

РАЗМЕРЫ ЖИВОТНЫХ

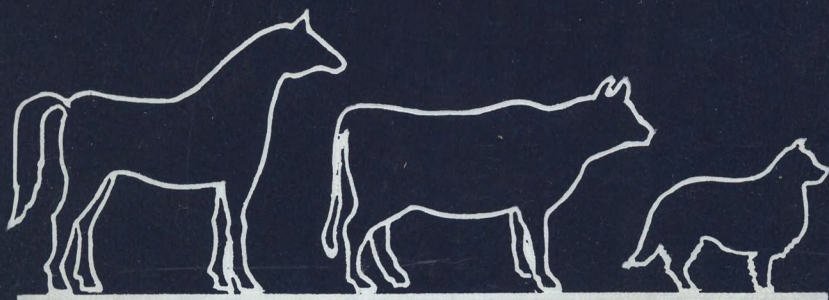
К.Шмидт-Ниельсен



К.Шмидт-Ниельсен

РАЗМЕРЫ

ЖИВОТНЫХ:
ПОЧЕМУ ОНИ
ТАК ВАЖНЫ?



РАЗМЕРЫ ЖИВОТНЫХ: ПОЧЕМУ ОНИ ТАК ВАЖНЫ?

Scaling

Why is animal size so important?

Knut Schmidt-Nielsen

James B. Duke Professor of Physiology
Department of Zoology, Duke University

CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS
Cambridge
London New York New Rochelle
Melbourne Sydney

К. Шмидт-Ниельсен

РАЗМЕРЫ ЖИВОТНЫХ: ПОЧЕМУ ОНИ ТАК ВАЖНЫ?

Перевод с английского

канд. биол. наук. В. Ф. КУЛИКОВА

и канд. биол. наук И. И. ПОЛЕТАЕВОЙ

под редакцией

канд. биол. наук Н. В. КОКШАЙСКОГО



Москва «Мир» 1987

ББК 28.903

Ш73

УДК 591.7

Шмидт-Ниельсен К.

Ш73 Размеры животных: почему они так важны?: Пер. с англ. — М.: Мир, 1987. — 259 с., ил.

В монографии известного американского специалиста по сравнительной физиологии, автора переведенного ранее учебника «Физиология животных. Приспособление и среда» (М.: Мир, 1982) рассмотрена проблема количественных соотношений между размерами животных и физиологическими, а также морфологическими параметрами. Книга насыщена богатым фактическим материалом, зачастую очень свежим, изыщна по форме изложения, доступна для самого широкого круга читателей.

Предназначена для специалистов по сравнительной физиологии, широкого круга биологов и лиц, интересующихся проблемами биологии.

Ш $\frac{2001000000-068}{041(01)-87}$ 00—87, ч 1

ББК 28.903

Редакция литературы по биологии

© Cambridge University Press 1984
This book was originally published in the English language by Cambridge University Press of Cambridge, England.
© перевод на русский язык, «Мир», 1987.

Предисловие редактора перевода

Размеры, т. е. пространственные протяженности объектов материального мира, являются их фундаментальнейшими характеристиками. Одновременно в своей совокупности размеры выступают в качестве универсального масштаба, в зависимости от которого глубоко и многосторонне изменяются свойства предметов и процессов. Каковы именно масштабные влияния на предметы и процессы — этой проблемой (по времени первой, но теперь уже далеко не единственной) занимается теория подобия в широком смысле.

Идеи подобия зародились в математике и в таком качестве знакомы каждому из школьного курса геометрии. Распространяясь постепенно на различные области физики и связанных с нею прикладных наук, они приобрели сейчас громадное практическое значение, так как стали основой моделирования. А без моделирования, следовательно, без самого широкого применения теории подобия невозможно создать новый самолет или корабль, плотину гидроэлектростанции или портовый причал, без моделирования крайне трудно понять, что происходит в недрах Земли и как осуществляется перенос воздушных масс в атмосфере и водных — в океане.

А как обстоит в этом отношении дело с биологическими объектами и явлениями? Ведь сама природа словно бы моделирует в процессе эволюции неисчислимо разнообразие жизненных форм. Применимы ли к ним законы подобия и если да, то как они проявляются? Как увидит читатель из текста книги, вполне серьезное исследование на эту тему было предпринято еще Галилеем. С развитием сравнительной, а затем и экологической физиологии изучение строения и функций животных с этой точки зрения получило новый мощный импульс.

И действительно, исследователь, который во всеоружии точных количественных методов выясняет, как влияют на физиологические особенности животных приспособления к жизни в водах полярного моря, в песках пустыни или в кронах деревьев тропического леса, не может рано или поздно не заинтересоваться и теми чертами физиологии животных, которые обусловлены их размерами.

При ближайшем рассмотрении влияние размеров как на строение, так и на функционирование организма оказывается весьма существенным. И то и другое определяется взаимодействием множества физических законов, количественные выражения которых в большинстве случаев строго зависят от масштаба, что в свою очередь ведет к разного рода масштабным запретам и ограничениям или, наоборот, обуславливает существование благоприятных для животных данных размеров функциональных зон. Но дело не ограничивается только запретами или «разрешениями». Сама конструкция тела животного, его важнейших систем и органов в немалой степени определяется размерами, претерпевая в ходе эволюции то сравнительно легкие и закономерные, но иногда очень резкие и как бы внезапные преобразования в зависимости от масштаба — это как раз то, что в оригинале книги обозначается трудно переводимым термином *scaling*.

Впрочем, тут мне следует остановиться: мы вплотную подошли к тем вопросам, которые составляют содержание книги, а пересказывать его ни к чему. Поэтому ограничусь лишь немногими замечаниями. В нашей научной литературе, особенно посвященной изучению энергетического метаболизма, имеется ряд первоклассных работ — назову в первую очередь имена Г. Г. Винберга, В. С. Ивлева, В. Р. Дольника, — выполненных в том же методологическом ключе, что характерен и для данной книги. Так что ее достоинства видятся не столько в новизне подхода, сколько в попытке автора распространить этот подход на многие, пусть и не все, важнейшие физиологические функции организма животного и проанализировать полученную таким образом обобщенную картину. В этом смысле предлагаемая книга, несомненно, удачно «впишется» в имеющуюся на русском языке литературу по сравнительной физиологии животных.

Надо сказать, что как автор профессор Кнут Шмидт-Ниельсен уже хорошо знаком советским читателям, для которых его «открыл» наш крупный недавно скончавшийся физиолог академик Е. М. Крепс. Евгений Михайлович был инициатором издания на русском языке и этой книги. Таким образом, все книги К. Шмидт-Ниельсена переведены сейчас в нашей стране — это и один из шедевров экологической физиологии «Животные пустынь. Физиологические проблемы тепла и воды» («Наука», 1972), и блестящее эссе «Как работает организм животного» («Мир», 1976), и оригинальное руководство «Физиология животных. Приспособление и среда» («Мир», 1982).

Несколько слов о самом авторе. Он родился в 1915 г. в Норвегии, учился в Копенгагенском университете у известного физиолога Августа Крога, затем работал в США, где с 1952 г. и

по настоящее время занимает пост профессора физиологии в Университете Дьюка (Дархем, Сев. Каролина), избран иностранным членом Лондонского Королевского общества. Им опубликовано большое число оригинальных исследований в разных областях физиологии животных, а среди его учеников немало ученых с международной репутацией. Нельзя не упомянуть и об очень привлекательных — говорю об этом на основании личных встреч и многолетней переписки — человеческих чертах К. Шмидт-Нильсена. Он очень доброжелательный, дружелюбный человек, у которого высокая принципиальность и научная требовательность гармонично сочетаются с тонким тактом, мягким юмором и душевной щедростью.

Н. В. Кокшайский

Предисловие

Эта книга о том, почему так важны размеры животных. Хотя она содержит обширный материал, включающий очень многое из того, что нам известно на сегодняшний день, она не энциклопедична, и поэтому читать ее и работать с ней должно быть легко.

Когда мы пытаемся выявить законы, управляющие функциями организма животного, то склонны оперировать химическими понятиями: мы думаем о воде, солях, белках, ферментах, кислороде, энергии и т. д. — иными словами, мы думаем обо всем том, что составляет мир химии. Однако не следует забывать, что равным образом важны и физические законы; они определяют скорость диффузии и передачи теплоты, переноса силы и импульса, прочность структур, динамику перемещения и т. д. Физические законы обеспечивают возможности и вероятности, но они же налагают ограничения и определяют границы этих возможностей. Наша задача — уяснить себе эти законы, что в особенности необходимо, когда мы имеем дело с организмами, сильно различающимися по размерам.

Эта книга требует минимальной математической подготовки. Оказывается, что влияние размеров тела на другие параметры лучше всего выражать логарифмами и степенями, следовательно, требуется знакомство лишь с немногими простыми алгебраическими действиями. Книга написана, насколько это было возможно, просто, и большая часть доказательств должна быть понятна интуитивно. Хотя я и прибегаю к уравнениям, полезным для расчетов, все выводы из них даются в словесной форме, поэтому чтобы прочесть книгу от корки до корки, не требуется запоминать формулы.

Множество фактов, относящихся к размерам животных, еще не нашли рационального объяснения, поэтому в книге ставится много вопросов. Поразительные и загадочные сведения делают ее слегка похожей на детективный рассказ, хотя в последней главе, где полагается быть развязке, нет ни ответов на все поставленные вопросы, ни какого-либо обобщающего принципа.

Это должно возбудить интерес к данной области, а значит, и стимулировать дальнейшие исследования, которые позволили бы полнее понять, почему размеры живых организмов имеют столь фундаментальное значение.

К. Шмидт-Ниельсен

1. Размеры живых существ

Животные очень отличаются друг от друга. Слон не похож на мышь ни по форме, ни по размерам. Размеры — это одна из самых важных характеристик животного, и вместе с тем различия в размерах столь очевидны, что мы часто не задумываемся об этом. Мы знаем, что слон значительно крупнее мыши, но редко задаемся вопросом: во сколько же раз он крупнее; оказывается, что слон в 100 000 раз тяжелее мыши. Самая мелкая взрослая землеройка меньше мыши в 10 раз, что составляет одну миллионную долю слона.

Мир, в котором мы живем, управляется законами физики и химии, и животные должны жить в пределах, определяемых этими законами. Мы увидим, что размеры тела оказывают глубокое влияние на структуру и функцию и что для выживания организма его размеры имеют решающее значение.

Внимательно рассмотрим табл. 1.1; в ней отражены огромные различия в размерах живых организмов. Каждая строка таблицы представляет тысячекратную разницу в размерах, причем самый маленький и самый крупный организмы различаются в 10^{21} раз. Голубой кит, масса тела которого может превышать 100 т, — самое крупное из ныне существующих животных, однако гигантские калифорнийские секвойи в 10—15 раз больше самых крупных китов.

Большинству из нас трудно даже вообразить, что в действительности означает число 10^{21} . Представим себе гипотетическую Таблица 1.1. Ряд живых организмов, имеющих разные размеры и расположенных таким образом, что каждый следующий в 1000 раз больше предыдущего

Организм	Масса		Организм	Масса	
Микоплазма	$<0,1$ пг	$<10^{-13}$ г	Пчела	100 мг	10^{-1} г
Средняя бактерия	0,1 нг	10^{-10} г	Хомячок	100 г	10^2 г
<i>Tetrahymena</i>	0,1 мкг	10^{-7} г	Человек	100 кг	10^5 г
(жгутиковое)			Голубой кит	>100 т	$>10^8$ г
Крупная амеба	0,1 мг	10^{-4} г			

кое гигантское существо, которое больше голубого кита во столько же раз — в 10^{21} . Объем этого гипотетического сверхгиганта будет в 100 раз превышать объем Земли. Видимо, общая масса Вселенной более убедительно проиллюстрирует то, как нам трудно осмыслить значение таких больших чисел, выражаемых в виде степеней. Наша необъятная по величине Вселенная, состоящая из миллиардов галактик с миллиардами звезд в каждой, оценивается по суммарной массе примерно в 10^{80} г.

Самый маленький и самый большой

Огромные различия в размерах между организмами заставляют задуматься над двумя вопросами: во-первых, каковы последствия различий в размерах, и во-вторых, имеются ли верхний и нижний пределы размеров живых организмов?

Остановимся сначала на вопросе о пределах. Микоплазма — самое мелкое из известных живых существ, способное жить и самостоятельно размножаться в искусственной среде. Она настолько мала, что при нейтральном pH клеточного содержимого в ее клетке имелось бы в среднем не более 2 водородных ионов (Mogowitz, 1966). В столь малом объеме клетка должна содержать необходимый для обмена веществ набор белков и ферментов, способный обеспечить ее жизненные процессы; она должна быть способной к росту и размножению, и она должна также содержать полную генетическую информацию, необходимую для воспроизведения всей этой системы в целом. Поскольку макромолекулы, несущие метаболические и генетические функции, крайне важны и их размер уменьшить нельзя, по-видимому, клетка микоплазмы являет собой реальный нижний предел размеров живого организма. Еще более мелкие вирусы расстались с необходимостью иметь приспособления для осуществления метаболизма; они состоят в основном только из генетического материала и паразитируют внутри живых клеток, которые выполняют за них метаболическую работу, обеспечивающую воспроизведение их генетической информации.

На другом конце нашего размерного ряда находится 100-тонный голубой кит. Предполагают, и это принято более или менее как догма, что голубой кит смог стать таким большим потому, что его гигантскую массу поддерживает вода. Считают, что наземное животное с такой же массой было бы раздавлено собственным весом. Самое крупное наземное животное — 5-тонный слон. То обстоятельство, что значительно более крупные киты ведут водный образ жизни, было использовано как свидетельство того, что животные, которые по размерам сильно превосходят слона, на суше жить не могут. В свою очередь это легло в основу предположения о том, что вымершие

гигантские динозавры были слишком массивными, чтобы передвигаться по суше, и, следовательно, должны были быть полуводными.

Гигантские динозавры: были ли они полуводными?

Наиболее крупный динозавр, *Brachiosaurus*, весил, видимо, около 80 т (Colbert, 1962). Не исключено, что эта величина занижена, поскольку расчеты делались на основе масштабных моделей в предположении, что плотность тела динозавров равнялась 0,9. Вероятнее всего, что плотность тела динозавров, как и других позвоночных, была близка к 1, и поэтому оценка Колберта занижена на 10%. Самый длинный динозавр — *Diplodocus* — достигал 28,6 м, но он не был таким тяжелым. Обладавший длинной шеей *Brontosaurus* (рис. 1.1) был довольно мал и весил всего 32 т. Палеонтологи утверждают, что «длинная шея служила адаптацией к жизни в глубокой воде», и что «это сильно упрощало проблему поддержания позы и локомоции» (Romer, 1966). На рис. 1.2 изображены динозавры, ведущие предположительно такой образ жизни. Они питались подводными растениями и длинную шею использовали как шноркель для дыхания.

Правдоподобна ли картина столь приятного полуводного образа жизни? Одно из возражений состоит в том, что многие ископаемые отпечатки ног динозавров очень отчетливы. Едва ли такие четкие следы можно было оставить под водой (Gregory, 1951). Всякий, кто, зайдя в воду по шею, пытался ходить на такой глубине, знает, что передвигаться в подобных условиях трудно и любые оставленные в иле следы едва ли сохранят четкие очертания. Кроме того, дыхание через шноркель на глубине 5 м требует, чтобы грудная клетка совершала работу против давления воды, равного на этой глубине 5000 кг/м^2 . На глубине 0,5 м человек дышит через шноркель с трудом, а на большей глубине его грудная клетка была бы сплюснута дав-

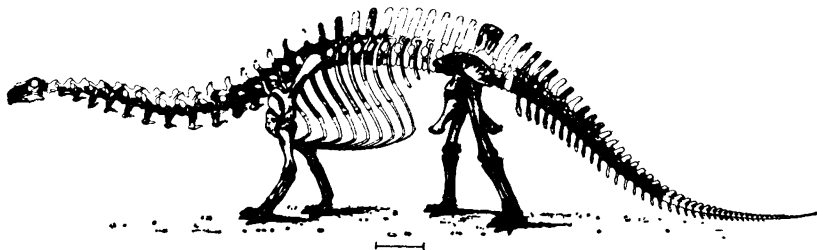


Рис. 1.1. Один из крупных динозавров, *Brontosaurus*, весил около 30 т. Другие гигантские динозавры, весили, возможно, в три раза больше. (Из Ostrom, McIntosh, 1966.)

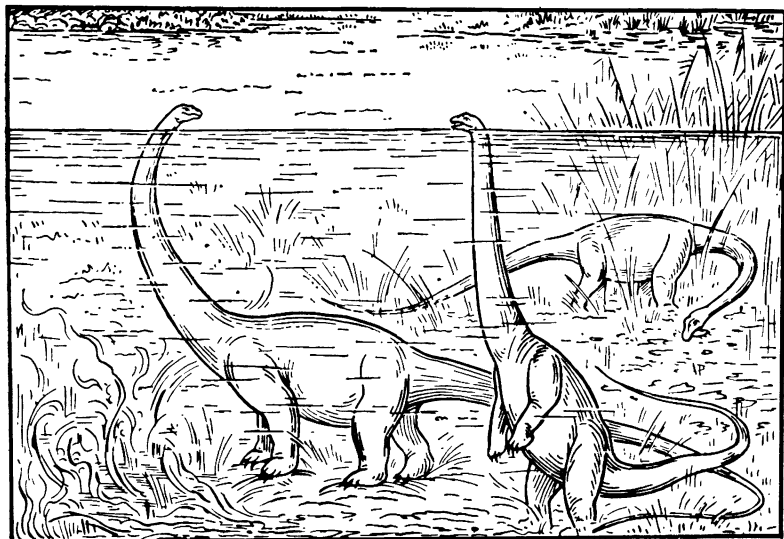


Рис. 1.2. Крупнейшие вымершие динозавры имели колоссальную массу, поэтому одно время полагали, что эти животные не могли свободно передвигаться по суше и должны были вести полуводный образ жизни. Однако, будучи погруженными, как показано на рисунке, они должны были испытывать трудности при передвижении и дыхании. (Из Gregory, 1951. С разрешения Library Services Department, American Museum of Natural History.)

лением воды. Следует очевидный вывод, что гигантские динозавры не вели строго полуводный образ жизни, и утверждение, что они были слишком тяжелы для перемещения по суше, недостаточно обоснованно. Могли ли позвоночные размером с динозавра жить на суше? Или же для гигантских позвоночных наземный образ жизни невозможен в силу механических ограничений?

Самые крупные наземные млекопитающие

Насколько нам известно, из всех живших на Земле млекопитающих самым крупным был родственник современного носорога травоядный *Baluchitherium* из олигоцена (рис. 1.3). Его рост в области плеча был более 5 м, и он весил около 30 т, столько же, сколько *Brontosaurus* (Granger, Gregory, 1935). Надежно ли поддерживал скелет такое огромное животное? Или оно было для этого слишком большим? Ни один палеонтолог не сомневается, что *Baluchitherium* был чисто наземным млекопитающим, и поскольку имеются хорошо сохранившиеся

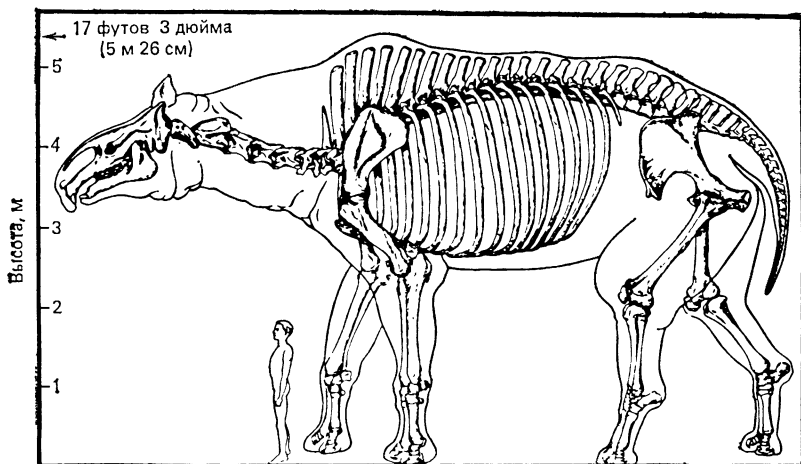


Рис. 1.3. Крупнейшее наземное млекопитающее, которое когда-либо жило на Земле, *Baluchitherium*, было родственником современного носорога. Весило это животное примерно 30 т. (Из Gregory, 1951. С разрешения Library Services Department, American Museum of Natural History.)

скелеты этих животных, по размеру костей мы можем оценить их прочность.

На рис. 1.4 показаны три пястных кости разных *Baluchitherium* в сравнении с той же костью современного носорога, помещенной на том же рисунке слева. Диаметр самой длинной из этих костей — около 140 мм, и поскольку прочность на сжатие у кости равна около 1800 кг/см^2 (Wainwright et al., 1976), мы можем подсчитать, что такая кость могла выдерживать силу сжатия примерно в 280 т. Для 30-тонного животного эта величина означает 10-кратный запас прочности. То, что запас прочности для статических нагрузок у человека имеет примерно такую же величину, не является, по-видимому, простым совпа-

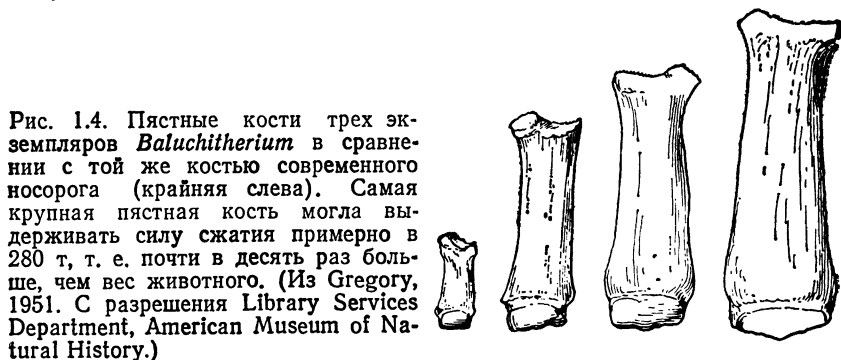


Рис. 1.4. Пястные кости трех экземпляров *Baluchitherium* в сравнении с той же костью современного носорога (крайняя слева). Самая крупная пястная кость могла выдерживать силу сжатия примерно в 280 т, т. е. почти в десять раз больше, чем вес животного. (Из Gregory, 1951. С разрешения Library Services Department, American Museum of Natural History.)

дением. Таким образом, у нас есть все основания считать, что прочность скелета *Baluchitherium* полностью соответствовала наземному образу жизни.

Следует, однако, помнить, что способность выдерживать статические нагрузки — это не самое жесткое требование, предъявляемое к прочности конструкции, и поэтому она не может быть лимитирующим фактором в определении размеров наземных животных. В самом деле, выдерживание статических нагрузок не столь существенно, поскольку в процессе передвижения животного, когда преобладают силы, связанные с ускорениями и торможениями, напряжения в костях значительно возрастают. То обстоятельство, что активный организм часто функционирует на грани своих предельных возможностей, подтверждается множеством случаев, когда спортсмены на соревнованиях разрывают или растягивают мышцы, связки и сухожилия.

Тем не менее нет оснований сомневаться, что *Baluchitherium* был травоядным наземным млекопитающим, как и современный носорог. По размеру он был в три раза меньше самого большого динозавра, и нам, без сомнения, ясно, что размер слона — не предел для наземных животных. Следует ли в таком случае сделать вывод, что даже более крупные животные были бы в структурном отношении надежными? Где лежит конечный предел размеров для наземных животных? К сожалению, у нас нет убедительных ответов на эти вопросы.

Могут ли размеры ограничиваться доступностью пищи? Все очень крупные наземные животные растительноядны; растительный материал занимает большой объем, а переваривание клетчатки — длительный процесс. В этом отношении лучше всех «устроились» киты: все самые крупные киты — фильтраторы. Они питаются планктоном, распределенным в толще воды в трех измерениях, а эта пища, состоящая главным образом из ракообразных, обладает большой энергетической ценностью и быстро переваривается. Мы не можем говорить о том, какую роль в эволюции гигантских китов играли эти факторы, поскольку, как и в случае многих других эволюционных вопросов, мы можем лишь анализировать имеющиеся данные и делать на этой основе разумные предположения. Наше заключение, однако, остается гипотетическим, поскольку мы не можем поставить эксперименты по созданию больших по размеру словен или гигантских китов, питающихся клетчаткой. Но к вопросу о том, что ограничивает размеры животных, мы будем возвращаться неоднократно.

2. Проблемы размеров и масштаба

Определение понятия «масштабное копирование»

К сожалению, мы не можем изучать влияния изменения масштабов путем создания сверхгигантских слонов. Однако к этому вопросу можно подойти иначе, и в этом отношении мы можем многому научиться у инженеров, которые постоянно решают подобные задачи, возводя все более высокие небоскребы, сооружая более длинные мосты, строя гигантские корабли и т. п. Именно необходимость изменения размеров, или масштаба объектов, дала начало целой ветви инженерной науки, известной под названием масштабное копирование (scaling). Для наших целей в этой книге мы примем, что изменение масштаба связано со структурными и функциональными изменениями у сходных во всех остальных отношениях организмов.

Если мы хотим увеличить высоту кирпичного дома, то знаем, что для этого следует заложить более мощный фундамент и возвести более мощные стены. Однако высота кирпичных строений имеет реальный предел, поскольку с увеличением высоты дома необходимо все более увеличивать толщину стен. Конечный предел дальнейшего увеличения высоты кирпичной постройки определяется прочностью кирпича. Поэтому, переходя к разработке проекта небоскреба, инженер меняет материал, из которого изготавливают основные несущие конструкции. Вместо кирпича он использует сталь. В этом случае ограничение преодолевается путем замены материала.

У инженера есть еще один путь: он может изменить проект. Пример тому — строительство длинных мостов. Замена элементов несущих конструкций, испытывающих сжатие, на элементы, испытывающие растяжение, дает возможность построить в 100 раз более длинный мост (рис. 2.1). Кирпич и камень хорошо сопротивляются сжатию, но их прочность на разрыв мала. Сталь, напротив, очень прочна на разрыв, и для поддержания элегантных конструкций, которыми современные строители перекрывают километровые пространства, достаточно относительно легких элементов.

Таким образом, если нам необходимо увеличить размеры конструкции, мы можем изменять три параметра:

- 1) размеры (т. е. делать более толстые стены);

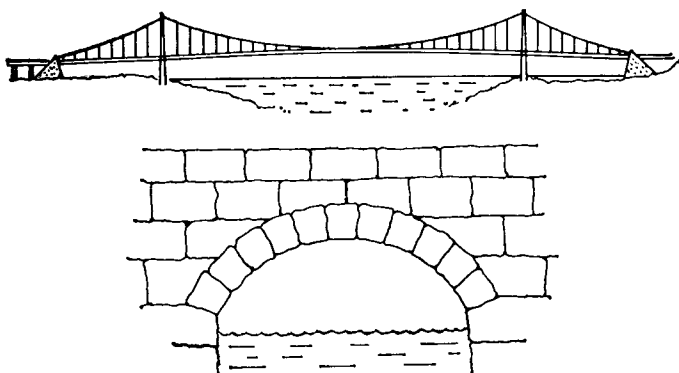


Рис. 2.1. При значительном увеличении длины пролета моста следует изменить его конструкцию. Главные несущие элементы моста, поддерживаемого каменной аркой (*внизу*), испытывают сжатие. Если увеличивать каменную арку, то есть опасность, что мост разрушится; для того чтобы этого не произошло, арочный мост заменяют подвесным (*вверху*), в котором несущие элементы — напряженные стальные тросы. Камень выдерживает сильное сжатие, сталь, напротив, очень прочна на разрыв. (Из Schmidt-Nielsen, 1975a.)

