

sonian Miscellaneous Collections (Мнения 73—130); Мнения, опубликованные в этих изданиях, были перепечатаны в Opinions and Declarations, 1958, vol. 1, Section B) Этот раздел позволяет в деталях проследить историю рассмотрения случая и принятия по нему решения МКЗН.

Информируя о выходе в свет «Официальных списков и указателей», следует подчеркнуть высокую желательность приобретения этого издания библиотеками зоологических учреждений СССР, в которых ведутся исследования по систематике животных. Это справочное пособие является важным дополнением к Кодексу, русский перевод 3-го издания которого должен вскоре выйти из печати (см. Вестн. зоологии, 1987, № 6, 3-я стр. обложки).

Ю. Некрутенко

**К. Шмидт-Ниельсен. РАЗМЕРЫ ЖИВОТНЫХ: ПОЧЕМУ ОНИ ТАК ВАЖНЫ?** М.: Мир, 1987.— 259 с.

В русском переводе увидела свет новая книга К. Шмидт-Ниельсена, замысел которой отражен уже в ее названии и более развернуто — в авторском предисловии: «стимулировать дальнейшие исследования, которые позволили бы полнее понять, почему размеры живых существ имеют столь фундаментальное значение» (с. 8). Воспользуемся некоторой неоднозначностью этого основного вопроса и разделим его на два. Почему размеры организмов важны: 1) для них самих, 2) для нас?

Знакомство с содержанием книги убеждает, что автор обсуждает преимущественно первый вопрос, который в специальной и более однозначной интерпретации сводится к следующему: какими законами объясняется значительная зависимость морфофизиологических и многих других свойств организмов от их размеров, выражаемая аллометрическими уравнениями?

Рецензию на книгу правильнее начать с обсуждения второго вопроса, который также дадим развернуто: почему важны исследования связи размеров организмов с их морфофизиологическими, экологическими и другими свойствами? Приведенные в книге материалы показывают, что эту важность определяют не только (и не столько) «поразительные и загадочные сведения» (с. 8), но вскрываемые аллометрические отношения признаков, облегчающие сравнительные исследования организмов разной природы за счет допустимых прогностических интерполяций на основе устанавливаемых количественных зависимостей.

Выбор материала для книги диктовался личным опытом и осторожностью автора, справедливо считающего наиболее надежными данные по теплокровным животным. Но, хотя в книге обсуждаются лишь некоторые аллометрические связи, касающиеся преимущественно морфофизиологических признаков, очевиден всеобщий характер аналогичных зависимостей для всех живых существ. Вполне определенная связь с размерами организмов установлена и для таких биологических процессов и явлений, как рост, продукция, экологические свойства жизненных форм, распределение особей в пространстве, численность и биомасса популяций, структура сообществ.

Естественно, что затрагивающие столь широкий круг проблем аллометрические связи важны не только в теоретическом отношении, но находят применение в различных практических областях. При этом как в теории, так и на практике важны не только изолированные аллометрические уравнения, описывающие для вида или группы связь отдельных показателей с размерами организма, но и количественные отношения между такими уравнениями. Анализ позволяет установить определенные связи между различными, часто неожиданными признаками организма, в виде уравнений или безразмерных постоянных. Много примеров таких зависимостей приведено в книге, они в конечном счете являются проявлением тесной взаимосвязи свойств организма, которую можно назвать аллометрической интеграцией.

К. Шмидт-Ниельсен рассматривает аллометрические уравнения как мощный и ценный инструмент биологических исследований, наглядно разъясняет ограничения, типичные причины ошибок. Иллюстрируя разнообразие аллометрических отношений, автор неоднократно напоминает, что соответствующие уравнения описательны, получены эмпирическим путем — «это не биологические законы» (с. 40). Обсуждая многие аспекты «увлекательной области биологии — науки о роли размеров и масштаба»

(с. 234), К. Шмидт-Ниельсен ясно понимает необходимость исследования фундаментальных законов, лежащих в основе эмпирических зависимостей. Поэтому логическим стержнем книги являются поиски ответа на основной вопрос, вынесенный в ее название.

Уже в предисловии автор указывает, что в основе аллометрии лежат физические законы, которые «обеспечивают возможности и вероятности, но они же намечают ограничения и определяют границы этих возможностей» (с. 8). Однако законы подобия применительно к живым существам остаются мало изученными, и К. Шмидт-Ниельсен сразу же предупреждает, что ни обобщающего принципа, ни ответов на многие вопросы он предложить не может.

Следует признать, однако, что автор книги много сделал для создания будущего цельного теоретического «скелета» обсуждаемой науки. Разрозненные эмпирические зависимости систематизированы с учетом их внутренней логической связи, обсуждены многие частные факторы, определяющие конкретные аллометрические уравнения либо важные для дальнейшего анализа. Ясно, что не может быть единого объяснения для столь разных биологических проявлений, как время инкубации яиц, частота сердцебиений, прыжки и плавание, относительные размеры мозга. Нужно отметить, что при всем многообразии обсуждаемых в книге явлений, центральное место (как по объему, так, пожалуй, и по важности для проблемы) занимают разные аспекты метаболизма в связи с размерами организмов. И недостаточное знание причин, обусловливающих метаболическую аллометрию, создает наиболее досадную брешь в теоретических основах науки о размерах живых существ.

В этих вопросах мне трудно быть беспристрастным, поскольку в связи с обсуждением проблем роста животных довелось недавно довольно подробно изложить свои взгляды и результаты анализа аллометрии, в первую очередь метаболической (Балансовая теория роста животных. Киев: Наук. думка, 1985, 192 с.). Отсылая за деталями к этой работе, ограничусь беглым сопоставлением позиций и упоминанием некоторых фактов и положений, которые не нашли (а отчасти и не могли найти) отражения в книге К. Шмидт-Ниельсена.

