. B u l l o c k T. H. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev.*, **30**, 311—342 (1955).
72. B u r c h George E. and W i n s o r Travis. Rate of insensible perspiration (diffusion of water) locally through living and through dead human skin. *Arch. Internal. Med.*, **74**, 437—444 (1944).
73. B u r n s Thomas W. Endocrine factors in the water metabolism of the desert mammal, *G. gerbillus*. *Endocrinology*, **58**, 243—254 (1956).
74. B u x t o n P. A. Animal life in deserts, a study of the fauna in relation to the environment. Arnold: London (1923), 176 pp.; reprinted 1955.
- 74a. C a d e Tom J. and D y b a s J. A., Jr. Water economy of the budgerygah. *Auk*, **79**, 345—364 (1962).
75. C a l d w e l l G. T. Studies in water metabolism of the cat. The influence of dehydration on blood concentration, thermoregulation, respiratory exchange and metabolic-water production. *Physiol. Zool.*, **4**, 324—359 (1931).
76. C a p o t - R e y Robert. *Le Sahara français*. Presses Univ. de France, Paris (1953), 564 pp.
77. C h a r n o t Yolande. A propos de l'écologie des camélidés. *Bull. Soc. Sci. nat. et phys. Maroc.*, **39**, 29—39 (1959).
78. C h a r n o t Yolande. Répercussion de la deshydratation sur la biochimie et l'endocrinologie du dromadaire. *Travaux de l'Inst. Sci. Chérifien.*, Sér. zool., № 20, Rabat (1960), 168 pp.
79. C h e w Robert M. The water exchanges of some small mammals. *Ecol. Monogr.*, **21**, 215—225 (1951).
80. C h e w Robert M. Water metabolism of desert-inhabiting vertebrates. *Biol. Rev.*, **36**, 1—31 (1961).
81. C h e w Robert M. and D a m m a n n A. E. Evaporative water loss of small vertebrates, as measured with an infrared analyzer. *Science*, **133**, 384—385 (1961).
82. C l a r k R. and Q u i n J. I. Studies on the water requirements of farm animals in South Africa. I. The effect of intermittent watering on Merino sheep. *Onderst. J. Vet. Sci.*, **22**, 335—343 (1949).
83. C l a u s h e n A. Mikroskopische Untersuchungen über die Epidermalgebilde am Rumpfe des Hundes mit besonderer Berücksichtigung der Schweissdrüsen. *Anat. Anzeiger*, **77**, 81—97 (1933).
84. C l e l a n d J. B. Diurnal variations in the temperatures of camels. *Proc. Linn. Soc. of New South Wales.*, **34**, 2, 268—271 (1909).
- 84a. C l o u d s l e y - T h o m p s o n J. L. (ed.). *Biology of Deserts*. Institute of Biology: London (1954), 224 pp.
85. C o l e L a M o n t C. Experiments on toleration of high temperature in lizards with reference to adaptive coloration. *Ecology*, **24**, 94—108 (1943).
86. C o o k S. F. Respiratory metabolism of certain reptiles and amphibia. *Univ. of Calif. Publ. Zool.*, **53**, 367—376 (1949).

87. Cowles R. B. Additional implications of reptilian sensitivity to high temperatures. *Amer. Naturalist*, 74, 542—561 (1940).
88. Cowles R. B. and Bogert C. M. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 83, 261—296 (1944).
89. Cowles R. B. and Dawson W. R. A cooling mechanism of the Texas nighthawk. *Condor*, 53, 19—22 (1951).
90. Cowles R. B. Semantics in biothermal studies. *Science*, 135, 670 (1962).
91. Crawford Eugene C., Jr. Mechanical aspects of panting in dogs. *J. Appl. Physiol.*, 17, 249—251 (1962).
92. Culbertson A. E. Observations on the natural history of the Fresno kangaroo rat. *J. Mammal.*, 27, 189—203 (1946).
93. Czerny A. Versuche über Bluteindickung und ihre Folgen. *Arch. f. exper. Path. u. Pharm.*, 34, 268—280 (1894).
94. Dale H. E., Burge G. J. and Brody Samuel. Environmental physiology and shelter engineering with special reference to domestic animals. XXXIX. Environmental temperature and blood volume. *Univ. Mo. Agr. Exp. Sta. Res. Bull.*, № 608, 1—20 (1956).
95. Daly R. A. and Carter H. B. The Fleece growth of young Lincoln, Corriedale, Polwarth and fine Merino maiden ewes under housed conditions and unrestricted and progressively restricted feeding on a standard diet. *Austr. J. Agric. Res.*, 6, 476—513 (1955).
96. Dawson W. R. Temperature regulation and water requirements of the Brown and Abert Towhees, *Pipilo fuscus* and *Pipilo aberti*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 59, № 4, 81—124 (1954).
97. Dawson W. R. The relation of oxygen consumption to temperature in desert rodents. *J. Mammal.*, 36, 543—553 (1955).
98. Dawson W. R. and Bartholomew G. A. Relation of oxygen consumption to body weight, temperature and temperature acclimation in lizards *Uta stansburiana* and *Sceloporus occidentalis*. *Physiol. Zool.*, 29, 40—51 (1956).
99. Dawson W. R. Relation of oxygen consumption and evaporative water loss to temperature in the cardinal. *Ibid.*, 31, 37—48 (1958).
100. Dawson W. R. and Bartholomew G. A. Metabolic and cardiac responses to temperature in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Ibid.*, 31, 100—111 (1958).
101. Dawson W. R. Physiological responses to temperature in the lizard *Eumeces obsoletus*. *Ibid.*, 33, 87—103 (1960).
102. Dekeyser P. L. and Derivot J. La vie animale au Sahara. Collection Armand Colin, № 332, Section Biologie, Paris (1959), 220 pp.
103. Denton D. A. The study of sheep with permanent unilateral parotid fistulae. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 42, 72—95 (1957).
104. Dill D. B., Bock A. V. and Edwards H. T. Mechanisms for dissipating heat in man and dog. *Amer. J. Physiol.*, 104, 36—43 (1933).
105. Dill D. B., Jones B. F., Edwards H. T. and Oberg S. A. Salt economy in extreme dry heat. *J. Biol. Chem.*, 100, 755—767 (1933).
106. Dill D. B. Life, heat and altitude. Physiological effects of hot climates and great heights. Harvard University Press: Cambridge, Mass. (1938), 211 pp.
107. Dowling D. F. The hair follicle and apocrine gland populations of Zebu (*Bos indicus* L.) and shorthorn (*B. taurus* L.) cattle skin. *Austr. J. Agric. Res.*, 6, 645—654 (1955).
108. Dowling D. F. The thickness of cattle skin. *Ibid.*, 776—785 (1955).
109. Drilhon A. and Marcoux F. Étude biochimique du sang et de l'urine d'un chélonien: *Testudo mauritanica*. *Bull. Soc. Chim. Biol. Paris*, 24, 103—107 (1942).
110. DuBois E. F. Fever and the regulation of body temperature. C. C. Thomas: Springfield, Ill. (1948), 68 pp.