2) материал (т. е. использовать сталь вместо кирпича);

3) проект (т. е. заменить силы сжатия силами растяжения).

Животные, как и инженеры, живут в физическом мире, где и к тем и к другим применимы одни и те же законы. Инженер может сам разработать проект, выбрать размеры и материал. Биолог же, изучающий живые организмы, видит лишь конечный результат. Тем не менее он хочет понять законы, которые, собственно говоря, и делают животных тем, что они есть, — живыми функционирующими существами. С одной стороны, каковы преимущества определенных размеров, материала и проекта? С другой — каковы ограничения и препятствия, налагаемые каждым из этих трех физических параметров?

Какую шкалу следует выбрать биологу для определения размеров организма? Относительно легко измеряются два фундаментальных признака — масса и линейные размеры. Обычно предпочитают измерять массу, однако в ряде случаев оценка линейных размеров более удобна, более осмыслена и более информативна. Далее мы приведем несколько примеров.

В большинстве случаев, однако, выбор линейных размеров не так уж и прост. Какой размер наиболее показателен для оценки величины организма? Проблема очевидна. Например, мы хотим сравнить жирафа и носорога. Как нам найти подходящий линейный показатель, чтобы можно было делать обоснованные сравнения? Процедуру взвешивания, как известно,

можно произвести с большой точностью, не вызывает больших осложнений и определение структуры и формы, за исключением технических трудностей в тех случаях, когда мы имеем дело с такими крупными животными, как слон или кит. Кроме того, понятие массы фундаментально важно для таких существенных моментов, как прочность опорных структур (скелет), требования, предъявляемые к мышечной системе при перемещении, потребность в пище и т. д. Обычно с помощью массы можно адекватно оценить и объем тела, поскольку плотность тканей почти всех животных близка к 1,0. Однако в известных пределах характерные линейные размеры могут быть подходящими и полезными показателями; об этом речь пойдет ниже, когда мы будем обсуждать вопросы, связанные с плаванием рыб.

Ограничения можно обойти, используя новую конструкцию

Несколько примеров с очевидностью покажут нам, что определенные размер и конструкция ведут к неизбежным биологическим последствиям. Например, плавать с помощью жгутиков и ресничек могут только очень мелкие организмы, а рыбы используют иной механизм поступательного движения. Покрытая ресничками парамеция за 1 с проплывает расстояние, во много раз превышающее размеры ее тела, тогда как гигантская акула, покрытая ресничками, не смогла бы сдвинуться с места. Дать более строгое объяснение, почему с этой точки зрения микроорганизмы и рыбы живут как бы в разных мирах, могут законы гидродинамики.

Еще одно различие между очень маленькими и очень большими организмами, которое представляется само собой разумеющимся, касается снабжения кислородом. На короткие расстояния диффузия осуществляется быстро, и кислород легко проникает во все части микроорганизма. Диффузия на большие расстояния осуществляется медленно, и для снабжения кислородом крупных животных одной диффузии совершенно недостаточно. Для усиления не столь эффективного процесса диффузии добавляется использование нового принципа — транспорта кислорода путем конвекции.

Конвекция имеет большое значение независимо от того, происходит ли она внутри организма или вне его. Конвекция во внешней среде называется вентиляцией, причем не важно, получает ли животное кислород из воды или из воздуха и имеет ли оно жабры или легкие. Конвекция жидкостей внутри организма называется циркуляцией. Таким образом, с увеличением размеров животных приобретает значение новый принцип — транспорт веществ путем конвекции.

Для перекачивания жидкости вне или внутри организма необходима энергия. Уменьшить работу по перекачиванию жидкости внутри организма можно при использовании еще одного нового принципа. Если к жидкости добавлен дыхательный пигмент, например гемоглобин или гемоцианин, то ее способность переносить кислород увеличивается примерно в 100 раз. При этом уменьшается необходимый объем жидкости, что на два порядка снижает количество энергии, требуемой для перекачивания. Таким образом, и в этом случае использование новой конструкции позволило преодолеть определенные ограничения и, следовательно, потенциальные препятствия к увеличению размеров организма. Совершенно очевидно, что без гемоглобина и кровообращения не могли бы возникнуть крупные подвижные млекопитающие, какими мы их знаем сегодня.

Существуют, однако, другие способы быстрого транспорта кислорода внутри организма, и в этом отношении насекомые пошли своим независимым путем. Доставка кислорода обеспечивается у них не путем конвекции в жидкости, а путем диффузии в газе. Дыхательная система насекомых состоит из трубочек (трахей), которые пронизывают все тело; поскольку коэффициент диффузии кислорода в воздухе примерно в 10 000 раз больше, чем в воде, эта система обеспечивает достаточное снабжение кислородом без помощи крови. Тем не менее у многих высокоподвижных насекомых усиление вентиляции в дыхательной системе достигается путем активного накачивания воздуха в главные стволы трахейной системы, т. е. путем использования конвекции. Даже такое мелкое насекомое, как плодовая мушка (*Drosophila*), активно вентилирует грудные сегменты, чтобы усилить снабжение кислородом мышц крыльев при полете (Weis-Fogh, 1964).

Поскольку у насекомых кровь не участвует в транспорте кислорода и поскольку диффузия с увеличением расстояния идет все медленнее, возникает вопрос, не связаны ли ограничения в размерах насекомых с особенностями их дыхательной системы? Не потому ли все насекомые имеют мелкие размеры? Или же у гипотетического сверхгигантского насекомого наиболее глубоко расположенные органы все же могли снабжаться достаточным количеством кислорода? Другие членистоногие, в особенности самые крупные крабы, бывают в 1000 раз больше самых крупных насекомых. Крабы дышат жабрами, а в крови у них содержится переносящий кислород пигмент гемоцианин. Вместе с тем, основываясь на известных нам данных, можно предположить, что размеры трахейной системы вполне подходят для переноса газов, поскольку вентиляция крупных трахей происходит активно, и поэтому расстояние, на которое должна происходить диффузия, уменьшается.

Быть может, строение других систем ограничивает размеры насекомых? Возможно, ограничения определяются строением их тела, а именно свойствами наружного скелета. Мы еще не поняли до конца принципы организации такого скелета, однако некоторые последствия наличия наружного скелета и ограничения, накладываемые им, нам известны (Currey, 1967). Наружный скелет обеспечивает защиту и опору, а требования к опоре в воздушной среде и в воде различны. Все действительно крупные членистоногие — водные животные. Рекордсмен среди них — это, по-видимому, японский краб-паук, длина ног которого достигает 4 м (Schmitt, 1965). Позже мы рассмотрим механические свойства скелета, а также преимущества и ограничения, связанные с размерами тела.

Подобие

Геометрическое представление о подобии впервые обрело точный смысл примерно 2000 лет назад. В евклидовой геометрии два треугольника подобны, если отношение соответствующих сторон одинаково, а соответствующие углы равны (рис. 2.2). Четвертая теорема Евклида гласит, что если два треугольника имеют равные углы, то соответствующие стороны пропорциональны. Справедливо и обратное утверждение. Если соответствующие стороны пропорциональны, то соответствующие углы равны. О таких треугольниках говорят, что они геометрически подобны.

В двух геометрически подобных треугольниках (рис. 2.2) две соответствующие стороны L_1 и L_2 связаны между собой следующим образом:

$$L_2 = k_L L_1 \quad \text{или} \quad \frac{L_2}{L_1} = k_L.$$

Другие соответствующие стороны также связаны между собой отношением k_L , которое можно назвать *отношением подобия*. То же самое справедливо и для других линейных показателей, таких, как высоты треугольников; отношение всех соответствующих друг другу линейных величин равно k_L .

Эти рассуждения остаются в силе и для других геометрически подобных фигур; их можно распространить также и на трехмерные тела. Любые соответствующие друг другу линейные показатели двух геометрически подобных тел — будь это кубы, пирамиды, конусы или тела более сложной формы — имеют одно и то же постоянное отношение.

Геометрически подобные тела часто называют *изометрическими*, и в целях удобства мы будем пользоваться этими терминами как синонимами, отдавая все же предпочтение терми-

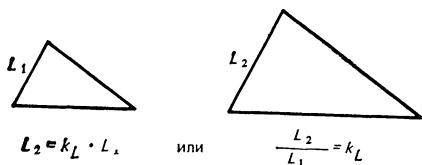


Рис. 2.2. В изометрических треугольниках или в других изометрических фигурах отношение всех соответствующих друг другу размеров одинаково.

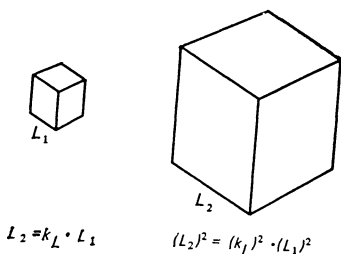


Рис. 2.3. В геометрически подобных (изометрических) телах отношения всех соответствующих линейных размеров одинаковы, а все соответствующие поверхности имеют площади, которые относятся друг к другу как квадрат линейных размеров.

ну «изометрический», поскольку он короче. Итак, *термин «изометрический» означает четко определенное понятие геометрического подобия.*

Рассмотрим теперь два куба разных размеров (рис. 2.3). Поскольку все соответствующие друг другу линейные размеры двух кубов пропорциональны и соответствующие углы равны, эти два куба геометрически подобны или изометричны.

Однако площади поверхностей двух кубов различаются между собой не так, как их линейные размеры, а как квадрат отношения линейных размеров. Мы можем записать это так:

$$L_2 = k_L \cdot L_1,$$

$$(L_2)^2 = (k_L)^2 \cdot (L_1)^2.$$

Точно так же объемы двух кубов различаются пропорционально третьей степени линейных размеров. Например, у большего по размеру куба длина ребра вдвое превышает таковую меньшего. Площадь поверхности его будет в 2^2 , т. е. в 4 раза больше площади меньшего куба, а объем будет в 2^3 , т. е. в 8 раз больше.

Те же правила применимы к любым геометрически подобным или изометрическим трехмерным телам, какой бы ни была их форма. Следовательно, это правило применимо и к объектам такой неправильной формы, как животные; если две собаки разных размеров действительно изометричны, их поверхности и объемы будут относиться соответственно как вторая и третья степени их линейных размеров. Эти основы геометриче-

ских представлений об изометрии мы можем записать следующим образом:

$$\text{Поверхность} \sim (\text{длина})^2 \quad \text{или} \quad S \sim L^2, \quad (1)$$

$$\text{Объем} \sim (\text{длина})^3 \quad \text{или} \quad V \sim L^3, \quad (2)$$

$$\text{Поверхность} \sim (\text{объем})^{2/3} \quad \text{или} \quad S \sim V^{2/3}. \quad (3)$$

Последнее уравнение просто утверждает, что с увеличением объема тела его поверхность увеличивается не в той же пропорции, а как объем в степени $2/3$. Этот хорошо известный факт очень важен, и о нем не следует забывать.

Выразим это элементарное соотношение графически. Для простоты рассмотрим площади поверхностей кубов разных объемов (рис. 2.4). Как мы видим, кривая соответствует уравнению $S=6V^{2/3}$ и всего лишь повторяет словесное утверждение о том, что площадь поверхности куба увеличивается не так быстро, как его объем.

Однако если мы решим изобразить графически ту же зависимость, но с использованием логарифмического масштаба, то получим другой график (рис. 2.5). Сплошная линия на графике соответствует логарифмической форме уравнения, приведенного выше, $\lg S = \lg 6 + \frac{2}{3} \lg V$. Для тел другой формы величина 6 меняется, но при изометрическом изменении размеров показатель степени всегда будет равен $2/3$, т. е. зависимость поверхности двух изометрических тел от их объемов выражается степенью 0,67.

Вспомним теперь, что зависимость поверхности изометрических тел от объема, изображенная графически в логарифмиче-

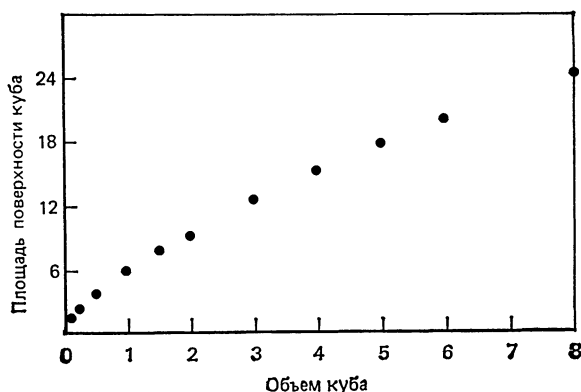


Рис. 2.4. Если построить графическую зависимость площади поверхности куба от его объема, то получится нелинейная зависимость. Это значит, что площадь поверхности увеличивается не пропорционально объему куба, а их отношение уменьшается по мере увеличения размеров куба.

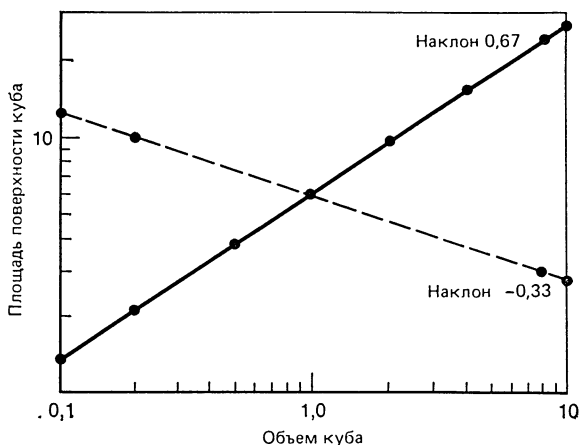


Рис. 2.5. Если построить график зависимости площади поверхности куба от объема в логарифмическом масштабе, то мы получим прямую линию регрессии с наклоном 0,67. Если же вместо этого построить зависимость площади поверхности на единицу объема куба (штриховая линия), то линия регрессии покажет уменьшение относительной площади поверхности с увеличением размера куба. Наклон штриховой линии составляет $-0,33$.

ском масштабе, есть прямая линия с наклоном 0,67 (наклон определяется как $\Delta y / \Delta x$).

Нелишне еще раз напомнить хорошо известный факт: меньшие тела имеют большие площади поверхности по отношению к их объему, чем более крупные тела той же формы. Это можно выразить путем деления уравнения (3) на V :

$$\begin{aligned} S &= k \cdot V^{0,67}, \\ \frac{S}{V} &= k \frac{V^{0,67}}{V} = k \cdot V^{0,67-1,0}, \\ \frac{S}{V} &= kV^{-0,33}. \end{aligned} \quad (4)$$

Уравнение (4) есть выражение величины площади поверхности на единицу объема для любых геометрически подобных тел. Если построить график в логарифмическом масштабе, то получится прямая с наклоном $-0,33$. Прерывистая линия с отрицательным наклоном на рис. 2.5 показывает, что относительная площадь поверхности уменьшается при увеличении объема.

Аллометрическое изменение масштаба (scaling)

Реальные организмы обычно не изометричны, даже если они организованы сходным образом. Напротив, некоторые пропорции у них меняются закономерным образом, и в последующих

главах книги приводится много примеров этого. В биологии такое неизометрическое изменение размеров (scaling) часто называется аллометрическим (от греч. *alloios* — различный). Огромное число морфологических и физиологических переменных связано с размерами тела зависимостью, выраженной общей формой аллометрических уравнений:

$$y = a \cdot x^b,$$
$$\lg y = \lg a + b \lg x.$$

Это уравнение выражает то хорошо знакомое биологам положение, что зависимость двух переменных, построенная в логарифмическом масштабе, имеет вид прямой линии. С этим общим уравнением согласуется множество биологических переменных, связанных с размерами тела, при этом на логарифмическом графике показатель степени отражает наклон прямой линии¹.

Показатель степени (наклон) может иметь разные значения и быть как положительным, так и отрицательным. Когда мы покупаем яблоки или картофель, то платим деньги в соответствии с количеством покупаемого товара. Это простая пропорциональность, она представлена на графике прямой линией с наклоном 1,0 (рис. 2.6, А). Такая же зависимость обнаруживается и для объема крови у млекопитающих. Кровь составляет постоянную долю массы тела, и чем больше животное, тем больше у него крови.

Как было показано раньше, скелет крупного животного относительно тяжелее, чем мелкого. С увеличением размеров скелет увеличивается не пропорционально увеличению массы тела, а быстрее (рис. 2.6, Б). Это выражается в наклоне прямой, который для данной функции превышает 1,0.

Если зависимая переменная увеличивается медленнее, чем это было бы при прямой пропорциональности, то наклон линии регрессии будет меньше 1,0. Хорошо известный пример — интенсивность метаболизма, которая растет с увеличением размеров тела, но медленнее, чем это следовало бы при прямой пропорциональной зависимости. В этом конкретном случае наклон линии регрессии составляет 0,75 (рис. 2.6, В).

Если мы возьмем величину, которая не меняется с размерами тела, то наклон будет равен нулю (рис. 2.6, Г). Например,

¹ Разные авторы использовали в аллометрических уравнениях целый ряд разных символов. Например, показатель степени обозначали через $a, b, e, k, n, s, x, \alpha, \beta$ и γ . Некоторые из этих обозначений не имеют смысла, поскольку показатель степени не есть ни константа (k), ни независимая переменная (x). В современной литературе показатель степени обычно обозначают символом b , и в книге используется именно это обозначение. В своих ранних работах на эту тему я обозначал показатель степени символом a (Schmidt-Nielsen, 1970, 1975a), однако теперь обычно использую b .

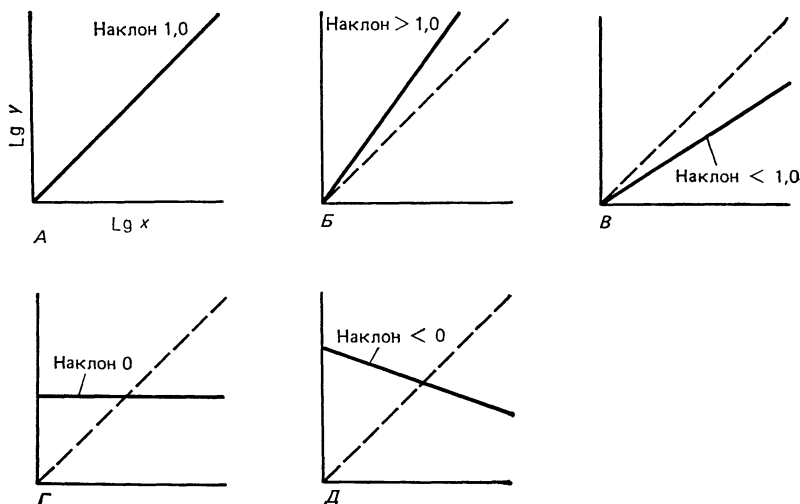


Рис. 2.6. Линии регрессии для разных показателей степени в уравнении $y=ax^b$ имеют разные наклоны в зависимости от величины b . Наклон b может свидетельствовать о пропорциональности, но часто закономерным образом отклоняется от пропорциональности. Все графики построены в логарифмическом масштабе. А. Стоимость яблок увеличивается пропорционально количеству купленных яблок; объем крови у млекопитающих пропорционален размеру тела ($b=1,0$). Б. Скелет млекопитающих увеличивается не пропорционально размеру тела, а быстрее ($b=1,08$). В. Интенсивность обмена веществ увеличивается при увеличении размеров тела, но медленнее, чем при пропорциональной зависимости ($b=0,75$). Г. Объем эритроцитов (гематокрит) у всех млекопитающих не зависит от размеров тела ($b=0$). Д. Число сердечных сокращений в 1 мин снижается при увеличении размеров тела; наклон линии регрессии отрицательный ($b=-0,25$).

концентрация гемоглобина в крови одинакова у всех млекопитающих. Наблюдающиеся отклонения от средней, не связаны с размерами тела.

Существуют функции, которые уменьшаются при увеличении размеров тела, что дает отрицательный наклон линии регрессии. К ним относится частота сердечных сокращений. Условно частота сердечных сокращений может быть 25—30 ударов в минуту, тогда как у мыши — несколько сотен. В целом у млекопитающих частота сердечных сокращений при увеличении размеров тела снижается и линия регрессии имеет отрицательный наклон $-0,25$ (рис. 2.6, Д).

Все графики на рис. 2.6 построены в логарифмическом масштабе и линии регрессии представляют собой прямые (какими они и должны быть, когда выражают логарифмические функции). Интересно сравнить два графика одной и той же функ-

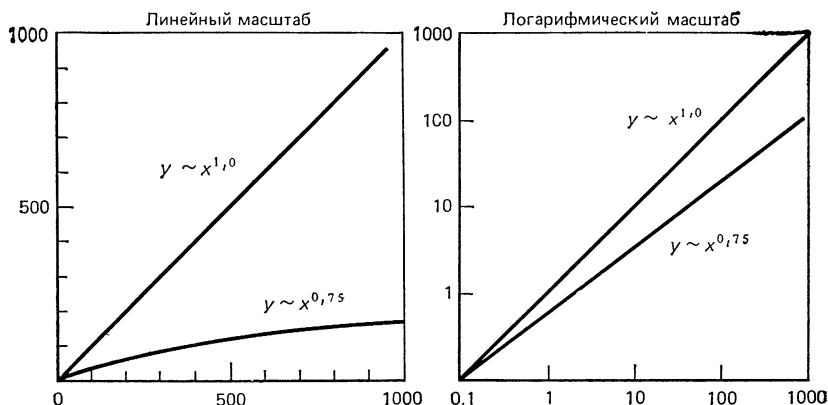


Рис. 2.7. Если графики степенных функций построить в линейном масштабе, то они будут сильно различаться. Если же построение провести в логарифмическом масштабе, то получаются сходные прямые линии. Следует отметить, что явно небольшие различия в наклонах двух линий регрессии в логарифмическом масштабе могут в числовом выражении быть очень существенными.

ции, построенных в арифметическом и в логарифмическом масштабах. На рис. 2.7 показаны функции с показателями степени, равными 1,0 и 0,75. В первом случае прямая линия получается только при наклоне, равном 1,0, и различие между линиями очень велико. Когда графики тех же функций строятся в логарифмическом масштабе, получаются прямые линии (рис. 2.7), почти не отличающиеся друг от друга. Следует обязательно помнить то, что небольшие различия в показателях степени оказываются весьма значительными в арифметическом выражении.

Размерности

Ньютоновская механика оперирует фундаментальными понятиями массы, длины и времени. Их можно обозначить как M , L и T . Важно отметить, что они не связаны с реальными числами. Символ L обозначает размерность длины вне зависимости от числа или единиц. Вместе с тем данное расстояние есть физическая величина и выражается определенным численным значением в определенных единицах.

Символы размерности представляют собой простой, но важный математический язык. С ними можно манипулировать по определенным правилам, причем самое главное заключается в том, что используют их только в операциях умножения и деления, но не сложения и вычитания. Важное применение символов размерности — это операции, получившие название анализа

размерностей и имеющие огромное значение в инженерии, но пока мало используемые в биологии.

В данном контексте стоит вспомнить слова физика П. В. Бриджмена: «Следует особенно отметить, что результаты анализа размерностей нельзя осмысленно применять к системе, фундаментальные законы которой не сформулированы в форме, независимой от величины фундаментальных единиц. Например, анализ размерностей нельзя применять к результатам многих биологических измерений, хотя как описание явлений они могут быть совершенно обоснованными с точки зрения физики. По-видимому, в настоящее время биологические явления можно полностью описать уравнениями только с помощью такого количества размерных констант, сколько имеется физических переменных. В этом случае, как мы видели, анализ размерностей неинформативен» (P. W. Bridgman, 1937, с. 53).

Одно из существенных правил использования размерностей состоит в том, что уравнения должны быть однородными, или согласованными по размерностям. Это правило 150 лет назад сформулировал Фурье, но важными следствиями из него часто пренебрегают.

Рассмотрим, как это относится к хорошо известному уравнению Пуазейля, описывающему поток жидкости через цилиндрическую трубку:

$$\text{Скорость потока} = \frac{\pi r P r^4}{8 \eta l}.$$

Здесь использованы следующие обозначения и размерности (см. приложение Д):

- ρ — плотность жидкости ML^{-3}
- P — разность давлений $ML^{-1}T^{-2}$
- r — радиус трубки L
- η — вязкость жидкости $ML^{-1}T^{-1}$
- l — длина трубки L .

Подстановка размерностей каждой из переменных в уравнение дает следующее выражение:

$$\frac{(ML^{-3}) \cdot (ML^{-1}T^{-2}) \cdot (L^4)}{(ML^{-1}T^{-1}) \cdot (L)} = MT^{-1}.$$

Размерность уравнения Пуазейля сводится, таким образом, к отношению массы ко времени, т. е. скорость потока выражается как масса жидкости в единицу времени. Это показывает, что уравнение однородно по размерности и что две константы уравнения π и 8 являются, следовательно, безразмерными и, кроме того, что это уравнение справедливо для любой адекватной системы единиц.

Иногда уравнение Пуазейля представляют так:

$$\text{Скорость потока} = \frac{\pi Pr^4}{8\eta l}.$$

Это отличается от формы, которую мы использовали выше и которая, как мы обнаружили, правильна в отношении размерности. Быть может, эта вторая форма уравнения неверна? Проверка дает следующий результат:

$$\frac{(ML^{-1}T^{-2}) \cdot (L^4)}{(ML^{-1}T^{-1}) \cdot (L)} = L^3T^{-1}.$$

Теперь мы видим, что это уравнение имеет размерность объема в единицу времени, т. е. тоже выражает скорость потока. Сравнение этих двух уравнений показывает, что во втором отсутствует величина плотности жидкости (ρ). Таким образом, анализ размерностей показал, что оба уравнения являются правильными с точки зрения размерностей, и позволил быстро обнаружить, в чем состоит различие между ними¹.

Безразмерные величины

Некоторые величины не имеют размерности. Наиболее очевидная безразмерная величина — это отношение двух физических величин одного рода. Например, мы определяем отношение длинной и короткой сторон этой страницы и обнаруживаем, что оно равно 1,5. Это число — отношение двух величин одной размерности длины, и оно безразмерно. Отношение не зависит от выбора единиц измерения — будь это миллиметры, сантиметры или дюймы (но обе величины должны быть выражены в одних и тех же единицах).

Другие примеры величин, не имеющих размерности, — это механическое напряжение (strain) и коэффициент трения. Механическое напряжение — это отношение изменения величины к общему значению величины, в которой это изменение произошло. Коэффициент трения — это отношение силы, необходимой для перемещения одной поверхности относительно другой, к силе, прижимающей эти поверхности друг к другу. Обе эти величины безразмерны².

¹ Отметим, что размерности M , L и T не следует абсолютизировать. В инженерной практике в качестве фундаментальной размерности используется сила, которая вместе с длиной и временем дает систему FLT. В этой системе сила = F , масса = $FL^{-1}T^2$, работа = FL , мощность = FLT^{-1} и т. д. Это можно сравнить с размерностями системы MLT, приведенными в приложении Д.

² Безразмерные отношения описанного здесь типа имеют те же математические свойства, что и символы размерностей: их можно умножать и делить, но нельзя складывать или вычитать.