Прежде всего — о причинах, обусловливающих регистрируемый характер связи метаболизма покоя и массы тела. К. Шмидт-Ниельсен задается, в частности, вопросом: «Может ли наблюдаемое с увеличением размеров тела уменьшение удельной интенсивности метаболизма быть результатом относительного уменьшения размеров тех органов, которые метаболически наиболее активны?» (с. 99). Не может — отвечает автор (гл. 8), поскольку данные по млекопитающим показывают, что уменьшение в относительных размерах некоторых внутренних органов не пропорционально массе тела в степени  $-0,25$ . Такой ответ представляется некорректным по некоторым причинам.

Обсудив данные по метаболически активным органам, автор почему-то не привлек данные из гл. 5 об аллометрии скелета, которые наиболее убедительно доказывают уменьшение относительных размеров всех мягких тканей у крупных животных. Масса скелета меняется пропорционально массе тела в степени около 1,1, что неизбежно влечет отрицательную аллометрию мягких тканей. Независимо от того, какими окажутся показатели степени в аллометрических уравнениях для метаболически неактивных мягких тканей, можно с уверенностью утверждать, что уменьшение удельной интенсивности метаболизма с увеличением размеров тела является, по крайней мере частично, результатом относительного уменьшения размеров метаболически активных органов и тканей. Нет методологических оснований для стремления объяснить величину степени 0,75 (или  $-0,25$ ) в аллометрических уравнениях только одной причиной. Их может быть несколько, но это не дает оснований отрицать роль изменения доли неактивных структур.

Здесь мы показали, что можно прийти к иным выводам, пользуясь теми же материалами. Если же привлечь наши результаты в отношении правил суммирования степенных функций, то данные об аллометрии скелета приводят к более сильным утверждениям, которые обсудим в отдельной работе.

Другой вопрос — о метаболизме покоя как таковом. Уже упомянутая осторожность К. Шмидт-Ниельсена сказалась и в том, что при обсуждении метаболической аллометрии (гл. 6) он весьма бегло касается холдинокровных беспозвоночных и совсем кратко — беспозвоночных, удовлетворяясь заключением, что в целом для всех жи-

вотных показатель степени близок 0,75. При этом подчеркивается, что у холоднокровных нет «нормального» метаболизма покоя.

От этого очевидного обстоятельства — один шаг до признания того, что и у теплокровных «метаболизм покоя» — довольно условный уровень обмена, который целесообразно анализировать в прямой связи с «беспокойным» метаболизмом, т. е. при разных условиях и уровнях жизнедеятельности. Кстати, автор книги высоко оценивает модель Мак-Магона, в которой важное место занимают мощность мышц и работа — явления, далеко не сводящиеся к состоянию покоя. Тем не менее К. Шмидт-Ниельсен такого шага не сделал. Аллометрию метаболизма покоя (гл. 6—12) и аллометрию движения (гл. 13—15) он обсуждает совершенно изолированно.

Альтернативный подход, использованный нами при анализе метаболической аллометрии, в частности при разработке «веерной модели», сопряжен с использованием частных данных, не проверенных пока на больших группах организмов. Имеющиеся отрывочные материалы выглядят случайными и ненадежными, и «риск» их привлечения к анализу аллометрии оправдывается лишь появлением дополнительных путей теоретического поиска. Являются ли эти пути тупиковыми — покажет будущее. Пока можно сослаться на то, что веерная модель хорошо объясняет некоторые факты, приведенные в книге К. Шмидт-Ниельсена. Так, он лишь бегло упоминает, что наклон кривой метаболизм-масса для американского гольца — самый крутой при самой низкой температуре (с. 81), и это не противоречит веерной модели, как и данные о потреблении кислорода при разной скорости бега у ряда млекопитающих (рис. 14.1, с. 185). Интересной представляется возможность анализа в связи с веерной моделью данных Бретта об аллометрии метаболизма лосося при плавании с разными скоростями (табл. 15.1, с. 201). Эти вопросы заслуживают специального исследования. Здесь ограничусь утверждением, что хотя сама веерная модель требует дальнейшего теоретического обоснования, она несомненно связана с аллометрией мощности, с работой организма при разных условиях (в том числе — в «покое»). Модель показывает, что состояние покоя не следует фетишизировать, как и соответствующие показатели степени метаболической аллометрии.

Веерная модель ведет также к заключению, что мелкие животные менее экономичны и согласуется с нашим предположением, что метаболическая аллометрия — не вынужденное следствие физических запретов. Наоборот, изометрия сопровождалась бы излишним расходом ресурсов, т. к. более крупным животным просто не нужно тратить столько энергии на единицу массы, как мелким.

Здесь уместно подчернуть, что К. Шмидт-Ниельсен высказывает те же положения и без веерной модели: мелкие животные менее экономичны, а крупные имеют именно такое строение органов дыхания, какое необходимо и достаточно для обеспечения их работы (принцип «симморфоза»). Это показывает, что расхождения позиций невелики и придает, по крайней мере мне, уверенность, что заключения К. Шмидт-Ниельсена соответствуют уровню нынешних исследований.

В целом рецензируемая книга отражает важный этап систематизации и обобщения результатов исследования зависимости строения и функционирования организмов от их размеров. С большинством подходов и заключений автора можно согласиться. Книга, несомненно, выполнит поставленную ее автором цель — будет способствовать интересу к этой области биологии и стимулировать дальнейшие поиски. Остается пояснить, что и высказанные выше замечания направлены на достижение той же цели.

В. Е. Заика