111. Dukes H. H. The physiology of domestic animals. Comstock: Ithaca, New York (1937), 695 pp.
112. Ealey E. H. M. and Suijdenorp H. Pasture management and the Euro problem in the North-west of Western Australia. *J. Agric. W. Austr.*, 8, 273—286 (1959).
113. Ederstrom H. E. Blood flow changes in the dog during hyperthermia. *Amer. J. Physiol.*, 176, 347—351 (1954).
114. Eichna L. W., Ashe W. F., Bean W. B. and Shelly W. B. The upper limits of environmental heat and humidity tolerated by acclimatized men working in hot environments. *J. Industr. Hygiene and Toxicol.*, 27, 59—84 (1945).
115. Eichna L. W., Berger A. R., Rader B. and Becker W. H. Comparison of intracardiac and intravascular temperatures with rectal temperatures in man. *J. Clin. Invest.*, 30, 353—359 (1951).
116. Eimer K. Untersuchungen über das Wesen der Perspiration. *Archiv exp. Path. Pharmacol.*, 125, 150—80 (1927).
117. *Encyclopedia of Science and Technology*, 12. McGraw-Hill: New York (1960), pp. 244—249.
118. Euler Curt von. Physiology and pharmacology of temperature regulation. *Pharmacol. Rev.*, 13, 361—398 (1961).
119. Evans J. V. Water metabolism in the sheep. *Nature*, 180, 756 (1957).
120. Fairbanks B. W. and Mitchell H. H. The availability of calcium in spinach, in skim milk powder, and calcium oxalate. *J. Nutrition*, 16, 79—89 (1938).
121. Fänge Ragnar, Schmidt-Nielsen Knut and Robinson Maryanne. Control of secretion from the avian salt gland. *Amer. J. Physiol.*, 195, 321—326 (1958).
122. Findlay J. D. The effects of temperature, humidity, air movement and solar radiation on the behaviour and physiology of cattle and other farm animals. *Hannah Dairy Res. Inst. Bull.*, № 9, 1—178 (1950).
123. Findlay J. D. and Yang S. H. The sweat glands and Ayrshire cattle. *J. Agric. Sci.*, 40, 126—133 (1950).
124. Findlay J. D. The climatic physiology of farm animals. *Meteorol. Monog.*, 2, 19—29 (1954).
125. Findlay J. D. and Jenkinson D. M. The morphology of bovine sweat glands and the effect of heat on the sweat glands of the Ayrshire calf. *J. Agric. Sci.*, 55, 247—249 (1960).
126. Flinn F. B. Some effects of high environmental temperatures on the organism. *U. S. Publ. Health Rep.*, 40, 868—896 (1925).
127. French M. H. The effect of infrequent water intake on the consumption and digestibility of hay by Zebu cattle. *Emp. J. Exp. Agric.*, 24, 128—136 (1956).
- 127a. Gauthier-Pilters Hilde, see Pilters-Gauthier Hilde.
128. Geiger Rudolf. The climate near the ground. Harvard University Press: Cambridge, Mass. (1957); (Rev. ed., 2) XXI 494 pp.
129. Geyer R. P., Geyer B. R., Derse P. H., Zinkint, Elvehjem C. A. and Hart E. B. Growth studies with rats kept under conditions which prevent coprophagy. *J. Nutrition*, 33, 129—142 (1947).
130. Gjønnes Björn and Schmidt-Nielsen K. Respiratory characteristics of kangaroo rat blood. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 39, 147—152 (1952).
131. Gosselin R. E. Rates of sweating in the desert. In: Adolph E. F. [et al.]. *Physiology of man in the desert*. Interscience: New York (1947), pp. 44—76.
132. Gottschalk Carl and Mülle M. Micropuncture study of the mammalian urinary concentrating mechanism: evidence for the countercurrent hypothesis. *Amer. J. Physiol.*, 196, 927—936 (1959).
133. Gottschalk Carl. Osmotic concentration and dilution in the mammalian nephron. *Circulation*, 21, 861—868 (1960).

- 133a. Green Lorna M. A. Sweat glands in the skin of the quokka of Western Australia. *Austr. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, **39**, 481—486 (1961).
134. Gregersen Magnus I. A practical method for the determination of blood volume with the dye T-1824. *J. Lab. Clin. Med.*, **29**, 1266—1286 (1944).
135. Gregersen Magnus I. and Rawson Ruth A. Blood volume. *Physiol. Rev.*, **39**, 307—342 (1959).
136. Guerrant N. B. and Dutcher R. A. The influence of exercise on the growing rat in the presence and absence of Vitamin B<sub>1</sub>. *J. Nutrition*, **20**, 589—598 (1940).
137. Haldane J. S. Salt depletion by sweating. *Brit. Med. J.*, **2**, 469 (1929).
138. Hall E. R. and Lindsay J. M. Notes on the life history of the kangaroo mouse (*Microdipodops*). *J. Mammal.*, **10**, 298—305 (1929).
139. Hall F. G. and Root R. W. The influence of humidity on the body temperature of certain poikilotherms. *Biol. Bull.*, **58**, 52—58 (1930).
140. Hall F. G., Dill D. B. and Guzman Barron E. S. Comparative physiology in high altitudes. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **8**, 301—313 (1936).
141. Hansen Anker and Schmidt-Nielsen K. On the stomach of the camel with special reference to the structure of its mucous membrane. *Acta Anatomica*, **31**, 353—375 (1957).
142. Hardy James D. Heat transfer. In: *Physiology of heat regulation and the science of clothing* (L. H. Newburgh, ed.). Saunders: Philadelphia (1949), pp. 78—108.
143. Hardy James D. *Physiology of temperature regulation*. *Physiol. Rev.*, **41**, 521—606 (1961).
144. Hardy M. H. The group arrangement of hair follicles in the mammalian skin. Pt. I. *Proc. Roy. Soc. Queensland*, **58**, 125—148 (1947).
145. Hargitay B. and Kuhn W. Das Multiplikationsprinzip als Grundlage der Harnkonzentrierung in der Niere. *Zeitschr. f. Elektrochem. u. angewandte physik. Chem.*, **55**, 539—558 (1951).
146. Hart J. S. Calorimetric determination of average body temperature of small mammals and its variation with environmental conditions. *Canadian J. Zool.*, **29**, 224—233 (1951).
147. Hawbecker A. C. Food and moisture requirements of the Nelson antelope ground squirrel. *J. Mammal.*, **28**, 115—125 (1947).
148. Hayward J. S. The ability of the wild rabbit to survive conditions of water restriction. *CSIRO Wildlife Res.*, **6**, 160—175 (1961).
149. Heim de Balsac Henri. Biogéographie des mammifères et des oiseaux de l'Afrique du Nord. *Bull. Biol. de France et Belgique*, Suppl. 21 (1936), 447 pp.
150. Hemingway Allan. The panting response of normal unanesthetized dogs to measured dosages of diathermy heat. *Amer. J. Physiol.*, **121**, 747—754 (1938).
151. Hemingway Allan, Rasmussen T., Wikoff H. and Rasmussen A. T. Effects of heating hypothalamus of dogs by diathermy. *J. Neurophysiol.*, **3**, 329—338 (1940).
152. Herzfeld C. M. and Hardy J. D. (eds.). *Temperature. Its measurements and control in science and industry*. **3**, III. Biology and Medicine. Reinhold: New York (1963), pp. 683.
153. Hodgkin E. P. and Sheard K. Rottnest Island: the Rottnest Biological Station and recent scientific research. *J. Roy. Soc. of Western Austr.*, **42**, 3, 65—95 (1959).
154. Home Everard. Observations on the camel's stomach respecting the water it contains and the reservoirs in which that fluid is enclosed: with an account of some peculiarities in the urine. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, 357—84 (1806).
155. Hought T. Richard. Utilization of blood urea in ruminants. *Amer. J. Physiol.*, **197**, 115—120 (1959).