В гидродинамике часто используется безразмерное отношение — число Рейнольдса, являющееся отношением между силами инерции и вязкости. О значении числа Рейнольдса речь пойдет в последующих главах, и здесь мы этого касаться не будем.

Будет полезно, однако, кратко коснуться нескольких безразмерных отношений, которые характеризуют тело млекопитающих. Рассмотрим пример: наблюдения показали, что сердце млекопитающих в целом с определенным допуском на изменчивость составляет 0,6% массы тела, а объем крови у млекопитающих составляет 5% массы тела. Напишем оба этих утверждения в виде уравнений

$$\begin{aligned} M_{\text{сердца}} : M_{\text{тела}} &= 0,006, \\ M_{\text{крови}} : M_{\text{тела}} &= 0,05. \end{aligned}$$

Поскольку обе величины — массу сердца и массу крови — мы относим к массе тела, то они должны быть связаны и между собой, поэтому мы можем написать

$$\frac{M_{\text{крови}}}{M_{\text{сердца}}} = \frac{0,05}{0,006} = 8,3.$$

Это уравнение утверждает, что масса крови (или, что удобнее, ее объем) у млекопитающих в восемь раз больше массы сердца (или его объема). Полученное нами соотношение (от которого могут быть отклонения) описывает объем крови и размеры сердца у млекопитающих и в общем применимо к животным с любыми размерами тела — будь то мышь или слон.

В следующей главе мы рассмотрим другие примеры аллометрических уравнений и их использования в качестве простых приемов выражения взаимосвязей размеров.

3. Использование аллометрии

Биологическое значение и статистическая значимость

Аллометрические уравнения, выведенные соответствующим образом (или теоретические линии регрессии), обычно сопровождаются статистической обработкой, которая дает информацию о значимости и доверительных границах. Такая обработка необходима, поскольку мы не можем полагаться на субъективную оценку достоверности тех или иных данных.

В аллометрическом уравнении $y = ax^b$ (или в соответствующей линии регрессии) имеются два важных числовых элемента: коэффициент пропорциональности a (который зависит от выбора единиц измерения) и показатель степени b (который определяет наклон линии регрессии). Эти два элемента уравнения имеют различное значение и отвечают на разные вопросы.

Коэффициент пропорциональности, в частности, можно использовать при ответе на вопрос: действительно ли у сумчатых в целом интенсивность метаболизма ниже, чем у плацентарных (см. с. 72)? В уравнениях интенсивности метаболизма для этих двух групп показатели степени одинаковы, поэтому мы можем сравнивать непосредственно коэффициенты пропорциональности. У сумчатых он ниже. Это значит, что у сумчатых как группы интенсивность метаболизма ниже, чем у плацентарных. Вместе с тем одинаковый показатель степени в этих уравнениях свидетельствует о том, что и у сумчатых, и у плацентарных млекопитающих с изменением размеров тела интенсивность метаболизма изменяется одинаково. Это позволяет предположить, что одни и те же принципы определяют зависимость интенсивности метаболизма от размеров тела животного в этих двух систематических группах (хотя коэффициент указывает, что уровни метаболизма у них различаются).

Этот пример внушает уверенность, что наши заключения обоснованны. Правда, чтобы решить, является ли различие между двумя числами значимым или случайным, необходима статистическая обработка. В зависимости от цели, для которой мы используем уравнения, методы статистической обработки могут меняться, но обычно мы стремимся выяснить доверительный интервал для коэффициента a и показателя степени b , которые более информативны, чем коэффициенты корреляции. Однако, установив статистическую значимость, мы должны ра-

зобратся, в чем разница между статистической значимостью и биологическим значением.

Допустим, что мы, используя соответствующий статистический аппарат, получили уравнение или линию регрессии, коэффициент корреляции, стандартное отклонение, доверительный интервал и т. д. Следует отдавать себе отчет, что *полученные статистические показатели представляют собой не более чем описание нашего материала*. Чтобы оценить их биологическое значение, необходимо учесть, как были собраны эмпирические данные. И здесь важную роль приобретают два фактора. Первый — это ошибки измерения, которые могут быть случайными или систематическими, и второй — способ получения данных, например подбор животных, с которыми мы работали. Ошибки измерения могут быть самыми разными — от ошибок во время измерения до каких угодно грубых ошибок. Собирая материал, мы часто используем тех животных, которые имеются в нашей лаборатории или которых легче получить.

В своих ранних исследованиях зависимости интенсивности метаболизма у млекопитающих от размеров тела Клейбер и Броди (Kleiber, Brody) использовали коров, лошадей, свиней, коз, овец, т. е. только домашних животных, а они вряд ли могут представлять млекопитающих в целом. В этом случае легко совершить методическую ошибку, от которой никакой статистической обработкой избавиться нельзя. Увеличение числа измерений для повышения статистической значимости и сужения доверительного интервала совсем не обязательно поможет прояснить биологическое значение.

Этот вывод очень важен: высокая степень статистической значимости еще не указывает на столь же большое биологическое значение полученного результата.

Аллометрический сигнал

Обратимся к рис. 6.1 этой книги. Основная информация, которая заключена в изображенной на графике линии регрессии, называется *сигнал*. В данном случае этот сигнал означает, что интенсивность потребления кислорода у млекопитающих возрастает как размер тела в степени 0,75. Этот аллометрический сигнал заключен в первичной информации и может одинаково хорошо выражаться и графиком, и логарифмическим уравнением.

Мы знаем, что ни одно единичное наблюдение не ложится на линию регрессии без больших или меньших отклонений. Эта линия представляет собой статистически наиболее вероятное геометрическое место точек в случае, если мы решили построить линию регрессии по логарифмическим показателям. Она

строится на основе логарифмически представленных исходных данных. Это обычный способ обработки числовых данных в биологии. Для такой практики имеется веское теоретическое обоснование, и читателям, которые хотят ознакомиться с математическим аппаратом этой процедуры, мы рекомендуем следующие работы: Zar, 1968; Lasiewski, Dawson, 1969; Smith, 1980; Zerbe et al., 1982 и др.

Когда мы рассчитываем линейную регрессию, мы принимаем определенное решение и поэтому должны сказать себе: «Если мы решили строить линейную регрессию в логарифмическом масштабе, ее мы и получим, и это всего лишь соответствующий аппарат статистики». Это важно, поскольку аллометрические уравнения или теоретические линии регрессии не более чем описания серии эмпирических числовых данных.

Вторичные сигналы

Предположим, что некоторое наблюдение существенно отклоняется от того, что мы считаем достоверным значением регрессии. Возникает вопрос, принадлежит ли это наблюдение к категории фактов (или к популяции), с которой, как мы полагаем, мы имеем дело? Рассмотрим еще один пример. Иверсен (Iversen, 1972) сообщил, что у ласки интенсивность метаболизма почти в два раза выше, чем можно было бы ожидать для млекопитающего таких размеров. Допустим, что здесь нет ошибок в определениях, подсчетах и т. д. и что у ласки наблюдается постоянное отклонение от аллометрического уравнения для млекопитающих. Тогда это отклонение — *вторичный сигнал*, который указывает на то, что интенсивность метаболизма у ласки отклоняется от общего аллометрического сигнала, описывающего интенсивность метаболизма у млекопитающих в целом. Оно не вызывает удивления у биолога, знакомого с нервнойностью ласок, точно так же он не был бы удивлен, обнаружив, что у ленивца интенсивность метаболизма ниже теоретически ожидаемой.

Мы должны не только решить, чем является данное отклонение — случайностью или вторичным сигналом, — мы также должны ответить на трудный вопрос — включать ли такие отклонения в общий расчет регрессии. Вероятно, если животные в нашей выборке достаточно разнообразны, отклонения вверх и вниз не будут серьезно искажать сигнал, содержащийся в общем описании аллометрических соотношений. Однако, если у нас большое число данных сосредоточено по одну сторону линии регрессии и лишь несколько — по другую, искажения не избежать. По-видимому, не существует строго обоснованного способа решения этой непростой проблемы.

Отклонения и экстраполяция

Теперь мы подошли к важному соображению, которое часто не принимается во внимание: какова роль «выскакивающих» точек на границах диапазона данных, т. е. какова роль отклонений. Обычно эмпирическую линию регрессии вычисляют методом наименьших квадратов. В нашем случае наибольшее число данных сосредоточено посередине между границами разнообразия и лишь несколько точек отклоняются. Однако эти отклонения несоразмерно сильно влияют на вычисления линии регрессии.

Вычисленная линия регрессии соединяет точки, соответствующие средним значениям величины y и средним значениям величины x . Рассмотрим отклонение — точку y' , лежащую вверху справа (рис. 3.1). Из-за своего положения эта точка слишком сильно искажает наклон линии регрессии, так как при построении отклонение возводится в квадрат. Точка, близкая к среднему значению, напротив, не оказывает никакого влияния на наклон линии регрессии, либо это влияние очень мало. Таким образом, отклонения непропорционально сильно влияют на наклон линии регрессии, и любая ошибка выборки или метода чрезвычайно усиливается из-за отклонений.

Самым крупным животным, которое использовал Броди при выведении аллометрического уравнения для определения интенсивности метаболизма у млекопитающих, был слон. Броди решил, что интенсивность метаболизма у слона следует подправить, так как у голодающего животного ее не измерить, и взял величину, уменьшенную на 30% по сравнению с первоначальной (10% — чтобы учесть стоячее положение животного и

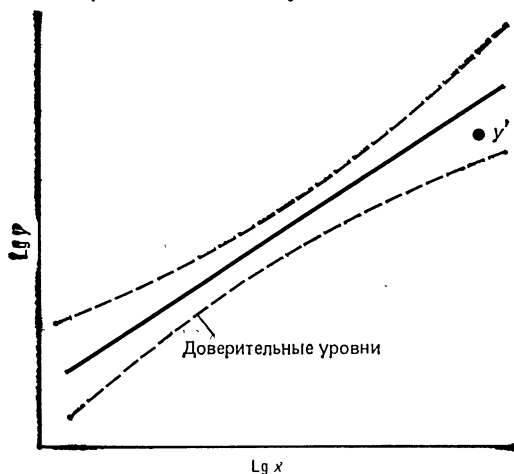


Рис. 3.1. На наклон линии регрессии, рассчитанной методом наименьших квадратов, непропорционально большое влияние по сравнению с точками, близкими к средним значениям, оказывает отклоняющаяся точка (y'). Границы доверительных значений регрессии (штриховые линии) расширяются в верхней и нижней части области полученных значений.

20% — увеличение теплоты за счет кормления) (Brody, 1945, с. 389). Правомерность этого допущения спорна, поскольку используется уравнение, не основанное на наблюдениях. Однако оправдана была эта «коррекция» или нет, такой субъективизм по отношению к отклонениям эмпирических данных очень сильно влияет на конечный результат.

При анализе отклоняющихся точек возникает и другая проблема. Когда аллометрическое уравнение или линия регрессии используются для того, чтобы оценить, согласуется или нет данное наблюдение с установленным уравнением регрессии, мы должны узнать, укладывается отклоняющаяся точка в доверительный интервал линии регрессии или выходит за его пределы. Наиболее простой способ обращения с такими точками показан на рис. 3.1. В этом случае сложное влияние доверительных границ на коэффициент пропорциональности и показатель степени приводит к тому, что доверительные границы расширяются на концах линии регрессии.

Последствия этого парадоксальны. Отклоняющаяся точка оказывает несоразмерно большой эффект на положение линии регрессии, и именно здесь значимость отклонения менее всего достоверна. И это подводит нас к другому важному вопросу — экстраполяции.

Прежде всего вычисленная линия регрессии или уравнение имеет силу только в области эмпирических данных. Мы видели, что доверительный интервал расширяется к концам линии регрессии и, по-видимому, сохраняет такую тенденцию за границами построенного графика. Эта увеличивающаяся неопределенность сама по себе достаточно нехороша, однако положение осложняется еще и тем, что у нас нет способа узнать, что же происходит за пределами области наших наблюдений.

Наиболее серьезное возражение против использования экстраполяции — это наша неосведомленность о неравномерностях распределения или разрывах, которые, возможно, существуют за рамками проведенных нами наблюдений. Поэтому, если мы не понимаем полностью все относящиеся к делу факты (что как раз и бывает, когда речь идет о биологических системах), делать выводы относительно происходящего за пределами наших наблюдений не просто наивно, а прямо-таки рискованно.

Использование аллометрических уравнений

Для широкого использования аллометрических уравнений в биологии существуют, вероятно, основательные теоретические причины, но, даже если эти причины понимаются недостаточно хорошо, эмпирическое использование таких уравнений очень полезно. Несколько примеров помогут нам лучше понять, на-

сколько полезны и удобны аллометрические уравнения, когда они описывают биологические структуры и функции.

Насколько мне известно, аллометрическим уравнением для выражения биологической взаимосвязи впервые воспользовался Снелл в 1891 г. (Snell, 1891). Он разрабатывал метод сравнения умственных способностей различных млекопитающих в зависимости от размеров их мозга. Однако у более крупных млекопитающих мозг составляет меньшую часть по отношению к массе всего тела, и Снелл хотел учесть это в своих расчетах. Для этого он составил уравнение, выражающее массу мозга млекопитающих, которое выглядит так:

$$M_{\text{мозга}} = aM_{\text{т}}^b.$$

Предполагается, что показатель степени (Снелл назвал его «соматическим показателем» и обозначил символом S) одинаков для всех млекопитающих и очень близок к 0,68 (т. е. размеры мозга увеличиваются с размерами тела млекопитающих обычно почти в точном соответствии с увеличением поверхности тела). Этот вывод, найденный почти столетие назад, по-видимому, не требует серьезного пересмотра, поскольку последний анализ (Stahl, 1965) показывает, что отношение массы мозга к массе тела (в кг) у млекопитающих хорошо описывается уравнением

$$M_{\text{мозга}} = 0,01 M_{\text{т}}^{0,70}.$$

Кроме того, точное значение показателя степени несколько меняется в зависимости от данных, которыми располагают разные авторы.

Были ли динозавры «глупыми»?

Аллометрические уравнения или соответствующие им линии регрессии — удобный и полезный инструмент для биолога. Рассмотрим недостаточно подкрепленное фактами, но часто повторяемое утверждение, что гигантские динозавры обладали очень маленьким мозгом по сравнению с размерами их тела и что в результате конкуренции с более мелкими млекопитающими, у которых, однако, был относительно больший мозг, динозавры в конечном счете вымерли.

Это утверждение было тщательно проанализировано Джерисоном (Jerison, 1969, 1970). Его изучение относительных размеров мозга различных позвоночных показывает, что у рыб и рептилий мозг меньше, чем у птиц и млекопитающих без какого-либо перекрытия между группами. Изготовив гипсовые отливки черепной коробки ископаемых динозавров, он получил объективную информацию о размерах их мозга. Мозг у дино-

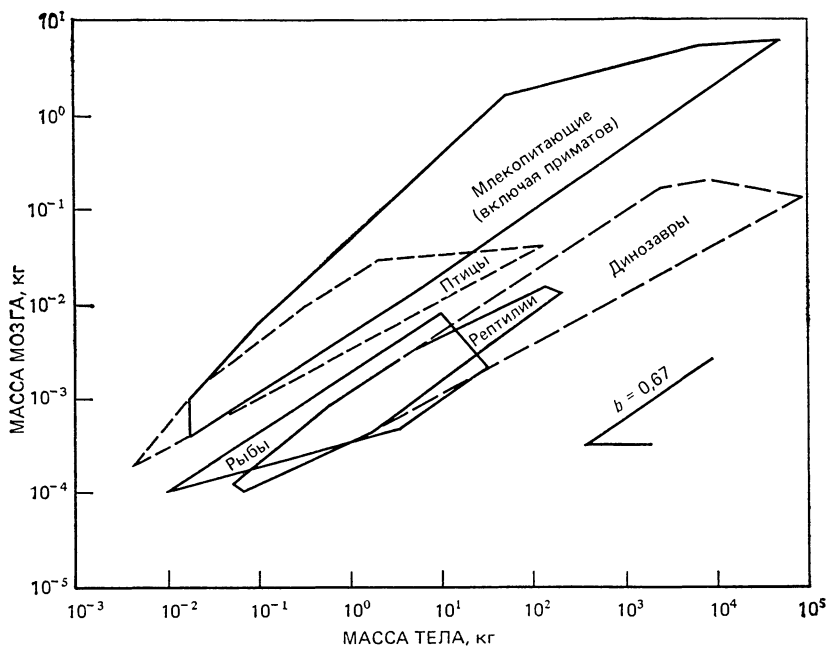


Рис. 3.2. Размеры мозга у позвоночных не выходят за пределы, характерные для каждой группы. Внутри каждой группы мозг увеличивается с увеличением массы тела примерно в степени $2/3$. Размеры мозга огромных вымерших динозавров находятся в пределах, свойственных современным рептилиям, и утверждение, что у динозавров мозг был непропорционально маленьким, по-видимому, неоправданно. (Из Jerison, 1970.)

завров действительно был меньше, чем у современных млекопитающих, но даже если это и так, величина их мозга отнюдь не выходит за пределы, теоретически ожидаемые для величины мозга рептилий с такими размерами тела (рис. 3.2). Поскольку современные рептилии с их относительно небольшим мозгом выдерживали конкуренцию с млекопитающими в течение сотен миллионов лет, трудно принять в качестве убедительного аргумента для объяснения вымирания динозавров то, что у них был непропорционально маленький мозг.

Графики — удобный способ представления материала, однако соответствующие аллометрические уравнения часто дают более удобную основу для сравнений. Вместо ряда размеров мозга млекопитающих, показанного на рис. 3.2, мы можем воспользоваться уравнениями, которые описывают линию регрессии, более всего соответствующую полученным данным (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Средние размеры мозга, выраженные как функция массы тела (M_t , кг) у основных групп приматов и остальных млекопитающих как группы (Stahl, 1965.)

Группы животных	Размеры мозга
Млекопитающие	0,01 $M_t^{0,70}$
Обезьяны	0,02—0,03 $M_t^{0,66}$
Человекообразные обезьяны	0,03—0,04 $M_t^{0,66}$
Человек	0,08—0,09 $M_t^{0,66}$

Первая строка в табл. 3.1 показывает, что у типичного млекопитающего с массой тела 1 кг масса мозга будет предположительно равна 0,01 кг и что размеры мозга возрастают соответственно увеличению массы тела с показателем степени 0,70. Следующие строки в табл. 3.1 показывают уравнение для величины мозга у большой группы приматов; в данном случае величина мозга возрастает вместе с массой тела почти в той же степени: 0,66.

Когда числовые значения показателя степени в этих уравнениях одинаковы, коэффициенты пропорциональности, стоящие перед степенным выражением, можно непосредственно использовать для сравнения переменной величины в уравнении, в данном случае размеров мозга. Этот коэффициент показывает, что у обезьян в общем мозг в два-три раза больше, чем у других млекопитающих, у человекообразных обезьян мозг еще в 2 раза больше, а у человека мозг в 2 раза больше, чем у этих последних. Из краткого анализа этих уравнений видно, что существует значительная разница в размерах мозга у обезьян и человека, причем особенно важно то, что мы можем провести это сравнение прямо, хотя размеры тела у этих двух групп не перекрываются. Таким образом, это простое аллометрическое сравнение размеров мозга аналогично сравнению графиков для мозга динозавров и других рептилий, показанных на рис. 3.2.

Этот подход к изучению соотношения размеров тела и различных систем органов животного — очень ценный инструмент, однако это настолько мощное средство, что оно легко может ввести в заблуждение. Возможно, это и произошло в случае, когда аллометрическое определение масштаба было использовано для оценки размаха крыльев ископаемой летающей рептилии — птерозавра, такого, как *Pteranodon*, показанного на рис. 3.3. Единственной найденной костью, доступной для измерения, была кость скелета крыла — плечевая. На основе этих

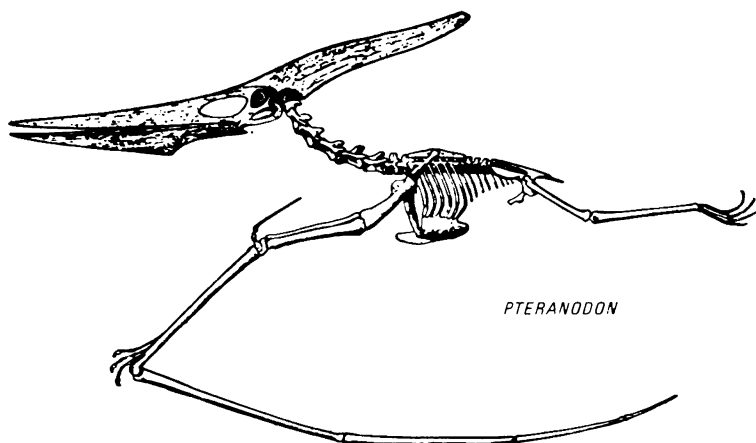


Рис. 3.3. У гигантских птерозавров из мелового периода размах крыльев достигал 7 м. Однако на основе соотношений длины различных костей крыла нельзя делать выводы о размахе крыльев у других летающих ящеров, измерив какую-либо одну кость. В общем аллометрические уравнения или линии регрессии применимы только в области проведенных наблюдений. (Из Gregory, 1951. С разрешения Library Services Department American Museum of Natural History.)

измерений путем экстраполяции определили, что полный размах крыльев у этого животного, «несомненно, самого большого летающего существа, известного до сих пор», составлял 15,5 м (Lawson, 1975). Эта экстраполяция была основана на соотношениях между коротким плечом и всей длиной крыла у других птерозавров с меньшими размерами тела, у которых кости скелета сохранились лучше. Длина кости, послужившей основой для экстраполяции, составляла 0,52 м, или примерно $\frac{1}{30}$ от вычисленного размаха крыльев. Экстраполирование по кости, которая составляет всего лишь 3% вычисленного размаха крыльев, сравнимо с определением размаха рук у человека по длине его большого пальца.

Эти расчеты вполне справедливо критиковал Гринуолт (Greenewolt, 1975a), предположивший, что они были бы более реалистичными, если бы были основаны на сравнении соответствующих уравнений для длины крыла у птиц. Используя соотношения между длиной плечевой кости и размахом крыльев для 139 видов птиц, Гринуолт предположил, что у ископаемого птерозавра размах крыльев составлял, по-видимому, только 5,25 м, т. е. $\frac{1}{3}$ от вычисленных 15 м. Это выглядит более убедительно, однако трудно сказать, насколько лучше такая экстраполяция, поскольку между скелетами крыла птицы и птерозавра имеются существенные различия. У птиц плечевая кость

сравнительно длинная, тогда как у птерозавра крыло сочленено по-другому и плечевая кость короткая и толстая. Оба расчета зависят от экстраполяции, а аллометрическое определение масштабов не должно использоваться для экстраполяции, поскольку при выходе за границы полученной информации наличие неравномерностей и разрывов распределения неизвестно по определению.

Влияние изменения размеров тела у рыб

В предыдущем разделе при обсуждении вопроса о размерах мозга мы использовали массу тела как масштаб, относительно которого измеряли величину мозга. Ранее мы соотносили интенсивность метаболизма и массу тела. Даже измерение размаха крыльев птерозавра подразумевает использование массы тела (вес), поскольку крылья должны поддерживать это тело (какова бы ни была их длина). Всегда ли мы связываем проблемы размеров с массой тела?

Так бывает часто, однако можно использовать и другие меры. Например, изучая скорость плавания рыб, мы лучше поймем эту функцию, если в качестве масштаба возьмем длину тела, а не массу. Скорость, без сомнения, связана с размером тела рыбы; крупные рыбы плавают быстрее мелких, но сравнение взглядыт по-разному в зависимости от того, что мы берем за основу для сравнения.

Бэйнбридж (Bainbridge, 1958) измерил скорость плавания у нескольких видов рыб. Было обнаружено, как и ожидалось, что скорость плавания возрастает с увеличением частоты ударов хвоста (рис. 3.4). То, что это возрастание происходит линейно, оказалось более неожиданным фактом. Причем линейная зависимость характерна как для мелких, так и для крупных рыб, однако при любой данной частоте ударов хвоста крупные рыбы плавают быстрее мелких.

Если скорость выражать не в сантиметрах за 1 секунду, а измерять ее длиной тела рыбы, то полученный график выявит фундаментальное сходство между крупными и мелкими рыбами (рис. 3.4). В данном случае по оси ординат откладывается часть длины тела, которую рыба проходит за 1 с; размерность этой величины — время в степени -1 , ту же размерность имеют величины, отложенные по оси абсцисс. Таким образом, наклон линии регрессии на рис. 3.4 — безразмерное число, которое показывает, что расстояние, пройденное после одного удара хвоста, всегда составляет одну и ту же часть длины тела рыбы независимо от ее размеров.

Этот анализ, проведенный с правильным выбором масштаба (в данном случае длины тела) для измерения характеристик

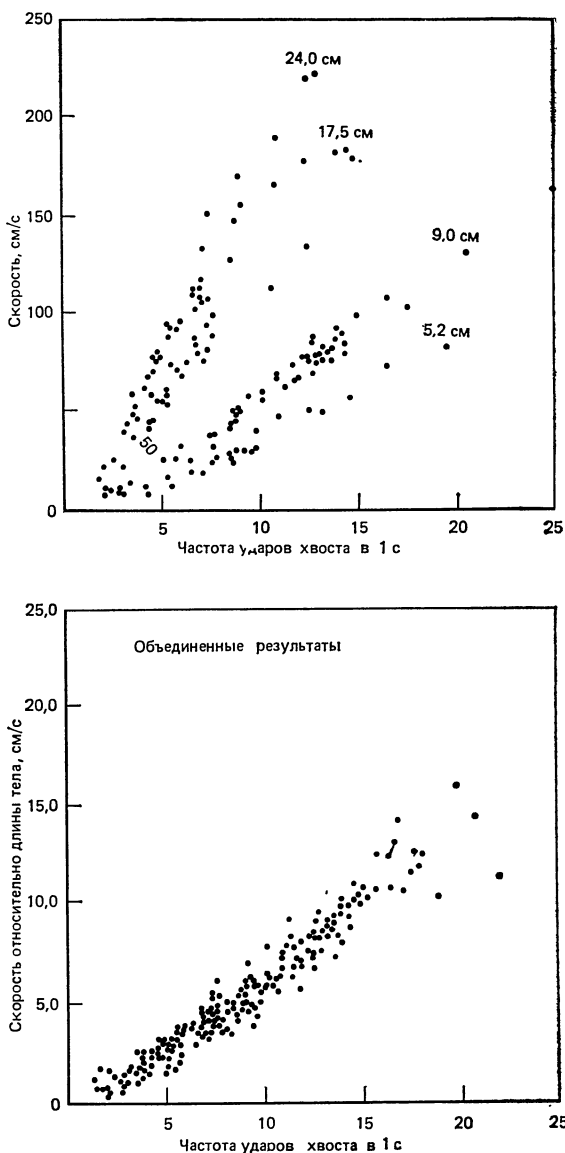


Рис. 3.4. Скорость плавания небольшой пресноводной рыбы (плотвы) возрастает линейно с частотой ударов хвоста. При любой данной частоте большая рыба плавает быстрее маленькой. Однако если скорость плавания оценивается по отношению к длине тела рыбы, то оказывается, что расстояние, проплываемое в расчете на один удар хвоста, составляет одинаковую часть длины тела для всех рыб независимо от их размеров. (Bainbridge, 1958. Из Schmidt-Nielsen, 1975a.)