156. H o w e l l A. B. and G e r s h I. Conservation of water by the rodent *Dipodomys*. J. Mammal., 16, 1—9 (1935).
157. H o w e l l T. R. and B a r t h o l o m e w G. A. Further experiments on torpidity in the poor-will. Condor, 61, 180—185 (1959).
158. H o w e l l T. R. and B a r t h o l o m e w G. A. Temperature regulation in Laysan and black footed albatrosses. Ibid., 63, 185—197 (1961).
159. H u d s o n Jack W. Water requirements and thermoneutrality in the antelope ground squirrel, *Citellus leucurus*. Anat. Rec., 138, 357—358 (1960).
160. H u d s o n Jack W. The role of water in the biology of the antelope ground squirrel *Citellus leucurus*. Univ. Calif. Publ. Zool., 64, 1—56 (1962).
161. H u n g e r f o r d Charles R. Water requirements of Gambel's quail. Trans. of 25-th North Amer. Wildlife Conf. (March 1960), pp. 231—240.
162. H u t c h i n s o n J. C. D. Heat regulation in birds. In: Progress in the physiology of farm animals, 1, 299—362; Butterworths: London (1954) (J. Hammond, ed.).
163. H u t c h i s o n Victor and L a r i m e r J. L. Reflectivity of the integuments of some lizards from different habitats. Ecology, 41, 199—209 (1960).
164. I r v i n g L., F i s h e r K. C. and M c I n t o s h F. C. The water balance of a marine mammal, the seal. J. Cell. Comp. Physiol., 6, 387—391 (1935).
165. J a e g e r Edmund C. Does the poor-will «hibernate»? Condor, 50, 45—46 (1948).
166. J o h n s o n Frank H. (ed.). Influence of temperature on biological systems. Amer. Physiol. Soc.: Washington, D. C. (1957), 275 pp.
167. J o h n s o n Harold D., C h e n g C. S. and R a g s d a l e A. C. Environmental physiology and shelter engineering with special reference to domestic animals. XLVI. Comparison of the effect of environmental temperature on rabbits and cattle. Pt. 2. Influence of rising environmental temperature on the physiological reactions of rabbits and cattle. Univ. Mo. Agric. Exp. Sta. Res. Bull., № 648 (1958), 27 pp.
168. J o h n s o n R. E., P i t t s G. C. and C o n s o l a z i o F. C. Factors influencing chloride concentration in human sweat. Amer. J. Physiol., 141, 575—589 (1944).
169. J o n e s F. W. The mammals of South Australia, I. Government Printer: Adelaide (1923), 131 pp.
170. K a c h k a r o v D. N. and K o r o v i n e E. P. La vie dans les déserts. Édition française par Théodore Monod. Payot: Paris (1942), 360 pp.
171. K a l a b u k h o v N. I. Comparative ecology of hibernating animals. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., 124, 45—74 (1960).
172. K e a s t Allen. Australian birds: their zoogeography and adaptations to an arid continent. Biogeography and Ecol. in Austr., 8, 89—114 (1959).
173. K e e t o n Robert W. The peripheral water loss in rabbits as a factor in heat regulation. Amer. J. Physiol., 69, 307—317 (1924).
174. K h a l i l Fouad and A b d e l - M e s s e i h G. Water content of tissues of some desert reptiles and mammals. J. Exp. Zool., 125, 407—414 (1954).
175. K h a l i l Fouad and H a g g a g G. Urotelism and uricotelism in tortoises. Ibid., 130, 423—432 (1955).
176. K h a l i l Fouad and A b d e l - M e s s e i h G. Water, nitrogen and lipides content of tissues of *Varanus griseus* Daud. Zeitschr. f. vergl. Physiol., 42, 403—409 (1959).
177. K h a l i l Fouad and A b d e l - M e s s e i h G. The storage of extra water by various tissues of *Varanus griseus* Daud. Ibid., 415—421 (1959).
178. K i b l e r H. H., B r o d y S. and W o r s t e l l D. M. Environmental physiology with special reference to domestic animals. IV. Influence

- of temperature, 50° to 105° F, on heat production and cardiorespiratory activities in dairy cattle. Univ. Mo. Agric. Exp. Sta. Res. Bull., № 435 (1949), 32 pp.
179. K i b l e r H. H., B r o d y S. Environmental physiology with special reference to domestic animals. XIX. Relative efficiency of surface evaporative, respiratory evaporative, and non-evaporative cooling in relation to heat production in Jersey, Holstein, Brown Swiss and Brahman cattle, 5° to 105° F. Ibid., № 497 (1952), 31 pp.
  180. K i b l e r H. H., B r o d y S. Environmental physiology with special reference to domestic animals. XIII. Influence of increasing temperature, 40° to 105° F, on heat production and cardiorespiratory activities in Brown Swiss and Brahman cows and heifers. Ibid., № 473 (1951), 16 pp.
  181. K i n g James R. and F a r n e r Donald S. Energy metabolism, thermo-regulation and body temperature. In: Biology and comparative physiology of birds, 2 (A. J. Marshall, ed.), Academic Press: New York (1961), pp. 215—288.
  182. K i r m i z John P. Adaptation de la gerboise au milieu désertique. Étude comparée de la thermorégulation chez la gerboise (*Dipus aegyptius*) et chez le rat blanc. Soc. Publ. Égyptiennes: Alexandria, Egypt (1962), 154 pp.
  183. K l a u b e r Laurence M. Rattlesnakes: Their habits, life histories and influence on mankind, I. University of California Press (1956), 708 pp. (II, pp. 709—1476).
  184. K n a p p B. J. and R o b i n s o n K. W. The role of water for heat dissipation by a Jersey cow and a Corriedale Ewe. Austr. J. Agric. Res., 5, 568—577 (1954).
  185. K o n S. K. and C o w i e A. T. (eds.). Milk: the mammary gland and its secretion, II. Academic Press: New York (1961), 423 pp.
  186. K r o g h August. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge University Press (1939), 242 pp.
  187. K u n o Yas. Human perspiration. Amer. Lecture series, Publ. № 285, Springfield, Ill.: Chas. C. Thomas (1956), 416 pp.
  188. L a d e l l W. S. S., W a t e r l o w J. C. and H u d s o n M. F. Desert climate. Physiological and clinical observations. Lancet, 2, 491—497 (1944).
  189. L a d e l l W. S. S., W a t e r l o w J. C. and H u d s o n M. F. Desert climate. Physiological and clinical observations. Heat exhaustion Type II; *ibid.* 527—531 (1944).
  190. L a d e l l W. S. S. Thermal sweating. Brit. Med. Bull., 3, 175—179 (1945).
  191. L a d e l l W. S. S. The changes in water and chloride distribution during heavy sweating. J. Physiol., 108, 440—450 (1949).
  192. L a v a u d e n L. Quelques effets de la sécheresse sur les vertébrés supérieurs de l'Afrique du Nord. C. R. Acad. Sci. Paris, 185, 1210—1212 (1927).
  193. L e d g e r H. P. A possible explanation for part of the difference in heat tolerance exhibited by *Bos taurus* and *Bos indicus* beef cattle. Nature, 184, 1405—1406 (1959).
  194. L e e Donald G. and S c h m i d t - N i e l s e n Knut. The skin, sweat glands and hair follicles of the camel (*Camelus dromedarius*). Anat Rec., 143, 71—77 (1962).
  195. L e e Douglas H. K., R o b i n s o n K. and H i n e s H. J. G. Reactions of the rabbit to hot atmospheres. Proc. Roy. Soc. Queensland, 53, 129—144 (1941).
  196. L e e Douglas H. K., R o b i n s o n K. Reactions of the sheep to hot atmospheres. Ibid., 53, 189—200 (1941).
  197. L e e Douglas H. K. Studies of heat regulation in the sheep with special reference to the Merino. Austr. J. Agric. Res., 1, 200—216 (1950).

198. Lees A. D. The water balance in *Ixodes ricinus* L. and certain other species of ticks. *Parasitology*, **37**, 1—20 (1946).
199. Leonard Arthur Glyn. The camel. Its uses and management. Longmans, Green: London (1894), 335 pp.
200. Leroux C. Aspects de la régulation thermique des animaux du désert. Observations personnelles chez le dromadaire. Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon, N° 27 (1960), 84 pp.
201. Lowe Charles H., Jr. and Vance V. J. Acclimation of the critical thermal maximum of the reptile *Urosaurus ornatus*. *Science*, **122**, 73—74 (1955).
- 201a. Lowe Charles H., Jr. and Norris K. S. A subspecies of the lizard *Sceloporus undulatus* from the White Sands of New Mexico. *Herpetologica*, **12**, 125—127 (1956).
202. Lyman C. P. and Chatfield P. O. Physiology of hibernation in mammals. *Physiol. Rev.*, **35**, 403—425 (1955).
203. Lyman C. P. and Dawe A. R. (eds.). Mammalian hibernation. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, **124**, 1—549 (1960).
204. McCance R. A. and Young W. F. The secretion of urine during dehydration and rehydration. *J. Physiol.*, **102**, 415—428 (1944).
205. McCance R. A. The excretion of urea, salts and water during periods of hydropaenia in man. *Ibid.*, **104**, 196—209 (1945).
206. McCance R. A. and Wilkinson E. The response of adult and suckling rats to the administration of water and of hypertonic solutions of urea and salts. *Ibid.*, **106**, 256—263 (1947).
207. McDonald Janet and Macfarlane W. V. Renal function of sheep in hot environments. *Austr. J. Agric. Res.*, **9**, 680—692 (1958).
208. McGee W. J. Desert thirst as disease. *Interstate Med. J.*, **13**, 279—300 (1906).
209. Macfarlane W. V., Morris R. J. and Howard B. Water economy of tropical Merino sheep. *Nature*, **178**, 304—305 (1956).
210. Macfarlane W. V., Morris R. J. and Howard B. Heat and water in tropical Merino sheep. *Austr. J. Agric. Res.*, **9**, 217—228 (1958).
211. Macfarlane W. V., Robinson K., Howard B. and Kinne R. Heat, salt and hormones in panting and sweating animals. *Nature*, **182**, 672—673 (1958).
212. Mackworth-Praed C. W. and Grant C. H. Birds of eastern and north eastern Africa. *African Handb. of Birds*, Ser. 1, **1**, Longmans, Green: London (1957), 806 pp.
213. Madsen Harry. Quelques remarques sur la cause pourquoi les grands oiseaux au Soudan planent si haut au milieu de la journée. *Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren. Kbh.*, **88**, 301—303 (1930).
214. Marais E. N. Notes on some effects of extreme drought in Waterberg, South Africa. *Annual Report Smithsonian Inst.* (1914), pp. 511—522.
215. Marshall A. J. and Disney H. J. de S. Experimental induction of the breeding season in a xerophilous bird. *Nature*, **180**, 647—649 (1957).
216. Marshall E. K., Jr. Kidney secretion in reptiles. *Proc. Soc. Exp. Biol.*, **29**, 971—973 (1932).
217. Marshall E. K., Jr. The comparative physiology of the kidney in relation to theories of renal secretion. *Physiol. Rev.*, **14**, 133—159 (1934).
218. Martin C. J. Thermal adjustment and respiratory exchange in monotremes and marsupials. A study in the development of homeothermism. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B*, **195**, 1—37 (1903).
219. Martin C. J. Thermal adjustment of man and animals to external conditions. *Lecture I, Lancet*, **2**, 561—567 (1930).
220. Martin C. J. Thermal adjustment of man and animals to external conditions. *Lecture II, ibid.*, 617—620 (1930).
221. Martin C. J. Thermal adjustment of man and animals to external conditions. *Lecture III, ibid.*, 673—678 (1930).

222. Mather G. W., Nahas G. G. and Hemingway A. Temperature changes of pulmonary blood during exposure to cold. *Amer. J. Physiol.*, **173**, 390—392 (1953).
223. Meade-Waldo E. G. B. Observations on the sand-grouse. *Bull. British Ornithol. Club*, **42**, 69—70 (1921).
224. Mickelsen Olaf and Keys Ancel. The composition of sweat, with special reference to the vitamins. *J. Biol. Chem.*, **149**, 479—490 (1943).
225. Milne A. H. The humps of East African cattle. *Emp. J. Exp. Agric.*, **23**, 234—239 (1955).
226. Misonne Xavier. Analyse zoogéographique des mammifères de l'Iran. Bruxelles, Inst. Royal des Sci. Nat. de Belgique, Mémoires, 2<sup>me</sup> sér. 59 (1959), 157 pp.
227. Molnar G. W. Man in the tropics compared with man in the desert. In: Adolph E. F. [et al.] *Physiology of man in the desert*. Interscience: New York (1947), pp. 315—325.
228. Monod Théodore. Majâbat al-Koubrâ. Contribution à l'étude de l'«Empty Quarter» ouest-Saharien, Mémoires Inst. Franç. d'Afrique Noire, N<sup>o</sup> 52, IFAN-Dakar (1958), 407 pp.
229. Moreng R. E. and Schaffner C. S. Lethal internal temperatures for the chicken, from fertile egg to mature bird. *Poultry Sci.*, **30**, 255—266 (1951).
230. Morrison Peter R. and Ryser F. A. Weight and body temperature in mammals. *Science*, **116**, 231—232 (1952).
231. Moss K. Neville. Some effects of high air temperatures and muscular exertion upon colliers. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B, **95**, 181—200 (1924).
232. Moyle Vivien. Nitrogenous excretion in chelonian reptiles. *Biochem. J.*, **44**, 581—584 (1949).
233. Nagayama T. Experimentelle Studien über die Perspiratio insensibilis und den respiratorischen Gaswechsel. (I Mitteilung). Die Versuche unter verschiedenen atmosphärischen Bedingungen. Okayama—Igakkai—Zasshi — Mitt. med. Ges. Okayama, **44**, 1891—1908 (1932). Mit deutscher Zusammenfassung, pp. 1891—1892.
234. Nay T. and Hayman R. H. Sweat glands in Zebu (*Bos indicus* L.) and European (*B. taurus* L.) cattle. I. Size of individual glands, the denseness of their population and their depth below the skin surface. *Austr. J. Agric. Res.*, **7**, 482—494 (1956).
235. Newburgh L. H. (ed.). *Physiology of heat regulation and the science of clothing*. W. B. Saunders: Philadelphia (1949), 457 pp.
236. Nichols J. Effects of high sodium diet and of high potassium diet on the adrenals and kidney of the desert kangaroo rat and domestic albino rat. *Exp. Med. and Surg.*, **7**, 366—376 (1949).
237. Nichter Richard. The effect of variation in humidity and water intake on activity of *Dipodomys*. *J. Mammal.*, **38**, 502—512 (1957).
238. Nielsen Marius. Die Regulation der Körpertemperatur bei Muskelarbeit. *Skand. Arch. f. Physiol.*, **79**, 193—230 (1938).
239. Norris K. S. The ecology of the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Ecology*, **34**, 265—287 (1953).
240. Norris K. S. and Lowe Charles H., Jr. See 201a.
241. Norris K. S. The evolution and systematics of the iguanid genus *Uma* and its relation to the evolution of other North American desert reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **114**, 247—326 (1958).
242. Otis Arthur B., Fenn W. O. and Rahn H. Mechanics of breathing in man. *J. Appl. Physiol.*, **2**, 592—607 (1950).
243. Pace Nello and Rathbun Edith N. Studies on body composition. III. The body water and chemically combined nitrogen content in relation to fat content. *J. Biol. Chem.*, **158**, 685—691 (1945).
244. Pearson O. P. The daily energy requirements of a wild Anna hummingbird. *Condor*, **56**, 317—322 (1954).