рыбы, показывает простую и фундаментальную связь, фактически не зависящую от размеров рыбы. Это справедливо не только в отношении плотвы; у других рыб, таких, как форель и золотая рыбка, наблюдается сходная связь между скоростью и частотой ударов хвоста. Однако наклон линии регрессии различен у разных видов из-за различий в механизмах плавания.

Можно было бы провести подобный анализ, используя в качестве меры массу тела рыбы. Масса рыбы пропорциональна третьей степени линейных размеров ее тела, поскольку и мелкие, и крупные рыбы одного вида в сущности изометричны. Однако анализ скорости плавания по отношению к массе тела оказывается более сложным по сравнению с описанным выше. К тому же в данном случае мы не можем ввести простое безразмерное число, как мы сделали это, используя в качестве меры длину тела.

Иногда бывает трудно решить, какой масштаб наиболее эффективен. В случае с рыбами правильный выбор выявляет простые взаимоотношения, которые легко понять, а выбор другой меры, возможно, был бы менее информативным. В дальнейшем почти все переменные мы будем анализировать по отношению к массе тела как наиболее подходящей для этого мере.

Хотя аллометрические уравнения выражают удобные и ценные обобщения, существуют определенные пределы их использования; необходимо также запомнить следующие положения:

1) аллометрические уравнения описательны — это не биологические законы;

2) аллометрические уравнения служат для того, чтобы показать, как при прочих равных условиях (чего обычно не наблюдается) разнообразные количественные признаки связаны с размерами тела;

3) аллометрические уравнения — весьма ценный инструмент, позволяющий обнаружить принципы и связи, которые в противном случае остались бы скрытыми;

4) аллометрические уравнения служат основой для сравнений, и с их помощью можно обнаружить отклонения от некоей общей модели. Такие отклонения могут быть обусловлены «шумом» или могут представлять собой существенный вторичный сигнал;

5) аллометрические уравнения полезны для оценки рассчитываемой величины при некоторых вариациях органа или функции для данного размера тела;

6) аллометрические уравнения нельзя использовать для экстраполяции за пределами данных, на которых они основаны.

4. Как измерить яйца?

Яйцо птицы представляет собой механическую структуру, достаточно прочную, чтобы цыпленок находился в безопасности во время своего развития, но вместе с тем достаточно хрупкую, чтобы цыпленок мог разбить ее при вылуплении. Скорлупа должна пропускать кислород внутрь, а двуокись углерода наружу и при этом быть достаточно непроницаемой для воды, чтобы предохранить содержимое яйца от высыхания.

Яйца птиц

Яйцо — весьма интересное образование. Это прекрасно сконструированная автономная система жизнеобеспечения для развивающейся птицы. Только что отложенное яйцо содержит все необходимое для развития и роста птенца: питательные вещества, минеральные соли, необходимый в течение инкубации запас воды и энергии, нет в нем только кислорода. Кроме того, скорлупа птичьего яйца представляет собой простую физическую систему, которая исключительно хорошо подходит для изучения проблемы масштабов.

Яйцо колибри может весить менее 0,3 г, а яйцо страуса — свыше 1 кг, в 3000 раз больше. Масса же птиц, откладывающих эти яйца, различается в 30 000 раз — от 3 г у колибри до 100 кг у страуса. Самая крупная птица, которая когда-либо жила на Земле, — слоновая птица (эпиорнис) с Мадагаскара — достигала в высоту, по-видимому, 3 м и имела массу свыше 500 кг (Feduccia, 1980). Ее гигантское яйцо весило около 10 кг, т. е. в 10 раз больше, чем яйцо страуса, и в 30 000 раз больше, чем яйцо колибри.

Всем нам знакомы куриные яйца. Только что отложенное яйцо весит около 60 г, и если его держать в тепле, переворачивая время от времени, при подходящей влажности, то через 21 сут, когда масса яйца уменьшится до 51 г, из него вылупится цыпленок. За это время яйцо поглотит 6 л кислорода (рис. 4.1) и выделит 4,5 л двуокиси углерода. Оно также потеряет некоторое количество воды в виде водяного пара, что уменьшит его общую массу на 9 г, или на 15% его первоначальную.



Рис. 4.1. В только что отложенном курином яйце есть все необходимое для формирования полностью развитого цыпленка, за исключением кислорода. В течение 21 сут инкубации яйцо поглощает 6 л кислорода, выделяет 4,5 л двуокиси углерода и 11 л водяного пара. Только что отложенное яйцо весит 60 г; непосредственно перед вылуплением оно весит 51 г, вылупившийся цыпленок — 39 г.

чальной массы. Вылупившийся цыпленок весит 39 г, остальное приходится на скорлупу и подскорлуповые оболочки; общие затраты энергии, необходимой для того, чтобы из оплодотворенного яйца развился цыпленок, составляют около 30 ккал. Это почти третья часть первоначального запаса энергии в 100 ккал.

Куриное яйцо — хорошо известный пример. А что можно сказать относительно яиц, которые гораздо меньше или гораздо больше? Мы можем рассматривать вопросы размеров и масштаба исходя из двух точек зрения: размеров птицы, которая отложила яйцо, или размеров самого яйца. Оба подхода дают интересную информацию.

Условия, которые должны выполняться

Каковы требования к яйцу? Прежде всего оно должно быть механически достаточно прочным, чтобы удерживать жидкое содержимое, выдерживать вес курицы при насиживании и не разбиваться, когда его переворачивают в гнезде. Вместе с тем скорлупа должна быть достаточно тонкой, чтобы цыпленок смог разломать ее и выйти из яйца в конце периода инкубации, поскольку родители при этом никакой помощи не оказывают.

Далее, скорлупа должна обеспечивать поступление кислорода внутрь и выход двуокиси углерода наружу. Материал твердой скорлупы — углекислый кальций (карбонат кальция) — непроницаем для газов, поэтому газообмен происходит через поры в скорлупе. Твердая скорлупа обычного куриного яйца пронизана 10 тысячами пор, диаметр каждой из которых составляет около 17 мкм. Однако испарение воды из яйца не должно превышать определенных пределов, строго соответствующих времени инкубации. Эти противоположные требования, очевидно, успешно выполняются, поскольку существуют самые разнообразные вариации в количестве и размерах пор, кото-

рые отвечают потребностям развития яиц, различающихся по массе в 30 000 раз.

На множество вопросов, возникающих при изучении яйца птицы, ответили профессор Герман Ран (Hermann Rahn) и его сотрудники из Университета в Буффало, которые провели большую серию тщательных исследований и изучили обширную литературу. Большая часть того, о чем говорится ниже, основана на данных, полученных Раном, на более раннюю весьма обширную и ценную литературу будет сделано лишь несколько ссылок.

Размеры яйца и размеры птицы

Ран и его сотрудники опубликовали обзор, основанный на данных о размерах яиц 800 видов птиц; эти результаты были получены наиболее выдающимися орнитологами мира. При обработке данных Ран с сотрудниками пользовались методом, предложенным Хаксли (Huxley, 1927). Этот метод заключается в построении графиков зависимости массы яйца от массы тела. График строится в логарифмическом масштабе. Линии регрессии для разных отрядов и семейств характеризуются одинаковым наклоном, составляющим в среднем 0,675. Однако коэффициенты пропорциональности (они находятся как пересечения линий регрессии с ординатой при массе тела, равной единице) различны в каждой группе.

В связи с последним положением возникает трудный вопрос, на который невозможно ответить, основываясь лишь на теоретических предпосылках: правильно ли считать наклон линии регрессии, равный 0,67 и вычисленный для разных групп, характерным для птиц в целом, или следует собрать все измеренные яйца в одну большую серию и вычислить этот коэффициент для всех птиц? Если сделать это, то общее уравнение регрессии для массы яйца ($M_{\text{яйца}}$, г) на массу тела ($M_{\text{т}}$, г) будет следующим:

$$M_{\text{яйца}} = 0,277 M_{\text{т}}^{0,770}. \quad (1)$$

Почему же наклон получается другим? Это различие легко объяснить. Для каждой группы птиц линия регрессии охватывает область разнообразных размеров, и хотя линии параллельны, у мелких птиц наблюдается тенденция к более низкому коэффициенту (возможно, из-за большего размера кладки), а у больших птиц, напротив, к более высокому коэффициенту. Это поворачивает всю линию против часовой стрелки, увеличивая тем самым ее наклон.

Ран и его сотрудники подошли к решению этого вопроса таким образом. Они проверили отдельные линии регрессии по их

наклону на параллельность путем анализа дисперсии и обнаружили, что значения наклона достоверно не отличаются друг от друга ($p > 0,99$). В общем наклон имеет значение 0,675 с 95 %-ным доверительным интервалом $\pm 0,015$.

Кажется целесообразным принять наклон $b = 0,675$, который имеет силу для всех отрядов птиц, так же как и внутри каждого отряда. Однако это ставит нас в трудное положение, поскольку, если рассматривать яйца всех птиц, полученные результаты у верхней и нижней границы их размеров введут нас в заблуждение. И эта задача не имеет «правильного» решения.

Время инкубации

Время, необходимое для инкубации, инкубационный период, варьирует гораздо меньше, чем размер яиц. Инкубационный период может быть как коротким — 11 дней, так и длинным — почти 90 дней, различаясь примерно в 8 раз. Приняв период инкубации, или время инкубации ($t_{\text{инк}}$, сут), функцией массы тела птицы-родителя (M_t , г), Ран и его сотрудники (1975) получили следующее уравнение:

$$t_{\text{инк}} = 9,105 M_t^{0,167}. \quad (2)$$

Наклон численно мал в соответствии с умеренной зависимостью инкубационного периода от размеров птицы.

На рис. 4.2 мы совместили две рассмотренных переменных — размер яйца и время инкубации, но в этом случае масса яйца выражена в процентах массы тела. Следует отметить одну особенность этого графика — шкала ординат арифметическая, а не логарифмическая, хотя по оси абсцисс масса тела отложена как обычно в логарифмическом масштабе. Размеры тела варьируют от 2,5 г (нижний предел массы тела для колибри) до 1000 кг (масса самой большой птицы — эпиорниса).

Яйцо, инкубируемое в соответствующих условиях, — это автономная живая система, совершенно не зависящая от величины птицы, которая его снесла. Мы высказали предположение, что, как правило, более мелкие яйца характеризуются меньшим инкубационным периодом, чем крупные. Соотношение между этими величинами показано на рис. 4.3.

Ран и Ар (Rahn, Ar, 1974), используя данные о 475 видах птиц, получили следующее уравнение для времени инкубации ($t_{\text{инк}}$, сут), связанное с размером яйца ($M_{\text{яйца}}$, г):

$$t_{\text{инк}} = 12,03 M_{\text{яйца}}^{0,217}. \quad (3)$$

Это уравнение, конечно, легко было бы вывести из двух предыдущих уравнений, которые связывают размеры яйца и время инкубации с размером тела птицы. Связав непосредственно

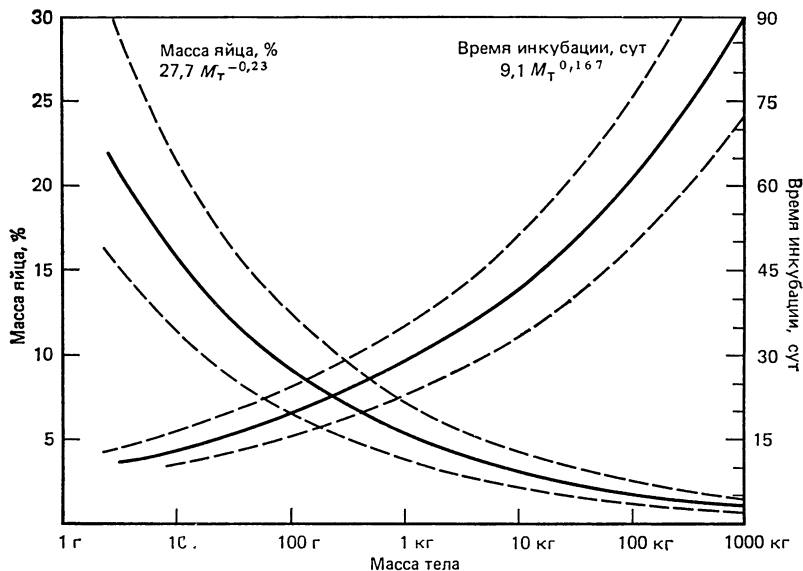


Рис. 4.2. Более крупная птица откладывает сравнительно более мелкие яйца, а время инкубации яйца возрастает с увеличением размеров тела родителей. Если массу яйца выражать в процентах массы тела взрослой птицы, то получающаяся доля будет меньше для более крупных птиц. 68%-ные доверительные границы отмечены штриховыми линиями; видно, что разброс данных значителен. Обратите внимание, что шкала обеих ординат — для массы яиц и для времени инкубации — арифметическая. (Из Rahn et al., 1975.)

две переменные — время инкубации и размеры яйца, мы получаем такой же числовой результат, как в предыдущем уравнении.

Поры в скорлупе

Рассмотрим поры, через которые сквозь твердую скорлупу яйца проходят вдыхаемые и выдыхаемые газы и водяной пар. Скорлупу обычного куриного яйца пронизывают 10 000 пор. Площадь поверхности яйца составляет около 70 см², т. е. на 1 мм² скорлупы приходится в среднем 1,5 поры. Диаметр поры равен примерно 17 мкм, так что общая площадь пор в курином яйце — около 2,3 мм² (Wangensteen et al., 1971). Толщина скорлупы куриного яйца около 0,35 мм. Теперь совсем просто подсчитать диффузию газов через эти поры; полученный результат свидетельствует о том, что пор вполне достаточно, чтобы кислород поступал в яйцо посредством диффузии со скоростью, требуемой в период самого высокого его потребления, как раз перед вылуплением.

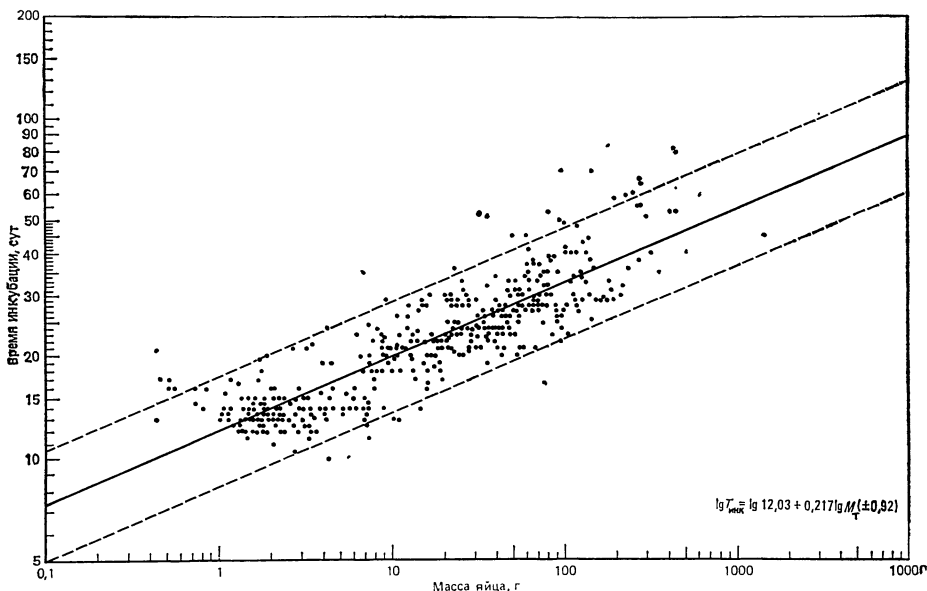


Рис. 4.3. Время инкубации ($T_{инк}$) птичьих яиц увеличивается с увеличением размеров яйца. Полностью вычисленная линия регрессии описывается уравнением $T_{инк} = 12,03 M_{яйца}^{0,217}$. Прерывистыми линиями обозначен 95%-ный доверительный интервал. (Из Rahn, Ag, 1974.)

Как же варьируют длина поры и ее диаметр в зависимости от размеров яйца? Очевидно, что у крупных яиц и скорлупа толще, а толщина скорлупы определяет длину поры. Длина поры ($L_{поры}$, мм) в зависимости от размеров яйца ($M_{яйца}$, г) у 367 видов птиц описывается следующим уравнением (Ag et al., 1974):

$$L_{поры} = 5,126 \cdot 10^{-2} M_{яйца}^{0,456}. \quad (4)$$

При определении диаметра пор возникают серьезные трудности, так как поры — это не строго цилиндрические структуры; у них обычно весьма неправильная форма. Преодолеть эту трудность можно, если определить общую площадь пор экспериментально, измерив диффузию газов через скорлупу. Зная коэффициент диффузии, мы можем подсчитать функциональную площадь пор, которая, собственно, и представляет интерес с точки зрения обмена газов. Следовательно, совсем не обязательно точно определять геометрию пор и их число.

Очевидно, что общая площадь пор должна увеличиваться с увеличением размеров яйца, а увеличивающаяся длина пор (с увеличением толщины скорлупы) требует еще большего уве-

личения их площади. Используя скорость диффузии водяного пара через скорлупу яйца, Ар и др. (Ar et al., 1974) подсчитали, что функциональная площадь пор ($A_{\text{пор}}$, мм²) должна быть следующей:

$$A_{\text{пор}} = 9,2 \cdot 10^{-3} M_{\text{яйца}}^{1,236}. \quad (5)$$

Что же означают уравнения, которые связывают длину пор и их площадь с размерами яйца, когда мы рассматриваем реальное яйцо? Возьмем обыкновенное куриное яйцо массой 60 г и яйцо в 10 раз большее (которое, например, может быть 600-граммовым яйцом нанду, южноамериканской страусообразной птицы). Яйцо, которое в 10 раз больше, будет иметь общую функциональную площадь пор больше в 17 раз ($10^{1,236} = 17,2$). Это, конечно, ускоряет прохождение газов, что, несомненно, и требуется для развивающегося в более крупном яйце птенца больших размеров. Однако у более крупного яйца и скорлупа толще, поэтому и поры в ней почти в 2,9 раза длиннее ($10^{0,456} = 2,86$).

Скорость прохождения газов прямо пропорциональна функциональной площади пор и обратно пропорциональна длине пор (расстоянию диффузии), поэтому обмен газов в яйце нанду будет в 6 раз интенсивнее, чем в курином яйце, которое в 10 раз меньше. Это соответствует нашему предположению, что у цыпленка, в десять раз увеличенного в размерах, интенсивность метаболизма увеличилась бы в 6 раз (см. гл. 6).

Потери воды из яйца

Легкость, с которой газы, в том числе водяной пар, проходят через поры, прямо пропорциональна площади пор и обратно пропорциональна их длине, поэтому можно вывести зависимость скорости прохождения газов через скорлупу от отношения этих двух переменных. Используя приведенные выше уравнения, мы получим, что проницаемость скорлупы яйца для газа (G) должна быть пропорциональна размерам яйца и описывается формулой

$$G = M_{\text{яйца}}^{1,236} : M_{\text{яйца}}^{0,456} = M_{\text{яйца}}^{0,780}. \quad (6)$$

Таким соотношением проницаемость скорлупы яйца для водяного пара, т. е. скорость потери воды яйцом, связана с размерами яйца (Ar et al., 1974).

Уравнение проницаемости для водяного пара¹, основанное на измерениях диффузии водяного пара через скорлупу у 29 ви-

¹ Прохождение водяного пара через скорлупу определяется как $G_{\text{H}_2\text{O}} = E_{\text{H}_2\text{O}} / \Delta P_{\text{H}_2\text{O}}$, где $E_{\text{H}_2\text{O}}$ — скорость испарения в миллиграммах за 1 сут, а $\Delta P_{\text{H}_2\text{O}}$ — разность давлений водяного пара по обе стороны скорлупы.

дов (масса яиц различалась на три порядка), будет иметь следующий вид:

$$G_{H_2O} = 0,432 \cdot M_{\text{яйца}}^{0,780}. \quad (7)$$

Интенсивность испарения воды из целого яйца увеличивается с возрастанием массы яйца в степени, меньшей единицы; это означает, что скорость потери воды на 1 г массы яйца уменьшается по мере увеличения размеров яйца. Другими словами, крупные яйца теряют относительно меньше воды, чем мелкие. Однако, как мы видели раньше, у птиц, откладывающих более крупные яйца, период насиживания дольше, поэтому их яйца теряют воду в течение более длительного времени.

Объединенный эффект относительно меньшего испарения и более длительного инкубационного периода легко подсчитать. Это дает поразительно простой результат. Общая потеря воды за все время инкубации равна произведению ежедневных потерь (непосредственно связанных с проницаемостью скорлупы для водяного пара) на время инкубации.

Первая величина определяется массой яйца в степени 0,78, а время инкубации — массой яйца в степени 0,22, т. е. общая потеря воды определяется массой яйца в степени 1. Иными словами, все яйца, крупные и мелкие, теряют воду прямо пропорционально своим размерам, или доля массы яйца, которая теряется путем испарения во время насиживания, одинакова для всех яиц независимо от их размеров. При нормальных условиях, когда давление водяного пара в гнезде составляет 35 мм рт. ст., все яйца обычно теряют 15% первоначального веса за счет испарения в течение нормального инкубационного периода.

Подводя итог, можно сказать, что длина поры (толщина скорлупы яйца) и площадь пор, через которые происходит диффузия, подогнаны друг к другу, несмотря на 30-тысячную разницу в размерах яиц, поэтому в течение нормального инкубационного периода все яйца теряют одинаковую долю первоначальной массы за счет испарения воды, тогда как интенсивность газообмена соответствует потребностям развивающегося зародыша.

Итак, мы рассмотрели связь размеров яйца, продолжительности инкубационного периода и структуры скорлупы с газообменом и испарением воды. Весьма важную функцию скорлупы — функцию механической защиты жидкого содержимого яйца и развивающегося зародыша — мы обсудим в следующей главе.

5. Прочность костей и скелета

Зачем нужен скелет

Скелет представляет собой опорную систему: он поддерживает форму тела и обеспечивает наличие рычагов, которыми оперируют мышцы. Скелет — это механически жесткая устойчивая структура; он может быть внутренним (эндоскелет, как у позвоночных, от рыб до млекопитающих) или внешним (экзоскелет, как у членистоногих, от крабов до пауков и насекомых)¹.

Скелет должен быть достаточно прочным, чтобы, не разрушаясь, выдерживать различные нагрузки. Скелет должен удерживать вес животного, иначе оно будет раздавлено собственной тяжестью. Он должен противостоять силам, возникающим при движении и вызывающим изгибы и кручения, которые могут его разрушить. Скелет также должен быть устойчив к толчкам, и это, быть может, самое важное требование.

Более тяжелый скелет прочнее, и у неподвижных животных, например коралловых полипов, основную часть тела составляет скелетный материал. У подвижных животных тяжелый скелет увеличивает затраты на движение, уменьшает проворство и шансы спастись от хищников. Поэтому размеры и структура скелета определяются компромиссом между разными требованиями: что должно быть решающим — прочность или легкость?

Масштабные преобразования скелета млекопитающих

Рассмотрим группу позвоночных, например млекопитающих, характеризующихся сходной организацией, но непохожих друг на друга. Всем нам известно, что кости слона тяжелее и массивнее, чем соразмерно увеличенные кости мыши. Почему?

¹ Третий тип скелета — гидростатический — основан на другом принципе. В этом случае силы действуют на несжимаемый элемент, которым является жидкость, заключенная в сосуд, противостоящий растяжению. Множество беспозвоночных (например, черви) обязаны своей способностью двигаться и сохранять форму комбинированному действию жидкостей тела и мышечных слоев в стенке тела. Все мы наблюдали принцип функционирования гидростатического скелета при увядании листьев и цветков. Обычно они держатся прямо благодаря тому, что клеточное содержимое оказывает давление на прочные клеточные стенки; если объем жидкости уменьшается из-за потери воды, то давление уменьшается и растение поникает.

Ноги типичного млекопитающего удерживают массу его тела, и по мере возрастания массы животного должна соответственно увеличиваться прочность опоры. Допустим, что все линейные размеры животного увеличились вдвое. Масса такого увеличенного животного возрастет тогда в 8 раз, т. е. как куб линейных размеров, что должно повлиять на прочность поддерживающих структур. Чтобы эти структуры не разрушились, их поперечное сечение должно увеличиться пропорционально восьмикратному увеличению нагрузки, но если все размеры просто удвоить, площадь поперечного сечения костей увеличится только в 4 раза. Этого явно недостаточно, и чтобы удержать восьмикратно увеличенный вес, кости должны увеличиться непропорционально.

Галилео Галилей (1637) впервые обратил внимание на необходимость непропорционального увеличения размеров костей, выполняющих опорную функцию при увеличении размеров тела. Он, вероятно, был первым ученым, опубликовавшим рассуждение о влиянии размеров тела на размеры скелета. В своих «Диалогах» он писал, что скелет крупного животного должен быть достаточно прочным, чтобы поддерживать вес этого животного, поскольку он возрастает как третья степень увеличивающихся линейных размеров. Галилей приводит рисунок (рис. 5.1), показывающий, что большая кость непропорционально толще маленькой. [Судя по рисунку, Галилей случайно сделал арифметическую ошибку. У большой кости, которая в три раза длиннее маленькой, диаметр увеличен в девять раз, а это гораздо большая непропорциональность, чем требуется. Трехкратное увеличение линейных размеров дает 27-кратное увеличение массы, и площадь поперечного сечения кости должна быть увеличена в 27 раз, а ее диаметр, следовательно, увеличится не в 9, а в 5,2 раза (квадратный корень из 27).]

Если масса скелета возрастает непропорционально увеличению массы тела, то где-то должен быть предел, за которым дальнейшее увеличение невозможно, поскольку не может же все животное представлять собой скелет. Галилей это понял и предположил, что гигантские животные должны быть водными, чтобы их вес поддерживала вода. На суше их скелет был бы

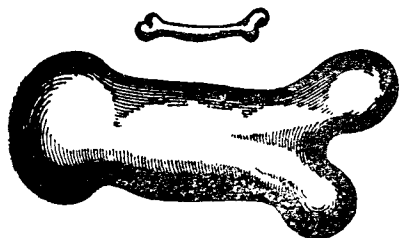


Рис. 5.1. Галилей, вероятно, первый пришел к выводу о том, что кости очень крупных животных, для того чтобы выдерживать вес этих животных, не могут быть пропорциональными их линейным размерам, так как вес возрастает пропорционально третьей степени линейных размеров. (Из Galilei, 1637.)

раздавлен чудовищным весом, поэтому самые большие млекопитающие — киты — живут в воде. В книге Галилея Симпличио ставит вопрос о «чудовищных размерах некоторых рыб, например китов, которые, насколько я знаю, в 10 раз больше, чем слон». В своем ответе Сальвиати отмечает, что, «несмотря на чудовищный вес костей, эти животные не тонут, следовательно, тот факт, что рыбы могут оставаться под водой без движения, позволяет предположить, что плотность их тела точно такая же, как плотность воды; таким образом, если некоторые части их тела тяжелее воды, то другие должны быть легче воды, в противном случае эти животные не смогли бы сохранять равновесие» (Галилей, 1637).