245. P e a r s o n O. P. Habits of the lizard *Liolaemus multiformis multiformis* at high altitudes in Southern Peru. *Copeia*, **2**, 111—116 (1954).
246. P e a r s o n Oliver. Torpidity in birds. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **124**, 93—103 (1960).
247. P e c k E. F. Salt intake in relation to cutaneous necrosis and arthritis of one-humped camels (*Camelus dromedarius* L.) in British Somaliland. *Vet. Rec.*, **51**, 1355—1360 (1939).
248. P e i r c e A. W. Studies on salt tolerance of sheep. I. The tolerance of sheep for sodium chloride in the drinking water. *Austr. J. Agric. Res.*, **8**, 711—722 (1957).
249. P e i r c e A. W. Saline content of drinking water for livestock. *Vet. Rev. and Annotations*, **3**, 37—43 (1957).
250. P e i r c e A. W. Studies on salt tolerance of sheep. The tolerance of sheep for mixtures of sodium chloride and magnesium chloride in the drinking water. *Austr. J. Agric. Res.*, **10**, 725—735 (1959).
251. P e i r c e A. W. Studies on salt tolerance of sheep. III. The tolerance of sheep for mixtures of sodium chloride and sodium sulphate in the drinking water. *Ibid.*, **11**, 548—556 (1960).
252. P e t r i J. Notiz über den Harnstoffgehalt des Kamelharns. *Zeitschr. Physiol. Chem. (Hoppe-Seyler)*, **166**, 125—127 (1927).
253. P e t t e r F. Note préliminaire sur l'éthologie et l'écologie de *Psammomys obesus* Cretzschmar. *Mammalia*, **16**, 137—147 (1952).
254. P e t t e r F. Note préliminaire sur l'éthologie et l'écologie de *Meriones libycus* (Rongeurs, Gerbillides). *Ibid.* **17**, 281—294 (1953).
255. P e t t e r F. Note sur l'estivation et l'hibernation observées chez plusieurs espèces de rongeurs. *Ibid.*, **19**, 444—446 (1955).
256. P e t t e r F. Eléments d'une révision des lièvres européens et asiatiques du sousgenre *Lepus*. *Zeitschr. f. Säugetierkunde*, **26**, 1—64 (1961).
257. P h i l l i p s Ralph W. The cattle of India. *J. Heredity*, **35**, 273—288 (1944).
258. P i e r r e Franklin. Écologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara nord-occidental. *Publications du Centre de Recherches Sahariennes, Série Biol.*, N° 1, 1—332 (1958).
259. P i l l i e t A. Structure de la portion gaufrée de l'estomac du chameau. *Bull. Soc. Zool. France*, **10**, 40—41 (1885).
260. P i l t e r s - G a u t h i e r Hilde. Quelques observations sur l'écologie et l'éthologie du dromadaire dans le Sahara nord-occidental. *Mammalia*, **22**, 140—151 (1958).
261. P i l t e r s - G a u t h i e r Hilde. Observations sur l'écologie du dromadaire dans le Sahara nord-occidental. *Ibid.*, **25**, 195—280 (1961).
262. P o t t i e r J. Étude sur les possibilités d'utilisation des plantes marines tunisiennes pour la nourriture du bétail. *Ann. Inst. Océanogr.*, **6**, 321—362 (1929).
263. P o u l s o n Thomas L. and B a r t h o l o m e w G. A. Salt balance in the savannah sparrow. *Physiol. Zool.*, **35**, 109—119 (1962).
264. P r e c h t H., C h r i s t o p h e r s e n J. and H e n s e l H. *Temperatur und Leben*. Springer-Verlag: Berlin (1955), 514 pp.
265. P r e n t i s s P. G., W o l f A. V. and E d d y H. A. Hydropenia in cat and dog. Ability of the cat to meet its water requirements solely from a diet of fish or meat. *Amer. J. Physiol.*, **196**, 625—632 (1959).
266. P r é v o s t Jean and B o u r l i è r e François. Vie sociale et thermorégulation chez le manchot empereur *Aptenodytes forsteri*. *Alauda*, **25**, 167—173 (1957).
267. P r o u t y L. R. Heat loss and heat production of cats at different environmental temperatures. *Fed. Proc.*, **8**, 128—129 (1949).
268. R a n d a l l W. C. Factors influencing the temperature regulation of birds. *Amer. J. Physiol.*, **139**, 56—63 (1943).

269. R a n d a l l W. C. and M c C l u r e W. Quantitation of the output of individual sweat glands and their response to stimulation. *J. Appl. Physiol.*, **2**, 72—80 (1949).
270. R e a d B. E. Chemical constituents of camel's urine. *J. Biol. Chem.*, **64**, 615—617 (1925).
271. R h o a d A. O. Absorption and reflection of solar radiation in relation to coat color in cattle. *Proc. Amer. Soc. Anim. Prod.*, **33**, 291—293 (1940).
272. R h o a d A. O. The Iberia heat tolerance test for cattle. *Tropical Agric.*, **21**, 162—164 (1944).
273. R i c e H. A. and S t e i n h a u s A. H. Studies in the physiology of exercise. V. Acid-base changes in the serum of exercised dogs. *Amer. J. Physiol.*, **96**, 529—537 (1931).
274. R i e k R. F., H a r d y M. H., L e e D. K. H. and C a r t e r H. B. The effect of the dietary plane upon the reactions of two breeds of sheep during short exposures to hot environments. *Austr. J. Agric. Res.*, **1**, 217—230 (1950).
275. R i e m e r s c h m i d G. and E l d e s J. S. The absorptivity for solar radiation of different coloured hairy coats of cattle. *Ond. J. Vet. Sci.*, **20**, 223—234 (1945).
276. R i t z m a n E. G. and B e n e d i c t F. G. Nutritional physiology of the adult ruminant. Carnegie Inst. Publ.: Washington, D. C., N° 494 (1938), 200 pp.
277. R o b i n s o n K. and L e e D. H. K. Reactions of the cat to hot atmospheres. *Proc. Roy. Soc. Queensland*, **53**, 159—170 (1941).
278. R o b i n s o n K. and L e e D. H. K. Reactions of the dog to hot atmospheres. *Ibid.* 171—188 (1941).
279. R o b i n s o n K. and L e e D. H. K. Animal behaviour and heat regulation in hot atmospheres. *Univ. Queensland Papers, Dept. Physiol.*, **1**, 1—8 (1946).
280. R o b i n s o n K. Heat tolerance of Australian monotremes and marsupials. *Austr. J. Biol. Sci.*, **7**, 348—360 (1954).
281. R o b i n s o n K. and M o r r i s o n P. R. The reaction to hot atmospheres of various species of Australian marsupial and placental animals. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **49**, 455—478 (1957).
282. R o b i n s o n S i d. Physiological adjustments to heat. In: *Physiology of heat regulation and the science of clothing* (L. H. Newburgh, ed.). W. B. Saunders: Philadelphia (1949), pp. 193—231.
283. R o b i n s o n S i d., G e r k i n g S. D., T u r r e l l E. S. and K i n c a i d R. K. Effect of skin temperature on salt concentration of sweat. *J. Appl. Physiol.*, **2**, 654—662 (1950).
284. R o t h m a n S t e p h e n. The physiology and biochemistry of the skin. University of Chicago Press (1954), 741 pp.
285. R o t h s t e i n A. and T o w b i n E. J. Blood circulation and temperature of men dehydrating in the heat. In: A d o l p h E. F. [et al.]. *Physiology of man in the desert*. Interscience: New York (1947), pp. 172—196.
286. R o t h s t e i n A., A d o l p h E. F. and W i l l s J. H. Voluntary dehydration. *Ibid.*, pp. 254—270.
287. R y t a n d D. A. The number and size of mammalian glomeruli as related to kidney and to body weight, with methods for their enumeration and measurement. *Amer. J. Anat.*, **62**, 507—520 (1938).
288. S a a l f e l d E. von. Untersuchungen über das Hacheln bei Tauben. *I. Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, **23**, 727—743 (1936).
289. S a i n t - G i r o n s H. and S a i n t - G i r o n s M.-C. Cycle d'activité et thermorégulation chez les reptiles (Lézards et Serpents). *Vie et Milieu*, **7**, 133—226 (1956).
290. S c h m i d t - N i e l s e n B o d i l, S c h m i d t - N i e l s e n K., B r o k a w A d e l a i d e and S c h n e i d e r m a n H. Water conservation in desert rodents. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **32**, 331—360 (1948).