Вообразим, что четыре ноги млекопитающего являются вертикальными колоннами, которые должны выдерживать вес его тела. Сразу же возникает вопрос: одинаковы ли механические свойства костей у крупных и мелких животных? Вероятно, это так, поскольку кости всех млекопитающих состоят из одинакового материала, а именно из кристаллов апатита кальция, заключенных в сеть коллагеновых волокон. Измерение предельной прочности костей млекопитающих разной массы от 0,05 до 700 кг (14 000-кратная разница) не выявило каких-либо значительных различий (233 ± 53 МН/м² у мелких животных и 200 ± 28 у крупных) (Biewener, 1982).

Сила сжатия, действующая на кости при увеличении размеров животных, не должна превышать предел, допускаемый материалом (костью), поэтому увеличение прочности должно достигаться за счет изменения размеров костей. Чтобы увеличить прочность опор пропорционально нагрузке, должна быть увеличена пропорционально нагрузке (M_T) и площадь их поперечного сечения. Допустим, размеры опор увеличиваются в соответствии с линейными размерами тела (т. е. пропорционально $M_T^{0,33}$). Тогда объем или масса опор будет произведением площади их поперечного сечения ($M_T^{1,0}$) на длину ($M_T^{0,33}$), т. е. будет пропорциональна $M_T^{1,33}$.

Попробуем выразить это обычным человеческим языком. Чтобы выдерживать вес увеличивающейся массы данной формы, опора должна увеличиваться непропорционально линейным размерам увеличивающейся нагрузки. Если удлинение опор пропорционально линейным размерам нагрузки, то объем или массу этих опор следует рассчитывать по величине нагрузки в степени 1,33. Однако скелеты реальных животных не соответствуют этим пропорциям.

Как обстоит дело с реальными животными

Прэндж и его соавторы (Prange et al., 1979) помимо собственных данных собрали из разных источников большое количество

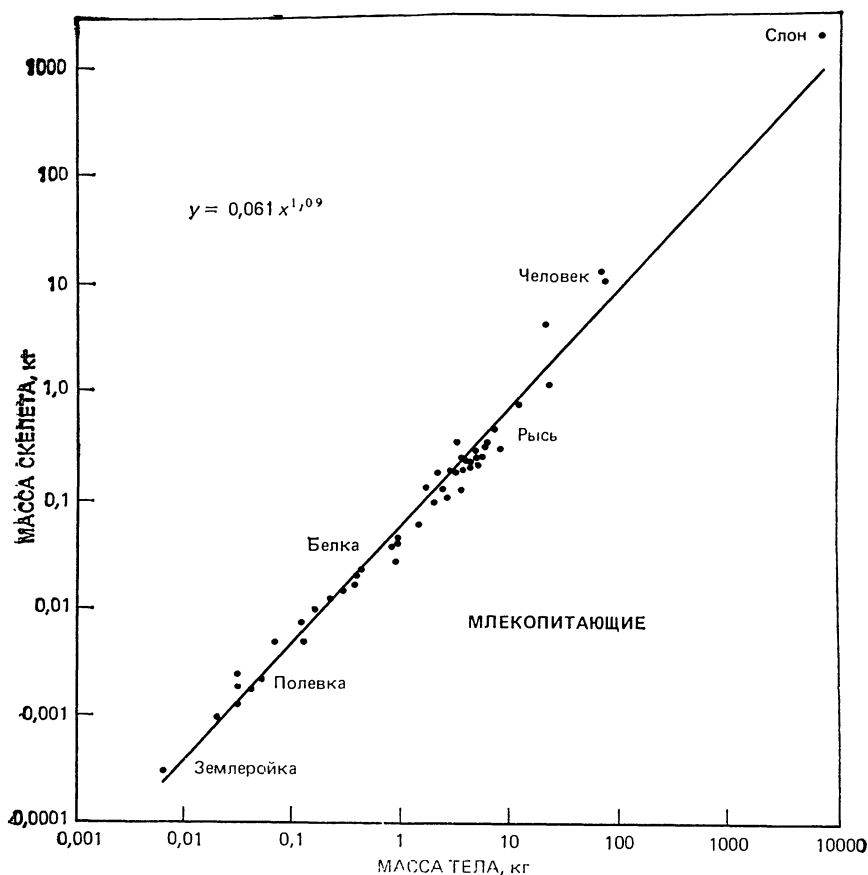


Рис. 5.2. Масса скелета млекопитающих возрастает непропорционально увеличению массы тела, как можно было бы ожидать, исходя и из теоретических положений. Однако наклон эмпирической линии регрессии, равный 1,09, меньше, чем предполагалось на основе расчета механических сил, необходимых для поддержания веса тела. (Из Prange et al., 1979.)

информации о скелетах млекопитающих. Построенный на основе этих данных график показан на рис. 5.2. Эти авторы опубликовали оригинальные данные в форме таблиц, пользуясь которыми мы можем подсчитать не только наклон, но и доверительные пределы. Наклон составляет 1,08, а доверительный интервал $\pm 0,04$ при $p \geq 0,95$, т. е. наклон будет между 1,04 и 1,12. Это значительно превышает наклон, равный 1,00, который описывает прямую пропорциональность, но это далеко от «ожидаемого» наклона 1,33, полученного при рассмотрении статических нагрузок.

Что же это значит? Если скелет маленького млекопитающего рассчитан на преодоление гравитационной нагрузки, а размеры скелета будут расти в степени только 1,08, то у млекопитающего размером со слона скелет не достигнет требуемой прочности. Это не подходит. Вместе с тем если столбообразные ноги слона удерживают его вес, то при уменьшении пропорций в этой же степени они оказались бы слишком тяжеловесными для маленького зверька.

Вывод напрашивается сам собой — масса скелета млекопитающего не вписывается в схемы, учитывающие только гравитационные нагрузки, и мы должны искать что-то еще. Во время движения всегда возникают силы, обусловленные ускорением или торможением, которые скручивают и изгибают скелет, и его элементы должны выдерживать эти силы и не ломаться прежде всего под влиянием изгибов. Поскольку форма элементов скелета весьма сложна, дополнительные давления на скелет в процессе ускорения и воздействия нагрузки оказываются чрезвычайно сложными (Currey, 1967).

Александр и др. (Alexander et al., 1979 b) вычислили механическое напряжение в костях ног млекопитающих во время движения. Максимальное давление на кости ног обнаружено у скачущего кенгуру, прыгающей собаки, несущихся галопом антилопы и буйвола и бегущего слона. Масса тела у этих животных различается в 350 раз — от 7 до 2500 кг, тем не менее подсчитанные величины оказались поразительно сходными — от 50 до 150 МН/м² (500—1500 кгс/см²) — без какой-либо связи с размерами тела. Эти исследования были расширены Бивенером (Biewener, 1983), который включил животных массой в 0,1 кг — бурундука и земляную белку; давление на дистальные кости конечностей у них составляло от 58 до 86 МН/м².

Отмечая трудности расчета величины напряжений в костях во время движения, мы должны сделать вывод, что заметной разницы в максимальных давлениях на кости у животных, различающихся по весу в 25 000 раз, не наблюдается, т. е. величины максимальных напряжений, возникающих во время наиболее энергичных движений, сравнимы с величиной предельной прочности костей — 170 МН/м² на растяжение и 280 МН/м² на сжатие (Burstein et al., 1972). Это в общем согласуется с обычными случаями растяжения связок и переломов костей у спортсменов при максимальных нагрузках; напряженные тренировки, очевидно, приближают организм человека вплотную к конструктивному пределу прочности и иногда уводят за этот предел.

Интересно, что максимальные величины растяжения, отмеченные Александром, всегда были меньше, чем величины сжатия, примерно на одну треть. Простое ли это совпадение, что прочность кости на растяжение и сжатие (соответственно 170

и 280 МН/м^2) различается примерно на такую же величину, как и максимальные величины растяжения и сжатия, отмеченные Александром?

Насколько легки кости птиц?

Все мы знаем, что кости птиц легче, чем кости млекопитающих, не так ли? Те, кто информирован лучше, возможно, также знают, что многие кости птиц, в особенности кости крыла, полые и заполнены воздухом. Поэтому мы с удивлением обнаруживаем, что общая масса скелета птиц по отношению к массе тела сильно не отличается от относительной массы скелета млекопитающих. Уравнения для массы скелета ($M_{\text{скел}}$, кг) по отношению к массе тела ($M_{\text{т}}$, кг) имеют следующий вид (Prange et al., 1979):

$$\begin{aligned} \text{Птицы} \quad M_{\text{скел}} &= 0,0649 M_{\text{т}}^{1,068 \pm 0,008}, \\ \text{Млекопитающие} \quad M_{\text{скел}} &= 0,0608 M_{\text{т}}^{1,083 \pm 0,021}. \end{aligned}$$

Эти два уравнения¹, в сущности, одинаковы. Из них видно, что у типичных птиц и млекопитающих массой тела 1 кг скелет будет весить соответственно 65 и 61 г. Таким образом, у птицы скелет немного тяжелее, чем у млекопитающего того же размера, хотя разница статистически недостоверна.

Это сходство не исключает возможности того, что некоторые кости у птиц могут быть относительно легче, в первую очередь это длинные кости крыла, которые действительно легче, чем кости передних конечностей млекопитающих. Кости ног у птиц, напротив, относительно тяжелее, чем у млекопитающих. Возможно, это объясняется тем, что у птиц силы толчка во время приземления распределяются на две ноги, а не на четыре.

Данные, на которые ссылаются Прэндж и его соавторы, получены на костях, высушенных на воздухе: все скелеты птиц были из музеев. В более поздней статье Прэндж и его соавторы (Anderson et al., 1979) писали, что все скелеты наземных млекопитающих «были типичными сухими препаратами, характерными для музейных коллекций»; иными словами, они считали, что сравнение этого материала правомерно.

Досс (Dosse, 1937) исследовал различия между свежим и сухим скелетами и обнаружил, что сухая масса скелета птицы составляет в среднем 70,2% ($\pm 5,5$, $N=22$) сырой массы. Значительных изменений в сухой массе костей в зависимости от размеров птиц не обнаружено, и поэтому уравнения, приведенные раньше для сухой массы, можно пересчитать для сырой массы,

¹ Здесь, как и в ряде других случаев, показатель при $M_{\text{т}}$ дается со своей стандартной ошибкой. — *Прим. ред.*

прибавляя примерно 50% сухой массы. Это поднимает коэффициент пропорциональности с 0,65 до примерно 0,1 — величины, приводимой другими авторами и согласующейся с массой свежего скелета.

Легче ли скелет у водных млекопитающих?

У водных млекопитающих их вес поддерживает вода. Киты и тюлени имеют почти нейтральную плавучесть, поэтому возникает вопрос, отражается ли это на их скелете? У этих животных скелет служит опорой, необходимой только для действия мышц, а не для того, чтобы поддерживать вес тела.

Две наиболее замечательные группы водных млекопитающих, тюлени и киты, вместе варьируют по величине тела более чем на четыре порядка. К сожалению, данных о размерах скелета тюленей очень мало, однако без них вполне можно обойтись при ответе на наш вопрос, поскольку тюлени не полностью водные животные и проводят значительную часть времени на суше.

Информация же о китах вполне доступна, поскольку китовый промысел хорошо развит. Большое количество такой информации собрано Смитом и Пейсом (Smith, Pace, 1971). По результатам измерения 170 экземпляров китообразных шести разных видов были составлены следующие уравнения для массы скелета ($M_{\text{скел}}$, т) по отношению к массе тела (M_T , т):

$$M_{\text{скел}} = 0,105 M_T^{1,107}.$$

Показатель степени 1,107 определенно близок к показателю степени 1,08 в уравнении для скелета наземных млекопитающих, а коэффициент пропорциональности 0,105 выше, чем у наземных млекопитающих (0,0608). Однако кости китообразных, несомненно, взвешивали свежими, а уравнение для наземных млекопитающих построено на данных о сухих костях. К тому же масса у китов измерена в тоннах, а у наземных млекопитающих — в килограммах.

Если уравнение для китообразных пересчитать в тех же единицах, как сделано для наземных млекопитающих, т. е. в килограммах и для массы скелета и для массы тела, то коэффициент пропорциональности будет равен 0,050, т. е. скелет китообразного массой тела 1 кг будет весить 50 г. Это бессмысленно, потому что не бывает таких маленьких китообразных. Однако это подтверждает вывод, что уравнения регрессии применимы только в области полученных данных и не годятся для экстраполяции.

При оценке предыдущего уравнения возникает и другая трудность. Оно основано на данных обо всех доступных экземпля-

рах, но если рассматривать только взрослых животных, то получается следующее уравнение:

$$M_{\text{скел}} = 0,137M_T^{1,024}.$$

Коэффициент пропорциональности удивительно высок, но еще более впечатляет разница в показателях степени, теперь он равен 1,024, т. е. существенно не отличается от 1,00. Другими словами, данные о взрослых животных показывают, что величина скелета китообразных изменяется строго пропорционально размерам тела. Это позволяет предположить, что, когда нет необходимости создавать опору тела в гравитационном поле, характеристики скелета меняются пропорционально размерам тела.

К сожалению, практически нет данных о самых мелких китообразных: дельфинах и морских свиньях. Такая информация расширила бы границы величины размеров тела на два порядка и позволила бы сделать более обоснованное заключение о действии гравитации на скелет.

Возможно, нам стоило бы поискать дополнительную информацию. Рыбы тоже позвоночные с внутренним скелетом, и их вес полностью поддерживается водой. Размеры рыб колеблются от миллиграммов до тонн, и на них можно получить очень интересные данные. Однако я нашел только одно исследование скелета рыб (Reinolds, Karlotski, 1977). Сухая масса скелета была определена у 11 рыб (пять видов) массой от 3 до 1200 г. Уравнение регрессии имеет следующий вид (масса выражена в граммах):

$$M_{\text{скел}} = 0,033M_T^{1,03}.$$

Показатель степени в этом уравнении 1,03 существенно не отличается от 1,00 ($SE=0,03$); этим подтверждается, что изменение размеров обусловлено отсутствием влияния гравитации.

Коэффициент для массы скелета рыб, равный 0,033, ниже, чем у млекопитающих. Причина частично заключается в том, что кости вываривали, вымачивали в растворе хлористого аммония и высушивали в сушильном шкафу, в результате чего они потеряли как воду, так и жиры. Если даже это и так, все же представляется вероятным, что скелет рыб по сравнению со скелетом птиц и млекопитающих почти в два раза легче. Однако совершенно другие формы тела и способ локомоции рыб делают ценность такого сравнения весьма сомнительной.

Подводя итог тому, что нам известно на сегодня о водных позвоночных, можно сказать, что у взрослых крупных китов и у мелких костистых рыб размеры скелета, очевидно, меняются пропорционально массе тела. Если бы это подтверждалось по мере получения дополнительных данных, лучше всего это мож-

но было бы объяснить как результат различного действия силы тяжести на наземных и водных животных. Однако в настоящее время этот вопрос следует считать нерешенным.

Прочность костей

Чтобы не анализировать весь скелет, в котором сотни костей выполняют самые разнообразные и сложные функции, рассмотрим только кости конечностей четвероногих млекопитающих. Их можно рассматривать как стержни или рычаги, которые должны выдерживать гравитационные нагрузки, и особенно нагрузки, возникающие при ускорении, торможении и толчках.

Механическое разрушение опоры под нагрузкой может происходить двумя путями. Опора может смяться под давлением веса груза, положенного на нее, или же сломаться в результате продольного изгиба, если ее жесткость недостаточна.

Когда мы говорим о жесткости и изгибе, мы в сущности говорим о механическом свойстве, называемом упругостью. Это свойство заставляет тело восстанавливать свою форму после деформации, вызванной механическим напряжением, т. е. приложением нагрузки. Поэтому разрушение при продольном изгибе — это разрушение при упругой деформации.

Теперь рассмотрим, как должны изменяться размеры опор при увеличении нагрузки (размеров животного). Опоры (кости конечностей) могут изменяться с изменением масштабов в соответствии с *геометрическим подобием*, *статическим подобием* и *упругим подобием*.

Выше мы отметили, что увеличение размеров в соответствии с геометрическим подобием (изометрический рост) не обеспечивает необходимой прочности, так как устойчивость к сжатию возрастает только как квадрат диаметра, а нагрузка — как диаметр в третьей степени. В случае статического подобия площадь поперечного сечения опоры должна расти пропорционально нагрузке (массе тела), а ее диаметр — пропорционально массе тела в степени 0,5, т. е. опорные кости должны увеличиваться как масса тела в степени 1,33. Поскольку масса скелета не подчиняется этому правилу, очевидно, статические силы не являются решающим фактором в масштабных преобразованиях скелета млекопитающих.

Третья возможность — изменения размеров в соответствии с требованием упругого подобия — оказывается чрезвычайно интересной. Эта теория, рассматривающая высокие тонкие цилиндрические опоры, была развита Мак-Магоном (McMahon, 1973). Если опора достаточно тонка, она может сломаться при продольном изгибе, т. е. небольшое боковое смещение увеличивает момент силы, давящей в сторону, а это сгибает опору еще

больше, увеличивая еще больше момент силы и заставляя опору ломаться. Определяющими характеристиками (помимо модуля упругости материала) будут в этом случае длина и диаметр опоры.

Мак-Магон анализировал промеры разных деревьев, рассматривая их как высокие, суживающиеся к верху опоры. Измеряя высоту деревьев и их собственные частоты колебаний, он обнаружил, что деревья различных видов сохраняют по мере роста те же характеристики, соответствующие требованиям упругого подобия (McMahon, 1975a; McMahon, Kronauer, 1976).

Применяя эти рассуждения к животным, у которых масса тела обычно изменяется как третья степень линейных размеров, Мак-Магон показал, что диаметр (d) любой опорной кости должен быть пропорционален массе тела (M_T) в степени $3/8$, а длина (l) — массе тела в степени $1/4$:

$$l \sim M_T^{1/4} \quad \text{и} \quad d \sim M_T^{3/8}.$$

Затем Мак-Магон исследовал кости конечностей у взрослых копытных, весьма разнообразных по размерам (McMahon, 1975b). Он измерил длину и диаметр больших костей конечностей у 118 музейных скелетов. Длина костей различалась в 7 раз, т. е., если исходить из геометрического подобия, то масса тела должна была бы различаться в 7^3 , или в 343 раза, а если руководствоваться критерием упругого подобия, то масса тела должна была бы различаться в 7^4 , т. е. почти в 2400 раз. Как это обычно для музейных экспонатов, вес тела животных не был указан, однако пропорции костей полностью согласовывались с гипотезой Мак-Магона. Его модель предсказывает, что длина кости l должна изменяться как ее диаметр в степени 0,67. Измеренные кости хорошо описывались этой моделью, так как показатель степени был близок к 0,67 для передних конечностей и немного меньше для задних.

Исследование Мак-Магона охватывало очень однородную группу млекопитающих — копытных. Сходная работа Александера и др. (Alexander et al., 1979a) охватывает весь ряд наземных млекопитающих от землеройки (2,9 г) до слона (2500 кг). Александер пользовался свежим материалом, но это не имеет значения, поскольку он брал линейные размеры костей. Если теория Мак-Магона об упругом подобии верна, то длина костей конечностей должна быть равна массе тела в степени 0,25. Александер обнаружил, что длина костей конечностей у 37 видов млекопитающих пропорциональна массе тела в степени 0,35, а их диаметр — массе тела в степени 0,36 и лишь в семействе Bovidae (поло рога) показатель степени для длины костей был ближе к значению 0,25, предсказанному теорией упругого подобия Мак-Магона. Таким образом, теория Мак-Магона

подтверждается измерениями на тех группах животных, которые он изучал, но его теория не подтверждается данными, полученными на других животных — млекопитающих всевозможных размеров.

Обобщенные результаты исследований Александера (Alexander, 1979a) приведены в табл. 5.1. Поскольку объем кости пропорционален произведению длины кости на ее диаметр в квадрате, очевидно, что объем кости будет пропорционален массе тела в степени 1,07:

$$\text{Объем} \sim l \cdot d^2 = M_T^{0,35} \cdot M_T^{0,36 \cdot 2} = M_T^{1,07}.$$

Показатель степени 1,07 для объема костей идентичен показателю степени в уравнении массы скелета млекопитающих, что обсуждалось выше, и это позволяет предположить, что изменения костей конечностей и остального скелета должны подчиняться одинаковым принципам.

Таблица 5.1. Длина (l) и диаметр (d) костей конечностей млекопитающих связаны с массой (M_T) уравнениями $l = aM_T^b$ и $d = a'M_T^b$ (Alexander et al., 1979a.)

	Средние значения показателя b для:			Средние значения показателя b для:	
	длины	диаметра		длины	диаметра
Насекомоядные	0,38 ¹⁾	0,39	Хищные	0,36	0,40
Приматы	0,34	0,39	Полорогие	0,26	0,36
Грызуны	0,33	0,40	Млекопитающие в целом	0,35	0,36

¹⁾ Значения показателя степени основаны на измерениях всех костей (бедренная, большая берцовая, плюсневая, плечевая, локтевая, пястная) для каждой группы.

Остается без ответа один интересный вопрос, почему же у полорогих (Bovidae) пропорции скелета изменяются в соответствии с теорией упругого подобия, тогда как у млекопитающих в целом — нет. Возможно, это объясняется тем, что представители сем. Bovidae стоят всегда на совершенно прямых ногах, причем в особенности передние ноги столбообразны. Все копытные, от самых мелких до самых крупных, вполне подобны друг другу, и их ноги по форме очень напоминают колонны, что и послужило основанием для теории Мак-Магона. Животные других групп — насекомоядные, приматы, грызуны, хищные и др. — очень редко стоят на прямых вертикальных ногах. Возможно, этим и объясняется разница в характеристиках скелетов. Теория упругого подобия очень хорошо описывает скелеты копытных, но не млекопитающих в целом.

Наружный скелет: не так все просто

У животных с наружным скелетом (ракообразных, насекомых и других членистоногих) диапазон размеров тела огромен. Самые мелкие насекомые весят меньше 25 мкг, а масса самых крупных превышает эту величину в миллион раз. Однако насекомые никогда не бывают такими огромными, как некоторые водные ракообразные. Напомним, что размах ног японского краба-паука достигает 4 м. Очевидно, ни одно сухопутное членистоногое животное не достигает и близко таких размеров, хотя некоторые сухопутные крабы бывают очень большими.

Наружный скелет членистоногих выполняет несколько функций. Он образует внешнюю форму животного, а на суше (в отличие от воды) членистоногим это особенно важно. К тому же наружный скелет, как и внутренний, дает опору мышцам. И наконец, наружный скелет — хорошая защита от внешних воздействий и от хищников. Таким образом, наружный скелет должен быть устойчив не только к силам, возникающим при изгибе и скручивании, но также и к ударам и воздействиям хищников. Это чрезвычайно осложняет анализ его механических свойств.

Относительные достоинства внутреннего и наружного скелетов обсуждаются в работе Карри (Curry, 1967). Анализ, проведенный на основе фундаментальных принципов механики, позволяет предположить, что наружный скелет превосходит внутренний скелет по устойчивости на изгиб и скручивание. Однако, когда речь идет о воздействии внешних сил, ситуация меняется, здесь наружный скелет неудобен, в особенности для больших и подвижных животных, таких, как позвоночные.

Кинетическая энергия, которая поглощается во время удара, пропорциональна квадрату скорости ($E = \frac{1}{2} MU^2$), поэтому скорость удара в данном случае особенно важна. Внутренний скелет страдает во время удара гораздо меньше, поскольку мягкие ткани могут поглотить большое количество энергии без серьезных повреждений, тогда как жесткий негнувшийся наружный скелет не защищен и воспринимает всю кинетическую энергию удара. У быстродвигающихся крупных животных удары по твердому наружному скелету в большинстве случаев проламывают его в месте удара.

Пауки составляют довольно однообразную группу членистоногих с одинаковой геометрической формой. Наружный скелет исследован у самых разных по размерам пауков от 25 до 1200 мг (Anderson et al., 1979). Уравнение для массы опорной ткани (наружного скелета) следующее [масса скелета ($M_{\text{скел}}$) и масса тела (M_T) выражены в граммах]:

$$M_{\text{скел}} = 0,078 M_T^{1,135}.$$

Два комментария помогут разъяснить значение этого уравнения. Во-первых, у паука массой 1 г почти 8% массы тела приходится на скелет, т. е. соотношение такое же, как у млекопитающего средних размеров. Во-вторых, доля скелета возрастает с увеличением размеров тела (и фактически быстрее, чем у млекопитающих). Показатель степени у пауков 1,135 — немного выше, чем в уравнении для скелета млекопитающих (1,08), но разница несущественна.

Эта непрочная яичная скорлупа

Как же обстоит дело с «наружным скелетом» организма, который никогда не двигается сам по себе, — «скелетом» яйца птиц? Правильная форма, одинаковая толщина и постоянный состав значительно упрощают анализ скорлупы яйца. Яичная скорлупа состоит в основном из карбоната кальция, и плотность ее очень близка к 2,0 г/см³. (Плотность скорлупы незначительно, но достоверно возрастает с увеличением размеров яйца от 1,95 для яйца массой 1 г до 2,14 для яйца массой 1 кг, но мы можем не принимать эту разницу во внимание.)

Паганелли и др. (Paganelli et al., 1974) собрали данные о яйцах 368 видов птиц; полученное ими уравнение для массы скорлупы ($M_{\text{скорл}}$, г) имеет следующий вид:

$$M_{\text{скорл}} = 0,0482 M_{\text{яйца}}^{1,132}.$$

Это уравнение показывает, что у самого маленького яйца, скажем яйца колибри, которое весит около 0,3 г, скорлупа должна составлять в среднем 4% массы свежего яйца. А яйцо самой крупной из живущих на Земле птиц — страуса — весит 1 кг, и скорлупа у него должна весить 120 г, т. е. составлять 12% массы яйца. По сравнению с яйцом колибри это трехкратное увеличение относительной массы скорлупы.

Площадь поверхности яйца птицы зависит от квадрата радиуса или объема в степени 0,67, поэтому в целом увеличение массы скорлупы происходит благодаря ее утолщению.

Скорлупа, как это было описано выше, обеспечивает не только защиту, через нее происходит также газообмен (кислород поступает внутрь яйца, а двуокись углерода выделяется наружу).

Газообмен происходит через поры, но толщина скорлупы не ограничивает диффузию газов, поскольку увеличение длины поры компенсируется изменениями в ее диаметре. Поэтому мы можем считать, что толщина скорлупы целиком определяется механическими свойствами яйца и его устойчивостью к внешним воздействиям — силе тяжести и толчкам. Птенцу, однако,

надо проламывать скорлупу в конце инкубации, и это условие ограничивает увеличение толщины скорлупы.

Какие же внешние силы могут раздавить яйцо? Прежде всего это вес насиживающей птицы и, кроме этого, толчки наседки, переворачивающей яйца в гнезде. Воздействие этих сил скорлупа должна выдерживать. Вероятно, толчки наседки — это более важный фактор, поскольку действие этих сил концентрируется в точках контакта с другими яйцами, тогда как вес насиживающей птицы распределяется на большую площадь яйца.

Удивляет сходство показателей степени для изменения массы скорлупы яйца в зависимости от изменения массы яйца (1,132) и для изменения массы наружного скелета у пауков в зависимости от массы тела (1,135). Это означает, что толщина скорлупы яиц связана с их объемом таким же показателем степени, какой связывает толщину наружного скелета пауков с массой их тела (предполагаем, что большие и маленькие экземпляры внутри каждой группы геометрически подобны). Простое ли это совпадение или указание на фундаментальное сходство требований механики? Ответить на этот вопрос невозможно до тех пор, пока не будет лучше изучена очень сложная система скелета членистоногих.

Оценка относительной прочности яиц разных размеров многое дает. Вес, необходимый для того, чтобы скорлупа начала разрушаться, измеряли, помещая яйцо вертикально между двумя полированными металлическими пластинками и прикладывая к ним увеличивающуюся силу (Ag et al., 1979). Сила разрушения (F в Г) как функция размеров яйца (в граммах массы) выражается следующим уравнением:

$$F = 50,86 M_{\text{яйца}}^{0,915}.$$

Отсюда видно, что прочность яичной скорлупы возрастает с увеличением размеров яйца, но не строго пропорционально, поскольку показатель степени меньше 1. Поэтому вполне можно сказать, что крупные яйца менее прочны, чем мелкие. Теперь примем во внимание, что площадь поперечного сечения скорлупы яйца — это функция квадрата толщины скорлупы, а толщина варьирует как масса яйца в степени 0,46. Следовательно, изменение площади поперечного сечения скорлупы яйца определяется показателем 0,92. Этот же показатель определяет пороговую нагрузку, а пороговая нагрузка — это величина, прямо пропорциональная квадрату толщины скорлупы, как и можно было ожидать исходя из механического анализа проблемы (Ag et al., 1979).

Вес насиживающей птицы, хотя он непосредственно и не разрушает яйцо, очень важен из-за сил, возникающих в точках

контакта с соседними яйцами, когда их передвигают в гнезде. Поскольку вес птиц увеличивается несоразмерно увеличению веса откладываемых ими яиц, яйца крупных птиц прижимаются друг к другу с непропорционально большой силой. Однако раздавленное нормальное яйцо в гнезде — редкость, так что вес насиживающих птиц, по-видимому, не имеет никакого значения. Толщина скорлупы ограничивается, по-видимому, только возможностями птенца, который должен разрушить ее при вылуплении из яйца, а не какими-либо внешними силами, действующими во время инкубации.

В этой главе мы коснулись соотношения размеров структур. В следующих главах мы рассмотрим масштабные преобразования функций, начиная с зависимости между интенсивностью метаболизма и размерами тела.

6. Интенсивность метаболизма и размеры тела

В предыдущих главах мы обсуждали влияние размеров на изменения различных структур, в этой и следующих главах мы будем иметь дело преимущественно с функциями. Прежде всего рассмотрим интенсивность метаболизма животных. Энергия необходима для существования и для нормального функционирования живого организма: для передвижения, питания, для того чтобы спастись от врагов и т. д. Всю энергию, необходимую для этого, животное получает в виде химической энергии, заключенной в пище. Общее потребление энергии, или энергетический обмен, часто называют интенсивностью метаболизма. По причинам, которые мы здесь обсуждать не будем, вполне удобно с достаточной точностью измерять интенсивность энергетического метаболизма как скорость потребления кислорода.

Измерить потребление кислорода технически несложно, и эту величину так часто используют для определения интенсивности метаболизма, что оба термина обычно считают взаимозаменяемыми. Это неверно: например, у анаэробного организма, который существует за счет неокислительных метаболических процессов, потребление кислорода равно нулю, но это не значит, что интенсивность метаболизма у него также равна нулю. Однако мы будем иметь дело в основном с окислительным метаболизмом, а он почти всегда оценивается по потреблению кислорода.

У животного, не проявляющего признаков внешней активности, метаболизм, или потребление кислорода, продолжается; этот метаболизм можно назвать метаболизмом покоя или поддерживающим метаболизмом¹. Устойчивая взаимосвязь между интенсивностью метаболизма покоя, или потреблением кисло-

¹ Используемый обычно термин «основной» (базальный) метаболизм выбран неудачно, поскольку он подразумевает, что существует определенный уровень, ниже которого интенсивность метаболизма упасть не может. Совершенно очевидно, что это неверно; например, интенсивность метаболизма спящего человека ниже уровня, принимаемого для интенсивности основного метаболизма. Если же мы обратимся к холоднокровным животным, то увидим, что интенсивность метаболизма у них зависит от температуры и такого числа других внешних факторов, что использование термина «основной» бессмысленно. В результате этот термин употребляется все реже и реже (за исключением медицинских исследований), и мы не будем его использовать.

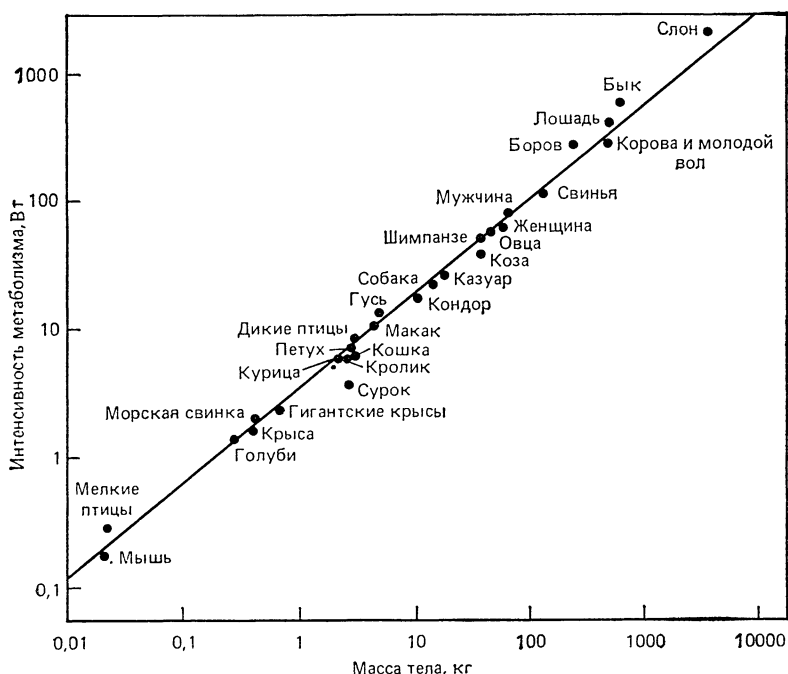


Рис. 6.1. График зависимости интенсивности метаболизма от массы тела у млекопитающих и птиц, построенный в логарифмическом масштабе, представляет собой прямую линию. (Из Benedict, 1938.)

рода, и размерами тела животных хорошо известна биологам. Весьма примечательно, что если строить график зависимости метаболизма птиц и млекопитающих от их массы в логарифмическом масштабе, то точки ложатся на прямую линию (рис. 6.1), известную под названием «кривой от мыши до слона». Причины такой очевидной закономерности широко обсуждались, и по этому поводу было высказано множество различных предположений.

В данной главе будут рассматриваться преимущественно зависимости между интенсивностью метаболизма и размерами тела в разных группах животных. В последующих главах мы рассмотрим добавочные требования к системе энергообеспечения, возникающие при различных процессах жизнедеятельности и локомоции.

Интенсивность метаболизма у млекопитающих

Млекопитающие изучены физиологами лучше, чем любые другие группы животных, и об интенсивности метаболизма у них накоплено чрезвычайно большое количество информации. Эту

информацию собирали более столетия, и почти половину этого времени исследователи посвятили тому, чтобы привести результаты наблюдений в соответствие с моделью, которую можно описать как «правило поверхности». Подробнее мы обсудим это позже.

А сейчас мы вернемся к 1932 г., когда выдающийся физиолог Макс Клейбер написал знаменитую теперь статью: «Размеры тела и метаболизм» (Kleiber, 1932). Она появилась в мало известном сельскохозяйственном журнале «Hilgardia», который издавала Калифорнийская сельскохозяйственная экспериментальная станция в Дэвисе. Позднее она преобразовалась в Калифорнийский университет в Дэвисе. Клейбер выводил интенсивность метаболизма для животных разных размеров — от крыс до волов; масса этих животных варьировала от 0,15 до 679 кг, что составляет разницу в 4000 раз. Выразив интенсивность метаболизма ($P_{\text{мет}}$, ккал/сут)¹ как функцию массы тела (M_T , кг) в аллометрическом уравнении, Клейбер пришел к выводу, что полученные данные лучше всего описываются таким уравнением¹:

$$P_{\text{мет}} = 73,3 M_T^{0,74}. \quad (1)$$

Ему соответствует построенная в логарифмическом масштабе прямая линия регрессии с наклоном 0,74. Если бы интенсивность метаболизма была прямой функцией площади поверхности тела, то наклон и ожидаемый показатель степени в уравнении был бы равен 0,67. Вклад Клейбера в физиологию метаболизма сыграл значительную роль, поскольку была заложена основа для постоянного использования аллометрических уравнений при описании экспериментальных данных по энергетическому обмену.

Последующие исследования с использованием большего числа животных разных размеров подтвердили вывод Клейбера относительно уравнения линии регрессии. Через два года после публикации Клейбера Броди и его сотрудники (Brody et al., 1934) изучили дополнительно множество видов животных раз-

¹ Символ P в данном случае обозначает мощность. Мощность (размерность ML^2T^{-3}) определяется как работа или энергия (размерность ML^2T^{-2}) за единицу времени. Поэтому потребление кислорода, если считать его эквивалентным энергетическому метаболизму за единицу времени, определяется здесь как метаболическая мощность ($P_{\text{мет}}$).

Раньше исследователи часто преобразовывали количество потребленного кислорода в количество произведенной теплоты, приравнивая 1 л кислорода 4,8 ккал. Впоследствии стало более привычным выражать интенсивность метаболизма в ваттах (Вт или Дж/с), считая, что при потреблении 1 л кислорода выделяется 20,1 кДж. На следующих нескольких страницах в силу исторических причин мы будем придерживаться традиционных обозначений — калория в единицу времени.

ных размеров и в 1934 г. опубликовали свою хорошо известную кривую «от мыши до слона». Наклон полученной этими авторами линии регрессии (0,734) почти не отличался от наклона, вычисленного Клейбером. Таким образом, Броди с сотрудниками подтвердили, что интенсивность метаболизма млекопитающих не пропорциональна площади поверхности тела. Четыре года спустя Бенедикт (Benedict, 1938) опубликовал сходный график, опять показавший, что значения, полученные для интенсивности метаболизма при изменении размеров птиц и млекопитающих ложатся удивительно близко к прямой линии регрессии.

Клейбер неоднократно перепроверял это и в своей книге «Огонь жизни» (Kleiber, 1961) обсудил значение (или отсутствие такового), которое может иметь небольшая численная разница в показателях степени, приводимых разными исследователями. Прежде всего Клейбер предположил, что будет легче оперировать уравнением с теми же единицами, что и в уравнении (1), но с показателем степени, округленным до 0,75, т. е.

$$P_{\text{мет}} = 70M_T^{0,75}. \quad (2)$$

Клейбер выбрал показатель степени 0,75, поскольку численная разница с 0,73 в данном случае незначительна, а расчеты облегчаются, когда используется округленное число¹. Это вполне приемлемо, потому что второй знак после запятой в показателе степени статистически недостоверен. Следует также вспомнить, что данные, использованные при составлении этого уравнения, получены разными исследователями, с помощью разных методов и зачастую при разных обстоятельствах. Так, например, обычно предполагается, что «истинную» величину метаболизма покоя определяют на голодных животных; у крыс это может быть через 12 ч после последнего кормления, а у жвачных, таких, как корова, вероятно, через 4 или 5 сут. Поскольку голодание вызывает снижение интенсивности метаболизма, следовало бы точнее определить понятие «голодный» и «голодающий», однако мы не в состоянии это сделать. Именно по этой причине Броди не изучал голодных слонов, а «прикидывал» значения интенсивности метаболизма для них перед тем, как составлять уравнение регрессии (см. гл. 3). Это допущение оказало непропорционально большое влияние на линию регрессии из-за того, что размеры тела слона представляют собой

¹ Клейбер считал, что расчеты упрощаются, если логарифм массы тела M_T умножить на 0,75. При помощи логарифмической линейки или таблицы логарифмов это очень легко было сделать, найдя логарифм M_T и вычтя из него ровно четверть. Эту операцию можно проделывать в уме, тогда как умножение на 0,74 или 0,73 более трудоемкий процесс. С появлением недорогих карманных калькуляторов этим удобством можно пренебречь.

границу диапазона размеров наземных животных. Без этих 30% — допущения Броди — рассчитанный им наклон линии регрессии (0,734) был бы ближе к полученному Клейбером (0,75).

Нам незачем подробно рассматривать огромное количество опубликованных данных о метаболизме млекопитающих, поскольку мы не сможем получить более «достоверный» показатель наклона. Эти материалы были получены и обработаны выдающимися исследователями; два наиболее исчерпывающих обзора опубликованы Хеммингсенем (Hemmingsen, 1950, 1960).

Можем ли мы рассчитывать, что найдем достоверные различия между показателями 0,75 и 0,734 по мере накопления данных? Клейбер установил, что при учете коэффициента вариации данных, использованных для определения линии регрессии, разница между этими двумя показателями недостоверна в группе млекопитающих от крошечной 10-граммовой мыши до огромного 16-тонного слона. Другими словами, имеющаяся информация не позволяет нам установить численную разницу между наклоном 0,73 и 0,75, как бы мы этого ни желали. Вместе с тем этот показатель достоверно отличается от 0,67 (показателя, который был бы при интенсивности метаболизма, пропорциональной площади поверхности тела). Чтобы определить статистическую достоверность разницы между показателями 0,75 и 0,67, необходимо лишь 10-кратное различие в размерах тела (Kleiber, 1961, с. 212).

Действительно ли «истинный» наклон составляет 0,75?

Общепринято, что наклон линии регрессии метаболизма у млекопитающих равен 0,75 или весьма близок к этому и, конечно же, не 0,67 (как полагалось бы, согласно «правилу поверхности»). Насколько это верно? В этой связи следует обсудить две сравнительно недавние публикации.

Хойзнер (Heusner, 1982) предположил, что показатель 0,75 в уравнении Клейбера — это статистический артефакт. Объяснил он это просто. На рис. 6.2 показан использованный принцип. Хойзнер предположил, что показатель степени для массы животного любого вида равен 0,67 и что коэффициент пропорциональности a изменяется в зависимости от размеров животного. Он проверил данные для семи видов млекопитающих разной массы от 16-граммовой мыши до 922-килограммового быка. Для каждого вида было рассчитано уравнение с показателем степени массы, равным 0,67; при этом коэффициент пропорциональности увеличился в три раза при изменении размеров животного, от 1,91 для белоногого хомячка *Peromyscus* до 6,06 для быка (единицы — ватты и килограммы).

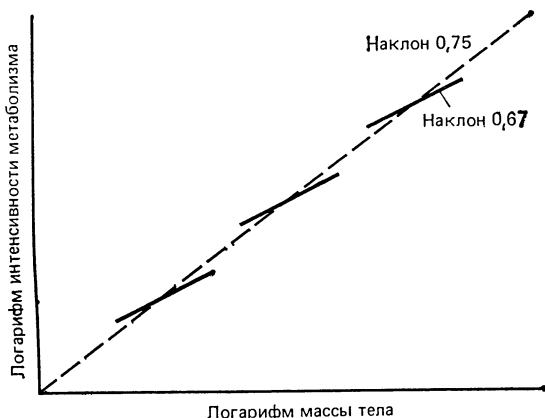


Рис. 6.2. Полагают (Heusner, 1982), что общую линию регрессии с наклоном 0,75 (штриховая линия) можно получить как «статистический артефакт» по данным, которые для каждого отдельного вида ложатся на линию регрессии с наклоном 0,67 (сплошные линии).

Такая статистическая обработка дает устойчивый показатель степени 0,67, если рассматривать один вид. Однако при сравнении разных видов млекопитающих во всем диапазоне размеров коэффициент пропорциональности меняется. По-видимому, это просто отделение части показателя 0,75 и перенесение ее в коэффициент a , т. е. другой способ считаться с тем фактом, что млекопитающие в общем геометрически не подобны и не подпадают под правило поверхности.

Статистические проблемы, поднятые Хойзнером, подробно обсуждались Фелдманом и Мак-Магоном (Feldman, McMahon, 1983) в статье, озаглавленной «The $3/4$ Mass Exponent for Energy Metabolism is not a Statistical Artifact». По их мнению, Хойзнер обнаружил, что показатель степени $2/3$ лучше описывает внутривидовое разнообразие в серии экспериментальных данных, полученных из литературных источников, и поэтому отказался от величины $3/4$. Используя те же самые данные, Фелдман и Мак-Магон провели заново статистический анализ в математически эквивалентной форме и показали, что $3/4$ насколько не хуже может служить точным числовым выражением показателя степени для массы животных при изучении межвидовой изменчивости. В этом случае уравнение с постоянным коэффициентом пропорциональности a и показателем степени 0,75 позволяет статистически достаточно строго описывать имеющиеся данные об интенсивности метаболизма у млекопитающих.

Еще один анализ обоснованности показателя степени массы тела принадлежит Бартельсу (Bartels, 1982). Он заметил, что

у самых мелких млекопитающих, в особенности землероек, значения интенсивности метаболизма на графике ложатся значительно выше обычной линии регрессии для млекопитающих. На основе этого он предположил, что интенсивности метаболизма, так же как и связанного с ним газообмена, у мелких млекопитающих выше, чем это следует из общепринятой линии регрессии. Рассматривая млекопитающих массой от 2,4 до 100 г, он установил, что наклон внутри этой группы равен 0,23. При расширении границ размеров тела от 2,4 до 260 г наклон был 0,42, и только при включении млекопитающих от 260 г до 3800 кг наклон становился равным 0,76.

Такой подход ставит проблемы, которые в настоящее время трудно решить. Нет никакого сомнения, что у землероек, как правило, интенсивность метаболизма очень высока (они очень активны и почти постоянно двигаются) и, возможно, не соответствует обычному типу млекопитающего. Если достаточное число точек для землероек изолировано на графике, то эта группа неизбежно должна отклоняться от общей для всех млекопитающих линии регрессии. К тому же, если регрессия рассчитывается на основе всех имеющихся данных, значительное число таких отклонений на границе размерного диапазона окажет несомненное влияние на весь наклон прямой. Тем не менее землеройки действительно не похожи на обычное млекопитающее.

К сожалению, мы до сих пор по-настоящему не понимаем принципы, определяющие наклон линии регрессии, которую мы получили для млекопитающих всех известных нам размеров. Мы можем выделить некоторых животных (в данном случае землероек), которые, очевидно, отклоняются от обычного для млекопитающих облика, и проверить, каким же в этом случае оказывается вторичный сигнал. Интересно обсудить связанные с этим приспособления, развивающиеся в кровеносной системе, сердце и в других органах, обеспечивающих такое снабжение организма кислородом, которое требуется при столь интенсивном энергетическом обмене. Однако это дает слабое понимание общего для млекопитающих типа, которому, судя по полученным данным, соответствует наклон с коэффициентом 0,75.

Удельная интенсивность метаболизма

До сих пор мы рассматривали метаболизм животного в целом. Однако для многих целей удобно сравнивать животных разной величины по метаболизму, пересчитанному на единицу их массы.

Если один и тот же термин — интенсивность метаболизма или потребление кислорода — использовать и для животного в

целом, и в пересчете на единицу массы, то могут возникнуть серьезные недоразумения. Если четко определить единицы, эту проблему можно решить, но не всегда. Чтобы избежать путаницы, мы будем использовать слово «удельный» в тех случаях, когда речь идет о пересчете «на единицу массы», и, таким образом, интенсивность метаболизма на единицу массы будет обозначаться как «удельная интенсивность метаболизма». Это соответствует понятию слова «удельный» перед названием физической величины и означает «деленный на массу» (Royal Society, Symbols Committee, 1975, с. 10). Я буду использовать слово «удельный» именно в этом смысле и буду отмечать его звездочкой, как это делал Вейс-Фог (Weis-Fogh, 1977). Таким образом, удельная метаболическая мощность будет обозначаться $P^*_{\text{мет}}$.

Удельную интенсивность метаболизма ($\text{ккал} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{кг}^{-1}$) можно получить из уравнения (2) делением на массу тела (M_T , кг), таким образом:

$$P^*_{\text{мет}} = \frac{P_{\text{мет}}}{M_T} = \frac{70M_T^{0,75}}{M_T} = 70M_T^{-0,25}. \quad (3)$$

Из уравнения видно, что удельная интенсивность метаболизма — интенсивность метаболизма на 1 кг массы — уменьшается с увеличением массы тела (отрицательный показатель степени), и если в логарифмическом масштабе построить график зависимости удельной интенсивности метаболизма от массы тела животных, линия регрессии будет иметь отрицательный наклон — 0,25 (рис. 6.3).

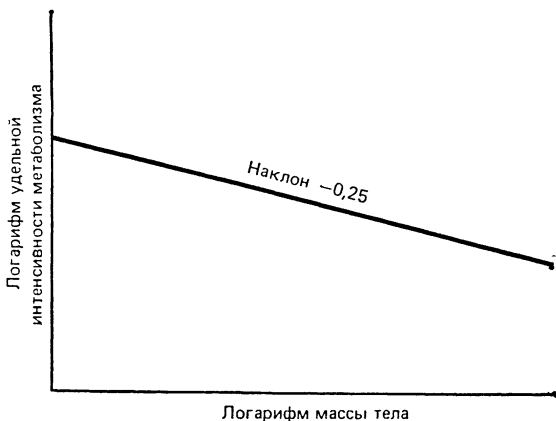


Рис. 6.3. Удельная интенсивность метаболизма ($P^*_{\text{мет}}$, или интенсивность метаболизма на единицу массы тела M_T) уменьшается с увеличением размеров тела, при этом наклон линии регрессии равен —0,25.

Иными словами, это уравнение свидетельствует о том, что обмен веществ на единицу массы выше у мелких, чем у крупных млекопитающих. Например, ожидаемая удельная интенсивность метаболизма у 30-граммовой мыши, рассчитанная из этого уравнения, равна $168,2 \text{ ккал} \cdot \text{кг}^{-1} (24 \text{ ч})^{-1}$, а у 300-кг коровы — $16,82 \text{ ккал} \cdot \text{кг}^{-1} (24 \text{ ч})^{-1}$, т. е. при увеличении размеров тела в 10 000 раз удельная интенсивность метаболизма уменьшится в 10 раз ($10\,000^{-0,25} = 0,1$).

Конечно, не следует надеяться, что линия регрессии (или уравнение) точно предскажет удельную интенсивность метаболизма у конкретного животного с данной массой тела. Это уравнение может только показать ожидаемое среднее значение для «типичного» млекопитающего данного размера, а реальные животные всегда будут в большей или меньшей степени отклоняться от этой идеальной нормы. В том случае, когда отклонение особенно велико, оно, вероятно, заслуживает большего внимания. Если исключены методические ошибки и фальсификации, то такой случай может дать интересную информацию. Например: у тюленей и китов интенсивность метаболизма оказалась в два раза выше ожидаемой для животных с такими размерами тела. Это отклонение от нормального уровня метаболизма у млекопитающих, возможно, связано с особыми проблемами терморегуляции и поддержания высокой температуры тела в холодной воде (Andersen, 1969). Другой пример: обнаружено, что у многих пустынных млекопитающих — от верблюдов до мелких грызунов — уровень метаболизма значительно ниже ожидаемого для соответствующих размеров тела. В этом случае объяснение не такое простое, возможно, оно связано с тем обстоятельством, что пищу в пустыне часто найти труднее, чем в других местообитаниях (Yousef, Johnson, 1975).

Эти примеры показывают способ использования общего уравнения для интенсивности метаболизма млекопитающих: оно дает стандарт, с которым можно сравнивать любое конкретное наблюдение — будь то тюлень, верблюд или пустынная крыса. Упомянутые выше отклонения, по-видимому, не являются случайными отклонениями или шумом, — это, очевидно, вторичные сигналы, которые имеют определенное содержание.

Сумчатые млекопитающие

Обычно считают, что сумчатые представляют более «примитивный» эволюционный уровень, чем плацентарные млекопитающие. Однако было бы ошибкой полагать, что функциональные характеристики сумчатых примитивны в том смысле, что эти животные более просты и ниже организованы. На самом деле сумчатые после обособленной эволюции в течение 100 млн. лет

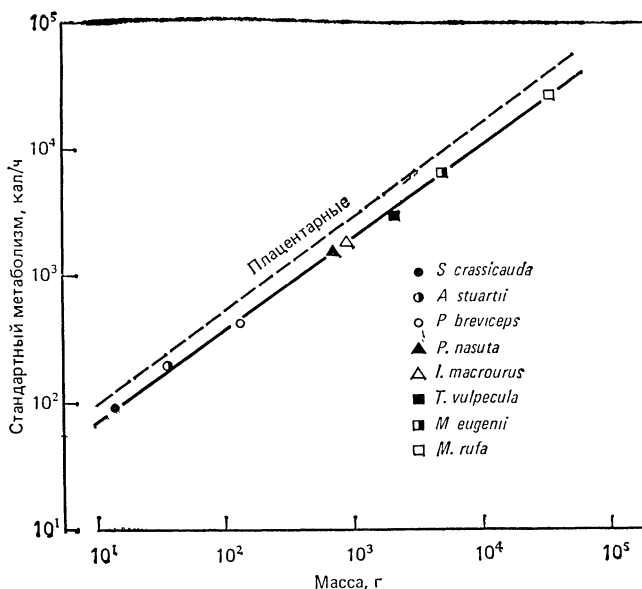


Рис. 6.4. Взаимосвязь метаболизма покоя с размерами тела у сумчатых. График для плацентарных млекопитающих построен по данным Kleiber, 1961. (Из Dawson и Hulbert, 1970.)

находятся на функциональном уровне, сходном с уровнем плацентарных млекопитающих, и обладают множеством черт, удивительно сходных с ними.

Мнение о «примитивном» уровне сумчатых сложилось под влиянием того факта, что обычная температура тела у этой группы немного ниже, чем у «высокоорганизованных» настоящих млекопитающих. В многократно цитированной работе Мартина (Martin, 1903) более низкая температура тела сумчатых объяснялась тем, что они более «холоднокровны», чем настоящие млекопитающие. В одной из своих ранних работ (Schmidt-Nielsen, 1964) я уже отмечал, что сумчатые никоим образом не «примитивны» в смысле терморегуляции. К этому мы впоследствии вернемся, а сейчас рассмотрим энергетический обмен у австралийских сумчатых.

Недавно в двух исследованиях был сделан обзор метаболизма широкого набора австралийских сумчатых (MacMillen, Nelson, 1969; Dawson, Hulbert, 1970). В первой работе рассмотрены 12 видов семейства Dasyuridae размерами от 7,2 г у сумчатой мыши до 5 кг у тасманийского дьявола. Обнаружено, что потребление кислорода у них ($\dot{V}_{O_2}$) можно описать уравнением: $\dot{V}_{O_2} = 2,45 M_T^{0,739}$ ($\dot{V}_{O_2}$ в мл $O_2 \cdot ч^{-1}$ и масса тела M_T в грам-

мах). Пересчитанное в единицах, которыми мы пользовались раньше (теплопродукция в килокалориях на 24 ч и масса тела в килограммах), это уравнение будет выглядеть следующим образом:

$$P_{\text{мет}} = 46,52 M_{\text{т}}^{0,739}.$$

В другой работе (Dawson, Hulbert, 1970), включившей и крупных кенгуру, были изучены животные массой от 9 г до 54 кг, и хотя число видов было ограничено восьмью, разница в размерах оказалась 6000-кратной. Уравнение регрессии для интенсивности метаболизма ($P_{\text{мет}}$, ккал·сут⁻¹) по отношению к массе тела ($M_{\text{т}}$, кг) было похоже на предыдущее: $P_{\text{мет}} = 48,6 M_{\text{т}}^{0,737}$ (рис. 6.4).