291. Schmidt-Nielsen K., Schmidt-Nielsen B. and Brokaw A. Urea excretion in desert rodents exposed to high protein diets. *Ibid.* 361—380 (1948).
292. Schmidt-Nielsen Bodil and Schmidt-Nielsen Knut. Do kangaroo rats thrive when drinking sea water? *Amer. J. Physiol.*, **160**, 291—294 (1950).
293. Schmidt-Nielsen Bodil and Schmidt-Nielsen Knut. Pulmonary water loss in desert rodents. *Ibid.* **162**, 31—36 (1950).
294. Schmidt-Nielsen Bodil and Schmidt-Nielsen Knut. Evaporative water loss in desert rodents in their natural habitat. *Ecology*, **31**, 75—85 (1950).
295. Schmidt-Nielsen Bodil and Schmidt-Nielsen Knut. A complete account of the water metabolism in kangaroo rats and an experimental verification. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **38**, 165—182 (1951).
296. Schmidt-Nielsen Knut and Schmidt-Nielsen B. Water metabolism of desert mammals. *Physiol. Rev.*, **32**, 135—166 (1952).
297. Schmidt-Nielsen Knut. Heat regulation in small and large desert mammals. In: *Biology of desert* (ed. J. L. Cloudsley-Thompson). Inst. of Biology: London (1954), pp. 182—187.
298. Schmidt-Nielsen Knut. Animals and arid conditions: Physiological aspects of productivity and management. In: *The future of arid lands* (G. F. White, ed.). Washington, D. C.: Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. № 43 (1956), pp. 368—382.
299. Schmidt-Nielsen B., Schmidt-Nielsen Knut, Hought T. R. and Jarnum S. A. Water balance of the camel. *Amer. J. Physiol.*, **185**, 185—194 (1956).
300. Schmidt-Nielsen Knut, Schmidt-Nielsen B., Hought T. R. and Jarnum S. A. The question of water storage in the stomach of the camel. *Mammalia*, **20**, 1—15 (1956).
301. Schmidt-Nielsen Knut, Schmidt-Nielsen B., Jarnum S. A. and Hought T. R. Body temperature of the camel and its relation to water economy. *Amer. J. Physiol.*, **188**, 103—112 (1957).
302. Schmidt-Nielsen Bodil, Schmidt-Nielsen K., Hought T. R. and Jarnum S. A. Urea excretion in the camel. *Ibid.*, 477—484 (1957).
303. Schmidt-Nielsen Knut and Fänge Ragnar. Salt glands in marine reptiles. *Nature*, **182**, 783—785 (1958).
304. Schmidt-Nielsen Knut. Salt glands. *Sci. Amer.*, **200**, 109—115 (1959).
305. Schmidt-Nielsen Knut. The physiology of the camel. *Ibid.* **201**, 140—151 (1959).
306. Schmidt-Nielsen Knut. The salt-secreting gland of marine birds. *Circulation*, **21**, 955—967 (1960).
307. Schmidt-Nielsen Bodil and O'Dell Roberta. Structure and concentrating mechanism in the mammalian kidney. *Amer. J. Physiol.*, **200**, 1119—1124 (1961).
308. Schmidt-Nielsen Knut and Newsome A. E. Water balance in the mulgara (*Dasyercus cristicauda*), a carnivorous desert marsupial. *Austr. J. Biol. Sci.*, **15**, 683—689 (1962).
309. Schmidt-Nielsen Knut. Unpublished data.
310. Sergeant Edmund and Lhéritier A. Note sur la température rectale des dromadaires. *Compt. Rend. Soc. Biol.*, **82**, 172—175 (22 Feb. 1919).
311. Shantz H. L. History and problems of arid lands development. In: *The future of arid lands* (G. F. White, ed.). Washington, D. C.: Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. № 43 (1956), pp. 3—25.

312. S h a w W. T. Duration of the aestivation and hibernation of the Columbian ground squirrel (*Citellus columbianus*) and sex relation to the same. *Ecology*, 6, 75—81 (1925).
313. S h e l l e y Walter B. and H e m i n g w a y A. The effects of thermal polypnea on the energy metabolism, respiratory quotient and water loss of dogs. *Amer. J. Physiol.*, 129, 623—630 (1940).
314. S h o c k Nathan W. and H a s t i n g s A. B. Studies of the acid-base balance of the blood. IV. Characterization and interpretation of displacement of the acid-base balance. *J. Biol. Chem.*, 112, 239—262 (1935).
315. S i m p s o n George G. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 85 (1945), 350 pp.
316. S m i t h Homer and S i l v e t t e H. Note on the nitrogen excretion of camels. *J. Biol. Chem.*, 78, 409—411 (1928).
317. S m i t h Homer. The kidney. Oxford University Press: New York (1951), 1049 pp.
318. S m i t h Homer. From fish to philosopher. Doubleday: Garden City, New York (1964), 293 pp.
319. S p e r b e r I. Studies on the mammalian kidney. *Zoologiska bidrag från. Uppsala*, 22, 249—431 (1944).
320. S t a r l i n g E. H. (C. L. Evans, ed.). Principles of human physiology. Lea and Febiger: Philadelphia, 12th ed. (1956), 1233 pp.
321. S t e b b i n s R. C. Adaptations in the nasal passages for sand burrowing in the saurian genus *Uma*. *Amer. Nat.*, 77, 38—52 (1943).
322. S t e b b i n s R. C. and E a k i n R. M. The role of the «third eye» in reptilian behavior. *Amer. Mus. Novitates*, № 1870, 1—40 (1958).
323. S t e w a r t R. E., P i c k e t t E. E. and B r o d y S. Environmental physiology with special reference to domestic animals. XVI. Effect of increasing temperatures, 65° to 95° F, on the reflection of visible radiation from the hair of Brown Swiss and Brahman cows. *Univ. Mo. Agric. Exp. Sta., Res. Bull.* № 484, 1—23 (1951).
324. S t o d d a r t Laurence A. and S m i t h A. D. Range management. *Amer. Forestry Series*, McGraw-Hill: New York (1955), 433 pp.
325. С т р е л ь н и к о в И. Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий. *Зоолог. журн. СССР*, 23, 250—257 (1944).
326. S t r o h l J. Wasserhaushalt und Fettbestand bei Steppen- und Wüstentieren. Physiologische Gesichtspunkte zum Verständnis des Kamelhöckers. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 40, 422—440 (1929).
327. S u t h e r l a n d Alexander. The temperature of reptiles, monotremes and marsupials. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, 9, 57—67 (1896).
328. S u t h e r l a n d Alexander. The temperature of reptiles, monotremes and marsupials. *Ibid.*, 378—394 (1897).
329. T a l b o t t J. H. and M i c h e l s e n J. Heat cramps. A clinical and chemical study. *J. Clin. Invest.*, 12, 533—549 (1933).
330. T e c h n a u G. Die Nasendrüse der Vögel. *J. Ornithol.*, 84, 511—617 (1936).
331. T e m p l e t o n James R. Respiration and water loss at the higher temperatures in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiol. Zool.*, 33, 136—145 (1960).
332. T e n n e n t D. M. A study of water losses through the skin in the rat. *Amer. J. Physiol.*, 145, 436—440 (1946).
333. T h a c k e r E. J. and B r a n d t C. S. Coprophagy in the rabbit. *J. Nutrition*, 55, 375—385 (1955).
334. T h o m p s o n J. J., W o r s t e l l D. M. and B r o d y S. Environmental physiology with special reference to domestic animals. V. Influence of temperature, 50° to 105° F., on water consumption in dairy cattle. *Univ. Mo. Agric. Exp. Sta., Res. Bull.*, № 436, 1—18 (1949).