Наклон прямой, как и коэффициенты пропорциональности, в сущности, одинаков в этих двух уравнениях. Следовательно, в обеих работах показано, что зависимость интенсивности метаболизма от размеров тела у сумчатых точно такая же, как и у плацентарных (наклон фактически идентичен), однако уровень метаболизма у сумчатых (о чем свидетельствует коэффициент пропорциональности) на 30% ниже, чем у настоящих плацентарных млекопитающих. К этой разнице мы вернемся позже, при обсуждении температуры тела млекопитающих.

Птицы

Огромное количество опубликованных данных по энергетическому обмену у птиц было собрано и обработано Лазиевски и Доусоном (Lasiewski, Dawson, 1967). По причинам, которые можно было бы оспаривать, но с которыми я полностью согласен, они разделили птиц на две группы: в одну вошли только воробьиные (воробьи, зяблики, скворцы, вороны и т. д.), а в другую — все остальные птицы. Затем они рассчитали линию регрессии метаболизма для каждой из этих двух групп по отдельности. Эти уравнения ($P_{\text{мет}}$, ккал·сут⁻¹, и $M_{\text{т}}$, кг) выглядели так: для неворобьиных птиц $P_{\text{мет}} = 78,3 M_{\text{т}}^{0,723}$ и для воробьиных птиц $P_{\text{мет}} = 129 M_{\text{т}}^{0,724}$.

Обсудим сначала причины, по которым птиц разделили на воробьиных и неворобьиных. Размеры первых варьируют от 6 г у зяблика до почти 1 кг у ворона, размеры вторых различаются в пределах от 3 г у колибри до 100 кг у страуса. Поэтому общая разница в размерах у неворобьиных птиц в 100 раз больше, чем у воробьиных. Допустим, что деление обоснованно и что у воробьиных интенсивность метаболизма действительно выше, чем у неворобьиных. Все воробьиные (на рис. 6.5) сосредоточены в нижней части графика. Если мы объединим их со всеми другими птицами, то большое число более вы-

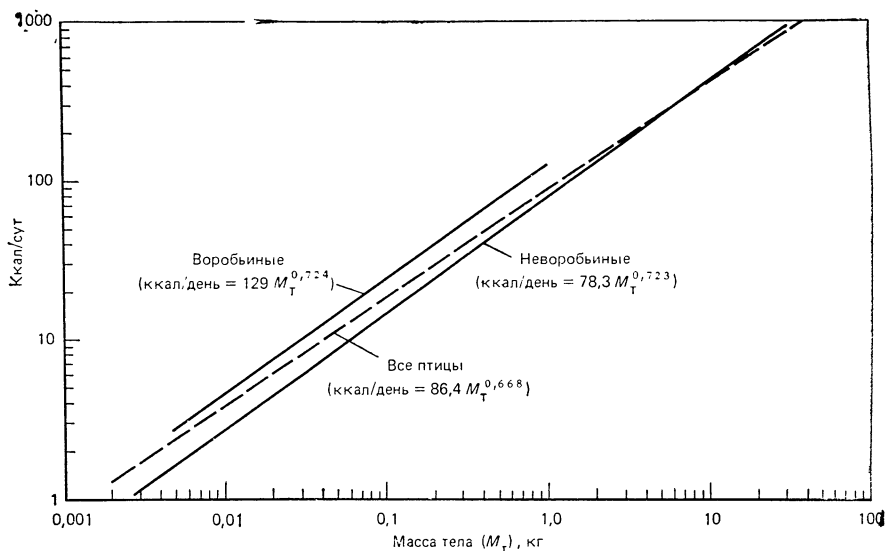


Рис. 6.5. Сравнение линий регрессии для воробьиных птиц, неворобьиных птиц и всех птиц. (Из Lasiewski, Dawson, 1967.)

соких значений для мелких воробьиных будет стремиться поднять левый конец линии регрессии (штриховая линия). Тогда уравнение для всех птиц — воробьиных и неворобьиных — будет таким:

$$P_{\text{мет}} = 86,4 M_T^{0,668}.$$

В этом случае мы не можем обоснованно утверждать, что одна методика правильна, а другая нет. Мы просто обсуждаем линию регрессии, которая описывает эмпирические данные. В любом случае уравнение является строгим описанием всех данных, которые мы включили в график линейной регрессии, построенной в логарифмическом масштабе методом наименьших квадратов. Интересно отметить, однако, что, если включить всех птиц, наклон линии регрессии будет вполне пропорционален поверхности тела (при условии, что площадь поверхности тела у птиц действительно пропорциональна массе тела в степени $2/3$). Вместе с тем, если воробьиных рассматривать как отдельную группу, то можно сказать, что у всех птиц наклон линии регрессии метаболизма фактически такой же, как у млекопитающих. При этом у неворобьиных птиц уровень метаболизма в количественном отношении тот же, что и у плацентарных млекопитающих, а у воробьиных птиц в целом уровень метаболизма почти в два раза выше, чем у млекопитающих и

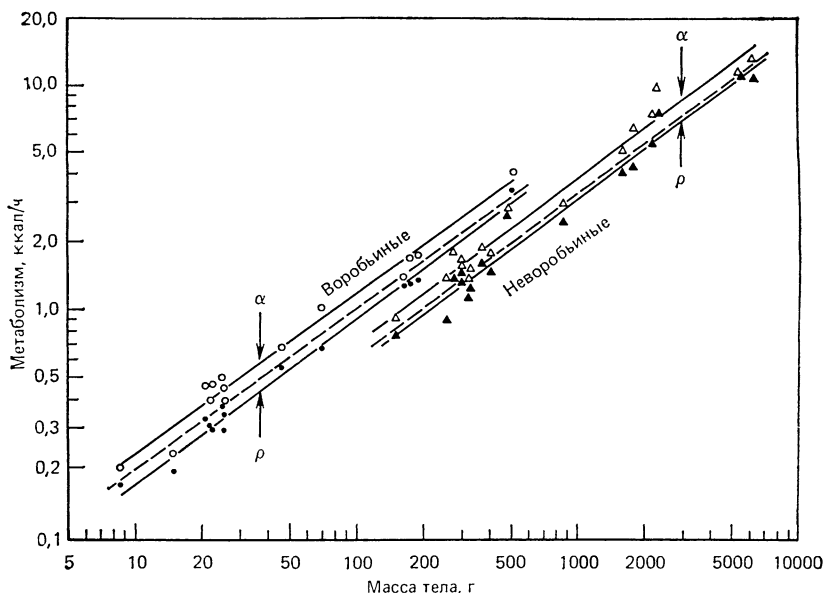


Рис. 6.6. Интенсивность метаболизма в покое как функция величины тела у воробьиных и неворобьиных птиц. Сплошные линии — линии регрессии, построенные по значениям, полученным для состояния нормальной активности (α) и состояния покоя (ρ), как отмечено на графике. Штриховые линии построены по уравнениям регрессии из работы Lasiewski, Dawson, 1967. (Из Aschoff, Pohl, 1970b.)

других птиц. Я полагаю, что эти обобщения сейчас общеприняты.

Предыдущие уравнения относятся к голодным птицам в покое, но одну переменную — время суток — мы не учитывали. Однако у птиц четко выражен суточный ритм, и если все данные пересмотреть в этом свете, то обнаруживаются интересные факты (Aschoff, Pohl, 1970a, 1970b). Обозначим период нормальной активности у птиц как α -период, а период отдыха как ρ -период. У дневных птиц α -период будет приходиться на дневное время, а ρ -период — на ночное; у ночных птиц ситуация будет обратной.

Ашофф и Поль проанализировали доступную информацию об обмене веществ и разделили наблюдения, проведенные в течение α - и ρ -периодов. Измерения в течение α -периода проводились на спокойных птицах в темноте, однако результаты этих измерений были на 25% выше, чем результаты, полученные для ρ -периода. Это показано на рис. 6.6, где данные для воробьиных и неворобьиных приведены отдельно. Следует отметить, что

значения α и ρ были получены при сходных условиях на спокойных птицах в темноте, единственное различие состояло в том, что эти значения были получены либо в период нормальной активности, либо в период покоя птицы. Соответствующие уравнения для этих данных в единицах, использованных раньше (ккал·сут⁻¹ и в кг), приведены в табл. 6.1.

Таблица 6.1. Уравнения регрессии метаболизма покоя у птиц ($P_{\text{мет}}$, ккал·сут⁻¹) в зависимости от массы тела (M_T , кг), полученные в период активности (α -период) и покоя (ρ -период).

	Интенсивность метаболизма		Интенсивность метаболизма
<i>Неворобьиные птицы</i>		<i>Воробьиные птицы</i>	
α -период	$P_{\text{мет}}=91,0 M_T^{0,729}$	α -период	$P_{\text{мет}}=140,9 M_T^{0,704}$
ρ -период	$P_{\text{мет}}=73,5 M_T^{0,734}$	ρ -период	$P_{\text{мет}}=114,8 M_T^{0,728}$

Неизбежно возникает вопрос, какова истинная интенсивность метаболизма в покое у птиц? На этот вопрос нет ответа. Мы можем только сказать, что необходимо тщательно оговаривать условия получения обсуждаемых данных и учитывать некоторые переменные, которые иногда можно и проглядеть, в данном случае — суточный ритм.

Рептилии

Уровень метаболизма у холоднокровных животных непостоянен. Он резко меняется в зависимости от изменения температуры и множества других факторов, таких, как характер питания или просто наличие пищи, от условий освещенности, времени года, и в особенности от предыдущей температурной адаптации конкретного животного. Поэтому невозможно указать какой-либо определенный уровень как нормальный уровень метаболизма покоя холоднокровного животного. Самое лучшее, что мы можем сделать, это по возможности точно определить условия, обратив особое внимание на температуру.

Здесь не место обсуждать в подробностях вопросы, связанные с интенсивностью метаболизма рептилий или других холоднокровных животных; нескольких примеров будет достаточно, чтобы показать общие тенденции.

В обзоре Бартоломью и Такера (Bartholomew, Tucker, 1964) приведены их собственные результаты и опубликованные ранее данные по ящерицам массой тела от 2 г до 4,4 кг. Эти данные, полученные при температуре 30 °C, описываются следующим уравнением:

$$P_{\text{мет}} = 6,84 M_T^{0,62}$$

с 95%-ным доверительным интервалом и стандартной ошибкой показателя степени $\pm 0,8$ [рассчитано в $\text{ккал} \cdot (24 \text{ ч})^{-1}$, масса тела в кг].

В более поздней сводке наблюдений для 24 видов ящериц размерами от 0,001 до 7 кг (Bennett, Dawson, 1976) дано такое уравнение (в единицах, указанных выше):

$$P_{\text{мет}} = 7,81 M_T^{0,83 \pm 0,01}.$$

Показатель степени здесь весьма существенно отличается от предыдущего, и это просто свидетельствует о том, что численное значение рассчитанного показателя степени отражает структуру имевшегося в нашем распоряжении материала, а не биологическое значение числа с данной статистической значимостью.

Это становится ясным из работы, посвященной изучению интенсивности метаболизма тропических змей (Galvão et al., 1965); поставленные в этой работе проблемы до сих пор не нашли своего решения. Авторами было исследовано 50 взрослых змей (18 разных видов) массой от 11 г до 22 кг. Они относятся к двум различным семействам — ужовым и удавам. Расчет линии регрессии показан в табл. 6.2.

Таблица 6.2. Интенсивность метаболизма [$P_{\text{мет}}$, $\text{ккал} \cdot (24 \text{ ч})^{-1}$] у тропических змей, различающихся по массе тела (M_T , кг) в 2000 раз от 0,011 до 22 кг (Galvão et al., 1965)

Змеи	Интенсивность метаболизма
Ужовые	$P_{\text{мет}} = 4,390 M_T^{0,98 \pm 0,04}$
Удавы	$P_{\text{мет}} = 1,788 M_T^{1,09 \pm 0,09}$
Все змеи	$P_{\text{мет}} = 3,102 M_T^{0,86 \pm 0,03}$

Прежде всего отметим, что интенсивность метаболизма на единицу массы (1 кг) у ужовых немного меньше, чем у ящериц (как описано выше), и что у удавов интенсивность метаболизма на единицу массы меньше половины этой величины для ужей. Показатель степени (т. е. наклон линии регрессии) у обеих групп близок к единице. Это означает, что у данных змей интенсивность метаболизма пропорциональна массе тела. Эти цифры значительно отличаются от того, что мы видели в других группах позвоночных.

Любопытное обстоятельство обнаружилось, когда были объединены данные для исследованных змей всех размеров из этих двух групп. В этом случае (рис. 6.7) наклон линии регрес-

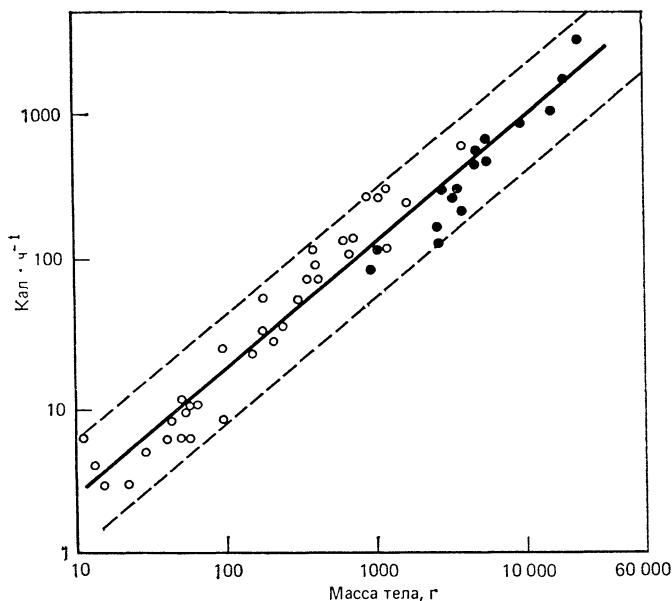


Рис. 6.7. Интенсивность метаболизма, измеренная при 20 °С у 50 экземпляров тропических змей. Черные кружки — Boidae (16 экземпляров); белые кружки — Colubridae (34 экземпляра). (Из Galvão et al., 1965.)

сии оказался равным 0,86, т. е. ниже, чем в любой из обеих групп по отдельности. Причина этого видна из рисунка; у каждой из двух групп наклон графика относительно крутой, но, поскольку данные для удавов располагаются в правой стороне графика и относительно ниже, чем эти данные для ужовых, у объединенной линии регрессии наклон будет меньше, чем наклон для каждой из двух групп по отдельности.

Такой же результат при объединении большого ряда данных мы наблюдали на птицах, только в данном случае эффект выражен более резко. Таким образом, осталась нерешенной дилемма — правильно ли разделять эти группы или надо рассматривать их вместе, как «все змеи»? Готового ответа пока нет. В каждом случае мы строго разграничили материал, используемый для расчетов, и каждая линия регрессии построена математически правильно. Но когда речь заходит об интерпретации их биологического смысла, эта дилемма решается не так просто.

Величина наклона линии регрессии метаболизма для змей зависит от того, как рассматривать собранную информацию, и это увеличивает трудности при окончательной трактовке

смысла наклона. Данные Гальвао, которые показывают, что наклон линии регрессии для ужей и удавов близок к единице, были использованы в анализе Дмиела (Dmi'el, 1972); этот автор получил совсем другой наклон: 0,6. Приведенный пример весьма нагляден — наклон примерно равен 1,0 при исследовании небольшой гомогенной группы с относительно узкими размерными границами, если же объединяется обширный материал с раздвинутыми размерными границами, то наклон оказывается другим. Подобных примеров много, особенно среди групп беспозвоночных, и смысл, который исследователь придает результатам, зависит от индивидуальной точки зрения на выбор базы для расчетов.

Амфибии и рыбы

Было трудно получить приемлемый наклон линии регрессии для соотношения метаболизма и размеров тела у рептилий. И с такими же трудностями мы встречаемся при расчете линии регрессии метаболизма для других водных позвоночных: амфибий и рыбы.

Интенсивность метаболизма холоднокровных водных животных зависит не только от температуры и других известных нам переменных, но и от поступления в организм кислорода. Эта добавочная переменная делает определение «стандартного» метаболизма покоя еще более трудным, чем у наземных позвоночных, которые дышат воздухом с постоянным содержанием кислорода. Поэтому точное определение наклона линий регрессии у водных животных оказывается менее надежным, чем у выших позвоночных.

Хатчисон и др. (Hutchison et al., 1968) исследовали бесхвостых амфибий (лягушек и жаб), у двадцати видов которых эти авторы изучали легочный и кожный газообмен. В качестве одной из переменных они выбрали температуру и собирали данные при ее значениях от 5 до 25 °С. Наклон линии регрессии метаболизма в зависимости от массы тела при этом варьировал от 0,59 до 0,94; среднее арифметическое значение показателя было равно 0,71.

Хвостатых амфибий (саламандр) исследовал Ульч (Ultsch, 1974). В этом случае были изучены только три вида, причем размеры одного из них, *Siren lacertina*, варьировали от 0,36 до 1310 г. Эта разница более чем в 3000 раз обеспечивала достаточную точность расчета показателя степени, который оказался равным 0,66. В сущности, это полная пропорциональность площади поверхности тела. И действительно, у полученной для этих животных линии регрессии поверхности в зависимости от

массы тела наклон был равен 0,65 (со значением $k=10,5$). Уравнение регрессии для метаболизма при 25 °C имело следующий вид:

$$P_{\text{мет}} = 0,79 M_T^{0,66} \text{ (ккал} \cdot \text{сут}^{-1} \text{ и кг)}.$$

На основе этой информации мы можем сделать, по-видимому, такой вывод: у амфибий на графике зависимости интенсивности метаболизма от размеров тела, построенном в логарифмическом масштабе, наклон не сильно отличается от полученного для высших позвоночных. Будет ли наклон ближе к 0,67 (пропорциональным поверхности) или к 0,75 (как у млекопитающих и птиц) — сказать трудно. Однако можно утверждать вполне определенно, что эта зависимость всегда отличается от пропорциональности величине тела (наклон=1,0).

Что же касается рыб, то здесь еще труднее определить общий наклон линии регрессии для зависимости интенсивности метаболизма от размеров тела. Здесь, конечно, мы встречаем те же трудности, что и у других холоднокровных животных: температура и температурная адаптация конкретного животного, содержание кислорода в воде, питание и упитанность, освещение и т. д. К параметру освещенности мы должны добавить также и суточный цикл (длину дня), который оказывает глубокое влияние на многие физиологические показатели. Неудивительно, что разные авторы получают разные и порой противоположные результаты. Следует также напомнить, что в дополнение к множеству других причин для разногласий, возможно, существуют действительные различия между видами или даже подвидами и локальными расами одних и тех же видов.

Результатом всех этих обстоятельств является неопределенность, которая в настоящее время не позволяет провести у рыб точный анализ зависимости интенсивности метаболизма от размеров тела.

На общую картину помимо множества других факторов влияет и активность животных. Так, у американского гольца (*Salvelinus fontinalis*) при температурах от 5 до 20 °C наклон для «стандартного» метаболизма оказался равным от 0,80 до 0,86, тогда как у двигавшейся рыбы наклон менялся от 0,75 до 0,94, причем самый крутой наклон был при самых низких температурах (Job, 1955). Довольно обширный обзор литературы сделал Фрай (Fry, 1957), а Ульч (Ultsch, 1973) добавил к этому списку относительно недавние публикации. Поэтому мы не будем на страницах нашей книги приводить дополнительные примеры, однако вернемся к этому вопросу в последующих главах. В них мы обсудим проблему масштабных изменений дыха-

тельных органов, поскольку в литературе имеется большое количество информации, касающейся изменения размеров жабр у рыб в связи с их потребностью в кислороде.

Беспозвоночные

Что касается беспозвоночных животных, то здесь даже еще труднее получить четкую картину. Прежде всего кажется необоснованным ожидать, что у таких разных животных, как сидячие кишечнополостные (например, морские анемоны) и чрезвычайно активные ракообразные (например, плавающие крабы), интенсивность метаболизма будет одинаковой. Внутри групп сходных животных, особенно если выборка ограничена одним родом или видом, мы можем получить более значимую информацию о зависимости метаболизма от размеров.

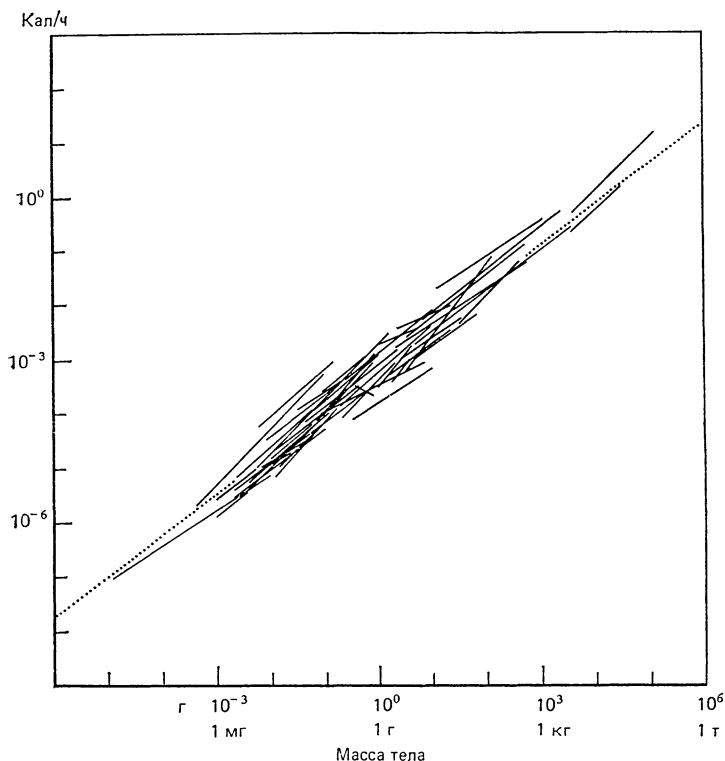


Рис. 6.8. Зависимость интенсивности метаболизма от массы тела по данным разных авторов (при 20 °C). Данные для отдельных групп пойкилотермных животных сравниваются со стандартными данными для пойкилотермных животных в целом (точечная линия). (Из Hemmingsen, 1960.)

Здесь не место приводить огромное количество данных, разбросанных в литературе. Один такой перечень данных об интенсивности метаболизма и наклонах линии регрессии в зависимости от размеров тела у почти 200 беспозвоночных (Altman, Dittmer, 1968) очень хорошо показывает, насколько неоднородны результаты. Упоминаемые наклоны варьируют без какого-либо заметного порядка от величин, меньших чем 0,67, до больших чем 1,0.

Та же тема была освещена в нескольких широких и компетентных обзорах, таких, как работы Хеммингсена (Hemmingsen, 1950, 1960) и Цойтена (Zeuthen, 1947, 1953). Цойтен внес достойный вклад в разработку этой темы не только обзором большого литературного материала, но и высококачественными экспериментальными исследованиями, которые включали наблюдения на большом числе очень мелких организмов, вплоть до микроскопических. Две монографии Хеммингсена, возможно, представляют собой наиболее монументальный обзор проблем, связанных с изучением зависимости между интенсивностью метаболизма и размерами тела; естественно, что эти обзоры включают тщательный анализ и данных Цойтена.

Хеммингсен отмечает, что хотя лишь немногие отдельные линии регрессии имеют наклон 0,75, все бо́льшая часть «короткодиапазонных» отклоняющихся линий размещается на графике близко к «стандартной линии», имеющей наклон 0,75 и охватывающей гораздо более широкий диапазон размеров тела (рис. 6.8). Согласно Хеммингсену (Hemmingsen, 1960, с. 33), этот факт показывает, что данная стандартная линия может представлять весь ряд пойкилотермных, или холоднокровных, животных. Принятие общего наклона 0,75, как предлагал Хеммингсен, может быть оправдано, если только мы будем помнить, что существует вероятность значительных отклонений. В узких границах размеров подобных животных одного рода или вида наклон может оказаться совсем другим.

В настоящее время информацию о метаболизме у беспозвоночных нелегко анализировать в свете масштабных принципов. Поэтому сейчас мы вернемся к более подробному обсуждению теплокровных позвоночных — птиц и млекопитающих, у которых метаболизм более стабилен и у которых его величину в покое можно установить с достаточной точностью.

7. Теплокровные позвоночные

В чем смысл уравнений регрессии метаболизма?

Вернемся к теплокровным позвоночным — птицам и млекопитающим. Мы уже видели, что у них эмпирические соотношения между интенсивностью метаболизма и размерами тела установлены с гораздо большей определенностью, чем у холоднокровных позвоночных и беспозвоночных, и причина этого, несомненно, связана с их относительно постоянной температурой тела. Чтобы понять правильный характер связей с размерами тела, нам нужно рассмотреть те группы, которые изучены лучше всего, хотя бы с физиологической точки зрения.

Температура тела

Прежде всего гомеостаз метаболизма у теплокровных позвоночных, несомненно, связан с их относительно постоянной температурой тела. В данном случае это исключает ее из числа переменных; у холоднокровных животных температура обуславливает неисчислимые трудности в точном определении интенсивности метаболизма как для короткого, так и для длинного отрезков времени (т. е. как резкого действия изменений температуры, так и долгосрочной акклиматизации).

Насколько же постоянна температура тела у птиц и млекопитающих? Забудем на время о небольшом числе млекопитающих и еще меньшем числе птиц, которые в период оцепенения или зимней спячки могут переносить значительное понижение температуры тела. Здесь мы рассмотрим нормальную или обычную температуру тела активных животных.

Одинакова ли температура тела у мелких и крупных млекопитающих, или температура тела млекопитающих связана с их размерами? Этот вопрос рассмотрен в работе Моррисона и Райзера (Morrison, Ryser, 1952), которые проанализировали опубликованные материалы, дополнив их значительным количеством собственных наблюдений, особенно на мелких животных. Они разделили животных на размерные группы, например от 1 до 10 г, от 10 до 100 г и т. д. Границы температур и средние значения, приведенные в табл. 7.1, не показывают отчетливой взаимосвязи или очевидной тенденции к связи с раз-

мерами. Границы температур для всех групп заключены примерно между 36 и 40 °С с общим средним значением, близким к 38 °С.

Таблица 7.1. Температуры тела плацентарных млекопитающих с разными размерами тела (Morrison, Ryser, 1952.)

Масса тела, кг	Число видов	Температура тела, °С	
		границы	средняя
0,001—0,01	2	37,8—38,0	37,9
0,01—0,1	11	35,8—40,4	37,8
0,1—1,0	12	35,8—39,5	37,8
1,0—10	17	36,4—39,5	38,0
10—100	8	36,0—39,5	37,9
100—1000	6	36,4—39,5	37,8
1000—10 000	2	35,9—36,1	36,0
10 000—100 000	4	36,5—37,5	37,1

Оказывают ли климатические условия влияние на температуру тела животных в том смысле, что у арктических и тропических млекопитающих температура различна? Материал, собранный Ирвингом и Крюгом (Irving, Krog, 1954), не выявил каких-либо значительных различий. Средняя температура тела у 19 арктических и субарктических млекопитающих в условиях покоя была 38,3 °С, незначительно, но достоверно выше средних данных, представленных Моррисоном.