335. T o w b i n E. J. Gastric distention as a factor in the satiation of thirst in esophagostomized dogs. Amer. J. Physiol., 159, 533—541 (1949).
336. T r o u g h t o n Ellis. Furred animals of Australia. Angus and Robertson: London, 5<sup>th</sup> ed. (1954), 376 pp.
337. T u c k e r Vance A. Diurnal torpidity in the California pocket mouse. Science, 136, 380—381 (1962).
338. T u r n a g e W. V. Desert subsoil temperatures. Soil Sci., 47, 195—199 (1939).
339. T u r n e r H. G. and S c h l e g e r A. V. The significance of coat type in cattle. Aust. J. Agric. Res., 11, 645—663 (1960).
340. У ш а к о в Б. П. и Д а р е в с к и й И. С. Сравнение теплоустойчивости мышечных волокон и отношение к температуре у двух симпатрических видов полупустынных ящериц. Доклады АН СССР, биолог. секц., 128, 833—835 (1959).
341. V a u q u e l i n Louis N. Examen des excréments des serpens qui l'on fait voir en ce moment à Paris, rue Saint-Nicaise. Ann. Chim. et Phisique, 2<sup>me</sup> sér., 21, 440 (1822).
342. V o i t E. Die Zusammensetzung von Organen und dem Gesamtkörper bei Homiothermen und Poikilothermen. Zeitschr. f. Biol., 89, 114—138 (1929).
343. V o r h i e s Charles T. and T a y l o r W. P. Life history of the kangaroo rat *Dipodomys spectabilis* Merriam. U. S. Dept. Agric. Bull. № 1091, 1—40 (1922).
344. V o r h i e s Charles T. Do southwestern quail require water? Amer. Nat., 62, 446—452 (1928).
345. V o r h i e s Charles T. and T a y l o r W. P. The life histories and ecology of jack rabbits, *Lepus alleni* and *Lepus californicus* ssp. in relation to grazing in California. Univ. Arizona, Agric. Exp. Sta., Tech. Bull., № 49, 471—587 (1933).
346. V o r h i e s Charles T. and T a y l o r W. P. Life history and ecology of the white-throated wood rat *Neotoma albigula albigula* Hartley, in relation to grazing in Arizona. Ibid., № 86, 455—529 (1940).
347. V o r h i e s Charles T. Water requirements of desert animals in the Southwest. Ibid., № 107 : 487—525 (1945).
348. W a l d G. and J a c k s o n B. Activity and nutritional deprivation. Proc. Nat. Acad. Sci., 30, 255—263 (1944).
349. W e i n e r J. S. and v o n H e y n i n g e n Ruth. Lactic acid and sweat gland function. Nature, 164, 351—352 (1949).
350. W e i n e r J. S. and H e l l m a n n K. The sweat glands. Biol. Rev., 35, 141—186 (1960).
- 350a. W h i t e Gilbert F. (ed.). The future of arid lands. Washington, D. C.: Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ., № 43 (1956), 453 pp.
351. W h i t e h o u s e A. G. R., H a n c o c k W. and H a l d a n e J. S. The osmotic passage of water and gases through the human skin. Proc. Roy. Soc. Lond., B, 111, 412—429 (1932).
352. W i g g l e s w o r t h V. B. The principles of insect physiology, Methuen: London (1950), 544 pp.
353. W i l h o f t Daniel C. and A n d e r s o n J. D. Effect of acclimation on the preferred body temperature of the lizard, *Sceloporus occidentalis*. Science, 131, 610—611 (1960).
354. W o l f A. V. Thirst: Physiology of the urge to drink and problems of water lack. C. C. Thomas: Springfield, Ill. (1958), 536 pp.
355. W o l f A. V., P r e n t i s s P. G., D o u g l a s L. G. and S w e t t R. J. Potability of sea water with special reference to the cat. Amer. J. Physiol., 196, 633—641 (1959).
356. W o o d b u r y A. M. and H a r d y Ross. Studies of the desert tortoise *Gopherus agassizii*. Ecol. Monogr., 18, 145—200 (1948).

357. **Worstell D. M.** and **Brody S.** Environmental physiology and shelter engineering with special reference to domestic animals. XX. Comparative physiological reactions of European and Indian cattle to changing temperature. Univ. Mo. Agric. Exp. Sta. Res. Bull., № 515, 1—42 (1953).
358. **Yamano J.** and **Ono Y.** Rassenanatomische Untersuchungen der Hautstruktur von Büffel, Zebu, Formosarind und Friesisch-Holländer im Hinblick auf das Problem der Tropenanpassung. Mem. Fac. of Sci. Agr., Taihoku Imp. Univ., 19, 57 (1936) (quoted from Dordick, Acta Tropica, 6 (1949)).
359. **Yeates N. T. M., Lee D. H. K.** and **Hines H. J. G.** Reactions of domestic fowls in hot atmospheres. Proc. Roy. Soc. Queensland, 53, 105—128 (1941).
360. **Yeates N. T. M.** Photoperiodicity in cattle. I. Seasonal changes in coat character and their importance in heat regulation. Austr. J. Agric. Res., 6, 891—902 (1955).

# О Г Л А В Л Е Н И Е

|  | Стр. |
|--|------|
| Предисловие к русскому изданию книги К. Шмидт-Нильсена «Животные пустынь» (акад. Е. М. Крепс) . . . . .              | 5    |
| Предисловие автора . . . . .   | 8    |
| <b>1. Человек</b> . . . . .  | 9    |
| <i>Введение</i> . . . . .  | 9    |
| Температуры пустынь (10).  |      |
| <i>Охлаждение и выживаемость</i> . . . . .   | 10   |
| Испарение воды . . . . .   | 11   |
| Величины потоотделения . . . . .   | 12   |
| Проблема соли . . . . .  | 13   |
| Концентрация солей в поте (14). Тепловые судороги (16).  |      |
| Восстановление воды, питье . . . . .   | 17   |
| <i>Нехватка воды, дегидратация, смерть</i> . . . . .   | 19   |
| <b>Эффекты умеренной дегидратации</b> . . . . .  | 19   |
| Функция почек (19). Потение при дегидратации (20). Снижение объема крови (21). Частота пульса и функция сердца (22). |      |
| <b>Пределы дегидратации, смерть от «жажды»</b> . . . . .   | 23   |
| Температура тела при дегидратации . . . . .  | 24   |
| «Взрывообразное» повышение температуры (26).   |      |
| Может ли человек депонировать воду? . . . . .  | 27   |
| Может ли человек уменьшить количество воды, нужной для терморегуляции? . . . . .                                     | 28   |
| Значение одежды (29).  |      |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 31   |
| <b>2. Основные проблемы. Преимущества большого тела</b> . . . . .  | 32   |
| <i>Тепловой баланс</i> . . . . .   | 32   |
| Перегревание в результате поступления тепла извне и размеры тела . . . . .   | 33   |
| Теплопроводность (34). Конвекция (35). Радиация (35).  |      |
| Оценка потребности в воде . . . . .  | 35   |
| <i>Водный баланс — расход и приход</i> . . . . .   | 39   |
| Метаболическая вода (39).  |      |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 43   |
| <b>3. Верблюд</b> . . . . .  | 44   |
| <i>Запасает ли верблюд воду?</i> . . . . .   | 46   |
| Желудок (46).  |      |
| Вода из горба . . . . .  | 51   |
| Есть ли у верблюда другие резервы воды? . . . . .  | 53   |
| <i>Проблемы тепла</i> . . . . .  | 54   |
| Температура тела верблюда . . . . .  | 54   |
| Преимущества колеблющейся температуры тела (57). Влияет ли температура тела на величину обмена? (58).                |      |

|   | Стр. |
|---|------|
| Мех как тепловой барьер . . . . .   | 58   |
| Вычисление количества тепла, поступающего извне . . . . .   | 62   |
| <i>Главные каналы расхода воды</i> . . . . .  | 66   |
| Потоотделение или терморегуляторная одышка . . . . .  | 66   |
| Функция почек . . . . .   | 67   |
| Объем мочи (67). Концентрация мочи (69). Антидиуретический гормон (АДГ) (71). Концентрация мочевины (72). |      |
| Вода в кале . . . . .   | 74   |
| <i>Выносливость к дегидратации</i> . . . . .  | 75   |
| Теряется вода из внутриклеточной или из внеклеточной жидкости? . . . . .                                  | 77   |
| Объем плазмы (80).  |      |
| <i>Восстановление после дегидратации</i> . . . . .  | 81   |
| Способность пить . . . . .  | 81   |
| <i>Резюме</i> . . . . .   | 84   |
| <b>4. Крупный рогатый скот в условиях жаркого климата</b> . . . . .                                       | 85   |
| <i>Регуляция тепла</i> . . . . .  | 86   |
| Температура тела . . . . .  | 86   |
| Испарение воды . . . . .  | 87   |
| Потовые железы (88). Тепловая одышка (90). Величина испарения (91). Слюноотделение (92).                  |      |
| Мех и изоляция . . . . .  | 92   |
| Горб у индийского скота (93). Дегидратация и питье (94).  |      |
| <i>Буйвол</i> . . . . .   | 95   |
| <i>Резюме</i> . . . . .   | 95   |
| <b>5. Осел</b> . . . . .  | 97   |
| <i>Температура тела</i> . . . . .   | 98   |
| <i>Потери воды</i> . . . . .  | 99   |
| Механизм потоотделения (99). Объем и концентрация мочи (101). Содержание воды в испражнениях (102).       |      |
| Величина общей потери воды . . . . .  | 102  |
| Вода, используемая для терморегуляции (103).  |      |
| Выносливость к дегидратации . . . . .   | 105  |
| Жидкостные пространства при дегидратации . . . . .  | 106  |
| Способность пить . . . . .  | 107  |
| <i>Резюме</i> . . . . .   | 109  |
| <b>6. Овца</b> . . . . .  | 110  |
| <i>Теплорегуляция у овец</i> . . . . .  | 111  |
| Зависимость терморегуляции от кормления (111).  |      |
| Руно как защита от жары . . . . .   | 113  |
| <i>Главные статьи расхода воды</i> . . . . .  | 115  |
| Испарение через дыхательные пути или потоотделение? . . . . .   | 115  |
| Функция почек . . . . .   | 117  |
| Количество мочи (117). Концентрация мочи (118). Выносливость к солевой воде (119).                        |      |



|  | Стр. |
|--|------|
| Дегидратация и выносливость к лишению воды . . . . .   | 121  |
| Объем плазмы при дегидратации (122).   |      |
| Питье . . . . .  | 124  |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 125  |
| <b>7. Хищные</b> . . . . .   | 126  |
| <i>Собака</i> . . . . .  | 127  |
| Эффективность пантинга в терморегуляции . . . . .  | 128  |
| Преимущества и недостатки терморегуляторного полипноэ . . . . .  | 129  |
| Потеря солей (129). Движение воздуха над охлаждающей поверхностью (130). Есть ли экономия в циркуляции? (130). Газообмен при полипноэ (131). Работа тепловой одышки (133). |      |
| Пот и потовые железы . . . . .   | 135  |
| <i>Собака в пустыне</i> . . . . .  | 136  |
| Теплообмен (136). Приспособленность к пустыне (138).   |      |
| Питье . . . . .  | 141  |
| Водный баланс у плотоядных . . . . .   | 141  |
| Выносливость к дегидратации . . . . .  | 143  |
| <i>Кошка</i> . . . . .   | 145  |
| Выносливость к дегидратации (145).   |      |
| <i>Дикие хищники пустыни</i> . . . . .   | 146  |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 148  |
| <b>8. Кролики и американские зайцы</b> . . . . .   | 150  |
| <i>Домашний кролик</i> . . . . .   | 152  |
| Температурная выносливость (152). Испарение (154). Другие пути отдачи тепла (155).   |      |
| <i>Дилемма, стоящая перед американским зайцем</i> . . . . .  | 155  |
| Микроклимат (156). Радиационная температура неба (156). Изготовление льда (157). Значение длинных ушей (159).  |      |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 160  |
| <b>9. Американские песчаные суслики — грызуны пустыни, ведущие дневной образ жизни</b> . . . . .   | 161  |
| Уклонение от жары . . . . .  | 161  |
| Использование солевых растворов (163).   |      |
| Эстивация и гибернация . . . . .   | 165  |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 165  |
| <b>10. Древесная крыса. Пустынный грызун, нуждающийся в воде</b> . . . . .   | 166  |
| Вода (166). Сухой корм (168). Обмен кальция древесной крысы (170).   |      |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 173  |
| <b>11. Кенгуровая крыса. Крыса, которая никогда не пьет</b> . . . . .  | 174  |
| <i>Температура</i> . . . . .   | 174  |
| Температура в норах . . . . .  | 174  |
| Выносливость к перегреванию . . . . .  | 177  |
| <i>Вода</i> . . . . .  | 181  |

|  | Стр. |
|--|------|
| Может ли кенгуровая крыса жить без воды? . . . . .   | 181  |
| Депонируют ли кенгуровые крысы воду? . . . . .   | 182  |
| Могут ли кенгуровые крысы абсорбировать влагу из атмосферы? . . . . .                          | 184  |
| Может ли кенгуровая крыса сохранять воду путем задержки конечных продуктов обмена? . . . . .   | 185  |
| <i>Водный баланс — расход</i> . . . . .  | 187  |
| <i>Испарение</i> . . . . .   | 187  |
| <i>Вода, используемая для образования мочи</i> . . . . .                                       | 190  |
| Питье морской воды (191). Антидиуретический гормон (193). Структура почек и ее значение (195). |      |
| <i>Потери воды с испражнениями</i> . . . . .   | 196  |
| <i>Водный баланс — приход</i> . . . . .  | 198  |
| <i>Можно ли сбалансировать приход и расход воды?</i> . . . . .                                 | 200  |
| <i>Экспериментальное подтверждение балансового расчета воды</i> . . . . .                      | 202  |
| <i>Может ли увеличиться количество окислительной воды?</i> . . . . .                           | 203  |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 205  |
| <b>12. Другие грызуны</b> . . . . .  | 206  |
| <i>«Сухие» грызуны</i> . . . . .   | 206  |
| <i>«Влажные» грызуны</i> . . . . .   | 210  |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 214  |
| <b>13. Эстивация — летняя спячка — у некоторых млекопитающих</b> . . . . .                     | 215  |
| Что такое эстивация? . . . . .   | 215  |
| Температура тела при эстивации (216).  |      |
| Преимущества эстивации . . . . .   | 218  |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 220  |
| <b>14. Сумчатые</b> . . . . .  | 221  |
| <i>Теплорегуляция</i> . . . . .  | 222  |
| Куокка . . . . .   | 223  |
| Другие сумчатые . . . . .  | 226  |
| Жирнохвостые сумчатые (228).   |      |
| <i>Потребности в воде</i> . . . . .  | 229  |
| Горный кенгуру (230). Мульгара (231).  |      |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 232  |
| <b>15. Птицы пустыни</b> . . . . .   | 234  |
| <i>Приспособленность поведения</i> . . . . .   | 234  |
| <i>Регуляция температуры</i> . . . . .   | 236  |
| Температура тела . . . . .   | 236  |
| Летальная температура тела (238).  |      |
| Влияние температуры тела на тепловой обмен . . . . .   | 239  |
| Использование воды для теплорегуляции . . . . .  | 241  |
| Критическая температура полипнов (243). Частота полипнов (243).                                |      |
| <i>Водный обмен</i> . . . . .  | 244  |

|  | Стр.       |
|--|------------|
| Величина расхода воды . . . . .  | 244        |
| Моча (244). Испарение (245).   |            |
| Потребление воды . . . . .   | 246        |
| Окислительная вода (246).  |            |
| Потребность в воде или сочном корме . . . . .  | 247        |
| Выносливость к дегидратации . . . . .  | 249        |
| <i>Использование соленой воды</i> . . . . .  | 250        |
| <i>Оцепенение и эстивация</i> . . . . .  | 254        |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 255        |
| <b>16. Ящерицы, змеи и черепахи</b> . . . . .  | <b>257</b> |
| <i>Температура тела</i> . . . . .  | 259        |
| При нормальной активности . . . . .  | 259        |
| Поддержание оптимальной температуры . . . . .  | 262        |
| Соприкосновение с субстратом (262). Солнечная радиация (263). Окраска<br>кожи (264). |            |
| Влияние температуры на уровень обмена . . . . .                                      | 267        |
| Скорости других физиологических процессов (268).                                     |            |
| Акклиматизация к различным температурам . . . . .                                    | 270        |
| Летальная температура тела . . . . .   | 271        |
| Акклиматизация и летальная температура (273).  |            |
| Предотвращение перегрева, полипноэ и испарение . . . . .                             | 274        |
| <i>Водный обмен</i> . . . . .  | 275        |
| Испарение воды . . . . .   | 277        |
| Уровень потерь воды у рептилий (278).  |            |
| Моча . . . . .   | 282        |
| Мочевая кислота (282). Концентрация мочи (283).                                      |            |
| <i>Резюме</i> . . . . .  | 285        |
| <i>Литература</i> . . . . .  | 287        |

К Н У Т Ш М И Д Т - Н И Л Ь С Е Н

## ЖИВОТНЫЕ ПУСТЫНЬ

Физиологические проблемы тепла и воды

*Перевод с английского М. Г. Закса*

*Утверждено к печати*

*Институтом эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова*

*Академии наук СССР*

Редактор издательства С. И. Налбандян. Художник М. И. Разулевич

Технический редактор Н. А. Кругликова

Корректоры З. В. Гришина и Г. А. Мошкина

Сдано в набор 3/IX 1971 г. Подписано к печати 10/I 1972 г. Формат бумаги 60×90<sup>1/16</sup>.

Печ. л. 19<sup>1/4</sup>=19.25 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 20.70. Изд. № 4808. Тип. зак. № 72.

Тираж 1500. Бумага № 2. Цена 1 р. 90 к.

Ленинградское отделение изд. «Наука». 199164, Ленинград, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

p. 56x.