Температуру тела птиц измеряли многие исследователи; полученные ими данные сведены в обширные таблицы и опубликованы. Основываясь на этих данных, можно сказать, что температура тела у мелких птиц обычно выше, чем у крупных, однако такое утверждение нельзя принять без некоторых оговорок. Во многих случаях температуру тела у мелких птиц измеряли ртутным термометром, но интенсивность метаболизма у мелких птиц так высока, что температура тела может подняться на один-два градуса в течение минуты. Даже если спокойно сидящую птицу быстро вынуть из клетки и измерить температуру с помощью термометра или датчика, то температура удерживаемого в руках животного может легко повыситься до того, как снимут показания термометра. Точность таких измерений, конечно, весьма сомнительна.

Необходимо также принять во внимание, что нормальные дневные колебания температуры тела у птиц составляют около двух градусов. Указанные соображения заставили Колдера и Кинга (Calder, King, 1974) пересмотреть опубликованные ранее данные. Эти авторы пришли к выводу, что температура тела,

измеренная у птицы в покое с минимальными его нарушениями, видимо, не зависит от размеров тела. Найденное ими среднее значение составляло $40 \pm 1,5^\circ\text{C}$, что почти на 2°C выше обычной температуры тела у млекопитающих.

Мне не известны исчерпывающие работы, в которых были бы собраны данные о температуре тела у «примитивных» млекопитающих. Представляется вероятным, что у сумчатых температура тела равна примерно 36°C , т. е. на 2°C ниже, чем у плацентарных млекопитающих. Температуру тела у сумчатых изучали Доусон и Халберт (Dawson, Hulbert, 1970) и Макмиллен и Нелсон (MacMillen, Nelson, 1969). По данным первых авторов температура тела составляет около 36°C или немного ниже; по данным вторых (только для хищных сумчатых) — температура ближе к 37°C . У сумчатых не обнаружено отчетливых тенденций к связи температуры с размерами тела: у некоторых самых мелких животных температура тела ниже, чем у средних, но у других мелких видов температура несколько выше, чем у средних.

Самые примитивные из живущих сейчас млекопитающих — это яйцекладущие однопроходные, представленные покрытой иглами ехидной (*Tachyglossus*) и утконосом (*Ornithorhynchus*). У этих животных нормальная температура тела держится на уровне $30\text{—}31^\circ\text{C}$. Это не значит, что их терморегуляция в какой бы то ни было степени примитивна или что они представляют собой нечто среднее между более высокоорганизованными теплокровными млекопитающими и холоднокровными низшими позвоночными. Напротив, как ехидна, так и утконос прекрасно регулируют температуру тела и могут поддерживать ее на почти постоянном уровне, даже когда внешняя температура опускается до минусовой (Schmidt-Nielsen et al., 1966). В этом отношении они отнюдь не «примитивны», хотя их устойчивость к высоким температурам ограничена.

Подводя итог, можно сказать, что каждая большая группа высших позвоночных, очевидно, характеризуется своей собственной температурой тела в покое, колеблющейся в пределах $\pm 1^\circ\text{C}$ или около этого; у птиц это 40°C , у плацентарных млекопитающих — 38°C , у сумчатых — 36°C , у однопроходных — 30°C . Хотя для разных групп эти показатели различаются, внутри каждой группы температура тела в покое довольно постоянна и никак не связана с размерами тела. У мелких и крупных млекопитающих в целом температура тела одинакова.

Правило поверхности

Если температура тела у мелких и крупных млекопитающих одинакова, то почему же тогда относительная теплопродукция у мелких млекопитающих выше? Ответ хорошо известен всем

биологам: у небольшого животного относительно его массы больше поверхность тела. Потери тепла происходят через поверхность, и для того чтобы не снизилась температура тела, животное должно производить тепло со скоростью, равной скорости его потери.

Это простое соотношение было хорошо понято уже в начале прошлого века. В 1839 г. профессор математики Саррус и доктор медицины Рэмо из Страсбурга написали на эту тему доклад и зачитали его в Медицинской Королевской академии в Париже. Они подчеркнули, что потери тепла у теплокровного животного должны быть примерно пропорциональны его свободной поверхности, а поскольку у небольшого животного поверхность тела относительно больше, у него должна быть и относительно выше теплопродукция, чтобы компенсировать потери тепла.

Это рассуждение представляется весьма основательным, и оно было принято Бергманом (Bergmann, 1847), который сформулировал хорошо известное правило, носящее теперь его имя. Это правило гласит, что у теплокровных животных, обитающих в более холодном климате, размеры тела больше (т. е. у них относительно меньше внешняя поверхность), чем у родственных им видов, обитающих в более теплом климате. Верность этого правила подвергалась сомнениям и вызывала множество споров.

Первую экспериментальную проверку соотношения между теплопродукцией и площадью поверхности тела провел Рубнер свыше ста лет назад (Rubner, 1883). Он изучал теплопродукцию (измеряемую по потреблению кислорода) у собак разных размеров и установил, что чем меньше собака, тем выше у нее теплопродукция на 1 кг массы тела (табл. 7.2). Однако, если теплопродукцию пересчитать на площадь поверхности тела (последняя колонка), соотношение между теплопродукцией и поверхностью тела у собак получается почти постоянным. Рубнер считал обнаруженные факты подтверждением того обстоятельства, что образование тепла «подогнано» к необходимости сохранения стабильной температуры, так как тепло теряется с поверхности. Он утверждал также, что теплопродукция явно зависит от стимуляции кожных рецепторов, которые в свою очередь действуют на клетки метаболически активных тканей. Сейчас эти взгляды считаются ошибочными.

На основе данных, полученных Рубнером, «закон поверхности» был повсеместно принят, а поверхность тела стали широко использовать для расчета интенсивности метаболизма, особенно в клинической медицине. Закон поверхности обманчиво привлекателен, но это не закон в физическом смысле, такой, например, как закон гравитации, его лучше было бы назвать «правилом поверхности».

Таблица 7.2. Самое раннее исследование, в котором изучали связь интенсивности метаболизма с площадью поверхности тела, а не с его массой, было проведено на собаках. Хотя интенсивность метаболизма лучше коррелировала с величиной поверхности тела, а не с массой, сейчас стало ясно, что площадь поверхности тела сама по себе не определяет уровень метаболизма. Тем не менее площадь поверхности тела устанавливает ограничения того, что возможно для здорового животного (Rubner, 1883.)

Масса тела, кг	Поверхность тела, см ²	Отношение по- верхности к массе, см ² /кг	Интенсивность метаболизма	
			на единицу массы, ккал (кг·сут) ⁻¹	на единицу пло- щади поверхно- сти, ккал (м ² ·сут) ⁻¹
31,20	10 750	344	35,68	1036
24,00	8805	366	40,91	1112
19,80	7500	379	45,87	1207
18,20	7662	421	46,20	1097
9,61	5286	550	65,16	1183
6,50	3724	573	66,07	1153
3,19	2423	726	88,07	1212

Может ли быть, чтобы теплокровные животные подчинялись правилу поверхности (хотя мы в таком случае допускаем, что интенсивность метаболизма при этом должна быть связана с размерами тела показателем степени 0,67, а не 0,75, как это установлено для млекопитающих)? Однако животные геометрически не подобны, т. е. они не изометрические. Если их относительная поверхность меняется с изменением массы и показатель степени при этом не равен 0,67, то, по-видимому, метаболизм (теплопродукция) зависит еще и от поверхности тела.

Площадь поверхности шара объемом V равна $4,836 V^{0,67}$, и это относится к шару любых размеров в любой системе единиц (см² и см³ или квадратный фут и кубический фут и т. д.). Сходным образом площадь поверхности любого куба связана с его объемом как $6V^{0,67}$. Для любых других геометрически подобных, или изометрических, тел показатель степени будет таким же, т. е. 0,67, и только предшествующий коэффициент будет меняться. Наименьшую возможную площадь поверхности при данном объеме имеет шар, и любые изменения его формы увеличат коэффициент и сделают его больше, чем он был у шара (4,836).

В связи с исследованиями метаболизма и теплообмена площади поверхности тела животных уделялось большое внимание и было предложено большое число методов для ее измерения. Прямые методы измерения сложны и громоздки, поэтому было бы удобнее рассчитывать площадь поверхности, основываясь на

более простом подходе. И такие попытки были сделаны по инициативе Ми (Meeh), который в 1879 г. предположил, что площадь поверхности тела млекопитающих (S) можно выразить уравнением $S = kM_T^{2/3}$.

Массу тела M_T легко определить взвешиванием, и если k оказывается постоянной, то мы можем легко определить площадь поверхности любого млекопитающего. Ми измерил 16 человек, покрывая тело один участок за другим кусками миллиметровой бумаги. На основе этих измерений он принял, что для человека $k = 11,2$.

Опубликовано много работ, имеющих отношение к эмпирическому определению значения k для животных разных видов. Насколько точны эти определения? Существует много методов для определения площади поверхности. Можно снять кожу с убитого животного и измерить ее площадь, но как узнать, насколько вытянулась эта кожа при съемке? В теле животного можно выделить ряд цилиндров и конусов, определив площадь каждого. Животное можно покрыть бумагой и потом определить площадь этой бумаги планиметрически или взвешиванием. Площадь поверхности коровы определяли, покрывая ее чернилами с валика, и подсчитывали число оборотов валика. Это хорошо делать на крупном животном, но трудно на небольшом, таком, как крыса (Brody, Elting, 1926), при этом бессмысленно требовать высокой точности. Войт (Voit, 1930) дважды измерил кожу, снятую с кроликов, и обнаружил, что различия составляют менее 4%, поэтому он посчитал, что ошибка меньше $\pm 2\%$. Каждый, кто держал в руках мягкую и легко растягивающуюся шкурку кролика, знает, что, потянув ее чуть больше или чуть меньше, можно получить разницу, в 10 раз большую максимальной ошибки Войта.

Нелегко определить, какой из методов наилучший. В данном случае важно то, что относительно небольшая разница в значении k , скажем 10 или 20%, вероятно, не имеет особенного значения. В работах разных авторов встречаются противоречия, даже когда исследуется только один вид. Например, значение k для лабораторной крысы варьирует, по данным разных авторов, от 7,15 до 11,6, причем эмпирические значения этой величины колеблются в пределах от 6,6 до 13,0 (Altman, Dittmer, 1964, с. 121). Это должно означать, что у двух разных крыс одной и той же массы площадь поверхности тела может различаться в два раза!

Если набор стандартных таблиц демонстрирует двукратное различие величины k для одного-единственного вида, может ли иметь значение меньшее различие у разных видов? Обратимся к табл. 7.3, где приведены значения k для широкого ряда видов позвоночных. Если пренебречь величинами, которые отклоняют-

Таблица 7.3. Значения предложенного Ми (Meeh) коэффициента k в уравнении $S = kM_T^{0,67}$ (S и M_T в см² и г или дм² и кг). (Benedict, 1934.)

Животное	k	Животное	k
Мышь	9,0	Обезьяна	11,8
Крыса	9,1(9,13) ¹⁾	Ленивец	10,4
Кошка	10,0	Дикобраз	10,8
Морская свинка	9,0	Сурок	9,3
Кролик	9,75(12,88)	Еж	7,5
Собака (более 4 кг)	11,2(11,2)	Летучая мышь	57,5
Собака (менее 4 кг)	10,1	Птица	10,0(10,45)
Овца	8,4	Лягушка	10,6(9,9)
Свинья	9,0	Рыба	10,0
Корова	9,0	Черепаша	10,0
Лошадь	10,0	Змея	12,5
Человек	11,0(12,3)		

¹⁾ Значения в скобках — данные Рубнера (Rubner, 1883) для этих же видов.

ся менее, чем на 20% от значения 10,0, то выделяют лишь несколько животных. Одно из них — еж, у которого $k=7,5$. Этот зверь с округлыми формами и короткими ногами, как никакое другое млекопитающее, близок по форме к шару, и поэтому небольшое значение k вполне объяснимо. Вместе с тем у такого «круглого» животного, как свинья, $k=9,0$, т. е. такое же, как у коровы. Значение k для летучей мыши, равное 57,5, выходит далеко за границы значений для других млекопитающих, потому что в поверхность включены кожные перепонки крыльев.

Еще одно высокое значение k , не такое, как у летучей мыши, но все же достаточно далеко отклоняющееся от обычных для млекопитающих границ, отмечено у сахарного летающего посума (*Petaurus breviceps*), относящегося к австралийским сумчатым (Dawson, Hulbert, 1970). У других сумчатых значения k такие же, как и у плацентарных млекопитающих, но у сахарного летающего посума $k=25,7$. Объясняется это тем, что он также имеет летательную перепонку, площадь поверхности которой более чем в два раза превышает общую площадь остальной поверхности тела этого зверька. У птиц поверхность крыла образована перьями (омертвевшими образованиями) и поэтому не включается в поверхность тела, а площадь кожи самого крыла достаточно мала. Дополнительные исследования на птицах дали значения k такие же, как у млекопитающих. Таким образом, у птиц и млекопитающих не обнаружено значительных различий в площади поверхности тела.

Можно было бы ожидать, что у змей с их длинным и тонким телом значения k будут выше указанной в табл. 7.3 величины

12,5. Однако у змей нет ног, а тонкие конечности птиц и млекопитающих существенно увеличивают общую площадь поверхности тела животного.

Желание добиться высокой точности измерений площади поверхности в связи с изучением теплового баланса довольно бесплодное занятие, поскольку точно не определено даже, что считать площадью поверхности. Входят ли в «истинную» поверхность животного участки кожи между ног, которые почти не соприкасаются с внешней средой? Входят ли в нее уши и если да, то обе ли их стороны? Число таких вопросов велико. Пытаясь ответить на эти вопросы, которые означают, вероятно, 20%-ную неопределенность, мы немногого можем добиться техническими усовершенствованиями. Поэтому становится все более общепринятым оценивать площадь поверхности млекопитающих приблизительно, используя уравнение Ми при $k=10,0$. Это упрощение оправдано для многих целей, но в действительности площадь открытой поверхности живого зверя радикально меняется в зависимости от его позы — свернулся он клубком или вытянулся, как держит уши и т. д. Если мы к тому же рассматриваем животных совсем необычной формы, таких, как летучие мыши или летяги, упрощенное уравнение Ми, очевидно, неприемлемо.

Тщетность попыток определения k с максимально возможной точностью исчерпывающе показал Бенедикт (Benedict, 1934). Он ссылаясь на значения k для крысы, варьирующие от 7,47 до 11,6, и считал невероятным, чтобы величина внешней поверхности животных одного и того же вида менялась так сильно. Он отнес эти различия на счет различий в методах измерения и предположил, что все значения должны быть близкими к 10,0. Он полагал бесполезным спорить, больше или меньше обоснована данная константа, и посчитал, что значение k , равное $10,0 \pm \pm 1,0$, подошло бы в большинстве случаев. Клейбер (Kleiber, 1961, с. 181 и далее) тщательно проанализировал все это, и дальнейшие уточнения мы здесь обсуждать не будем.

Изометрические или нет?

Предыдущие рассуждения основаны на предположении, что площадь поверхности тела высших позвоночных всегда связана с объемом тела показателем степени 0,67. Это было бы верно, если бы животные были геометрически подобны, но совершенно ясно, что это не так. Означает ли это, что площадь поверхности изменяется пропорционально объему в степени, отличной от 0,67? Из предшествующего обсуждения представляется, что это не так, и такого же мнения придерживается Хеммингсен в своей фундаментальной монографии (Hemming-sen, 1960) (рис. 7.1).

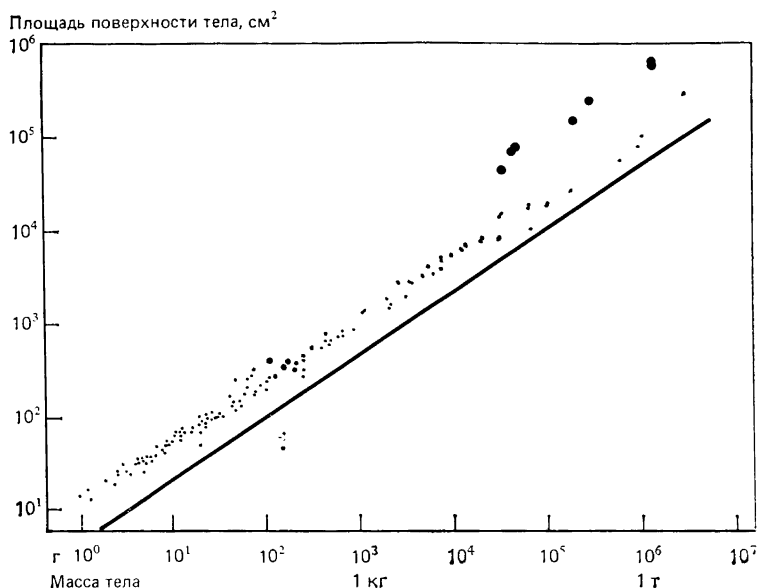


Рис. 7.1. Связь поверхности тела и массы позвоночных. Большие черные кружки — данные для буковых деревьев. (Из Hemmingsen, 1960.)

Тем не менее положение, что поверхность тела изменяется пропорционально его объему в степени 0,67, оспаривалось Мак-Магоном (McMahon, 1973), который утверждал, что данные Хеммингсена так же хорошо описывались бы графиком с наклоном 0,63. Доводы для предположения именно этого показателя степени основаны на теоретическом анализе масштабных проблем. Последствия увеличения размеров тела в связи с механическими повреждениями так важны, что требуют детального обсуждения. По-видимому, этот анализ дает первый здравый теоретический подход к объяснению того факта, что зависимость интенсивности метаболизма от размеров тела определяется показателем степени 0,75. Хотя этот показатель уже достаточно обсуждали, дискуссии часто имели несколько метафизический оттенок, который отсутствует в анализе Мак-Магона. Поэтому мы тщательно рассмотрим его соображения.

Модель Мак-Магона

Вернемся вновь к обсуждению метаболизма теплокровных позвоночных — птиц и млекопитающих. Для этих животных интенсивность метаболизма можно определить с приемлемой точностью, и нет никаких сомнений в том, что у линии регрессии ин-

тенсивности метаболизма в зависимости от размеров тела наклон будет очень близким к 0,75, а не к 0,67.

Можем ли мы найти рациональное объяснение именно такого наклона, который, безусловно, отличается от простой модели взаимосвязи с поверхностью? До недавнего времени попытки объяснить отклонения от определяемого поверхностью показателя степени были малоудовлетворительными. Понятно, что по ряду причин изменения метаболизма с размерами тела не могут отклоняться слишком сильно от соотношения поверхностей, но почему они вообще должны отклоняться? Большинство предложенных объяснений были неудовлетворительными и носили несколько метафизический характер. Так, впечатляющая монография Хеммингсена (Hemmingsen, 1960) заканчивается утверждением, что есть основания считать наклон, равный 0,75, адаптивным, возникающим, быть может, в результате «борьбы между пропорциональностью метаболизма весу тела и пропорциональностью функциям поверхности». В свете этого показатель степени 0,75 должен быть «компромиссом» между «попытками» более крупного животного поддерживать метаболизм пропорциональным массе тела и силами, которые по законам физики (например, потеря тепла) заставляют его приближаться к уровню, определяемому поверхностью.

Однако позднее Мак-Магон (McMahon, 1973) предложил модель, теоретически объясняющую вывод показателя степени 0,75. Насколько я знаю, это первая рациональная попытка объяснить эмпирический показатель степени 0,75 исходя из теоретических предположений. Объяснение Мак-Магона заслуживает подробного обсуждения.

Мак-Магон взял в качестве исходной точки механическую структуру животного и анализировал несущие конструкции (скелет) в свете основных инженерных принципов.

Рассмотрим, каковы должны быть пропорции высокой и тонкой цилиндрической опоры, чтобы под действием силы F она не разрушилась. Представим при этом, что вес опоры приложен к ее центру масс. Если нагрузка превышает прочность опоры, то она не выдержит и разрушится от сжатия. Однако, если опора тонкая, она подвергнется так называемому упругому изгибу. Если вертикальная опора подвергнется небольшому боковому смещению, то упругие силы изогнутой опоры вернут ее в вертикальное положение. Но если сила F превышает силы упругости, то опора останется изогнутой. Опора изгибается так, когда она достаточно тонка, и в этом случае критическая длина ($l_{кр}$) связана с диаметром (d) соотношением

$$l_{кр} = k \left(\frac{E}{\rho} \right)^{1/3} \cdot d^{2/3},$$

где E — модуль Юнга для материала, а ρ — плотность материала. Так как эти величины постоянны, получим соотношение

$$l_{кр}^3 \sim d^2.$$

Если сплошной цилиндр сделать полым и если толщина стенки пропорциональна диаметру, то это же уравнение применимо для определения критической высоты, но постоянная k должна измениться. Таким образом, если на тонкую опору действуют изгибающие силы, то ее критическая высота при упругом изгибе должна изменяться как диаметр в степени $2/3$.

Мак-Магон доказывал далее, что животные не могут оставаться геометрически подобными (изометрическими) по мере увеличения размеров, потому что при этом площадь поперечного сечения их конечностей увеличилась бы только как квадрат линейных размеров l , а вес, который они должны выдерживать, увеличивался бы пропорционально кубу, т. е. l^3 .

Когда четвероногое животное стоит спокойно, на его конечности действуют в основном сжимающие нагрузки, тогда как позвоночный столб должен выдерживать изгибающие нагрузки. Когда животное бежит и конечности создают движущие усилия, ситуация меняется: на конечности действуют изгибающие нагрузки, а позвоночный столб принимает на себя толчки в конце движений и, таким образом, сжимающие нагрузки. Это значит, что все пропорции животного должны изменяться с изменением размеров одинаковым образом.

Рассмотрение критериев упругого подобия приводит к следующей модели. Если w_t — вес тела, а вес каждой конечности — точно установленная часть w_t , тогда $w_t \sim l d^2$. Эти критерии упругого подобия требуют, чтобы $l^3 \sim d^2$; отсюда следует, что $l \sim w_t^{1/4}$ и $d \sim w_t^{3/8}$.

Мак-Магон представил эмпирические данные в поддержку своей модели упругого подобия. Интересные данные представил Броди (Brody, 1945), проведя измерения на 3000 коровах холмистой породы. Данные обхвата грудной клетки G и высоты в холке H показали, что $G \sim w_t^{0,36}$ (предсказано $w_t^{0,37}$) и $H \sim w_t^{0,24}$ (предсказано $w_t^{0,25}$).

Позднее Мак-Магон представил дополнительный анатомический материал в подкрепление своей модели упругого подобия (McMahon, 1975), но мы ограничим обсуждение только тем, что имеет отношение к интенсивности метаболизма.

Обратимся теперь к вопросу о том, как закономерности упругого подобия могут влиять на интенсивность метаболизма. Для этого рассмотрим, какая мощность развивается при сокращении мышц.

Работа W , совершаемая сокращающейся мышцей, есть произведение силы сокращения на длину сокращения (Δl). Иными

словами,

$$W \sim \sigma A \cdot \Delta l,$$

где σ — напряжение растяжения (сила на единицу площади), а A — площадь поперечного сечения мышцы.

Мощность, развиваемая мышцей (работа в единицу времени), выразится как

$$P \sim \sigma A \frac{\Delta l}{\Delta t}.$$

Физиологические характеристики мышц показывают, что максимальное напряжение растяжения $\sigma_{\max}$ не зависит от размеров животного и достигает нескольких килограммов на 1 см^2 . Скорость сокращения, $\Delta l / \Delta t$, также оказывается постоянной для разных видов. Это с очевидностью следует из такого наблюдения: когда общая длина l гомологичной мышцы разных животных возрастает, скорость сокращения уменьшается в той же пропорции. При постоянных σ и $\Delta l / \Delta t$ выходная мощность конкретной мышцы зависит только от площади ее поперечного сечения. Эта площадь (A) в соответствии с критериями упругого подобия пропорциональна d^2 и, следовательно,

$$P_{\max} \sim d^2 \sim (M_T^{3/8})^2 = M_T^{0,75}.$$

Допустим, что так описывается выходная мощность любой отдельной мышцы, тогда так же будут описываться и все переменные метаболизма, которые имеют отношение к обеспечению всей мышечной системы энергией и кислородом. Это та самая формулировка, которую мы ищем: система обмена веществ в целом должна изменяться вместе с размерами тела как $M_T^{0,75}$.

Таким образом, выводы модели, основанной на критериях упругого подобия, требуют, чтобы мощность и связанные с ней величины (газообмен, кровообращение и т. п.) изменялись пропорционально размерам тела в степени 0,75, а физиологические частоты (такие, как частота сердечных сокращений, дыхательных движений и т. д.) должны изменяться как размеры тела в степени —0,25. Эта модель согласуется с большим количеством экспериментальных данных, полученных при измерении физиологических показателей, которые мы обсудим в следующих главах.

Действие гравитации в качестве объяснения?

Прежде чем обратиться к другим группам животных, рассмотрим одно заслуживающее внимания «объяснение» для показателя степени 0,75 при массе. Этот показатель степени можно было бы получить суммированием показателей двух взаимосвя-

зей — одного, определяемого связью с поверхностью (показатель степени 0,67), и другого, большего показателя. Возможность суммирования нескольких взаимосвязанных процессов фактически была показана Клейбером много лет назад.

Рассмотрим, как это могло бы происходить. Помимо восполнения энергетических затрат для поддержания и функционирования всех органов и тканей, наземные животные постоянно находятся под воздействием гравитационного поля Земли. Казалось бы, постоянная сила гравитации не должна влиять на животное, опирающееся на твердый субстрат, однако собрано достаточно фактов, подтверждающих, что искусственное увеличение гравитационного поля усиливает энергетический обмен (Smith, 1976, 1978). Допустим, что поддерживающий метаболизм прямо связан с поверхностью (показатель степени 0,67) и что работа противодействия гравитационному полю прямо связана с массой (показатель степени 1,0). Объединенным результатом был бы промежуточный показатель степени, что могло бы объяснить наблюдаемый показатель степени 0,75.

Обосновано ли это с теоретической точки зрения? Если бы млекопитающие эволюционировали в отсутствие гравитации, то они, по-видимому, могли бы быть геометрически подобны. Поскольку перенос веществ в теле осуществляется через поверхности (газы в легких, пища в кишечнике, вещества, проходящие через клеточные мембраны), мы можем предположить, что интенсивность основного метаболизма должна подчиняться правилу поверхностей. Однако гравитация навязывает дополнительные энергетические затраты, и поэтому общая интенсивность метаболизма должна складываться из интенсивности, определяемой площадью поверхности тела, и интенсивности, определяемой энергетическими затратами на существование в поле земного притяжения (Esoptomos, 1979). Это предположение весьма привлекательно, хотя его трудно оценить, поскольку в настоящее время мы еще недостаточно понимаем всю сложность процессов, влияющих на интенсивность метаболизма. Предполагают, однако, что эту гипотезу можно было бы проверить экспериментально в условиях невесомости космического пространства (Pace, Smith, 1981).

Метаболические сходства

Характеристики интенсивности метаболизма для каждой большой группы теплокровных позвоночных можно представить аллометрическими уравнениями, выражающими зависимость интенсивности метаболизма от массы тела (табл. 7.4). В этих уравнениях все показатели степени почти одинаковы — между 0,72 и 0,75. Сочтем их идентичными, тогда числовые коэффи-

Таблица 7.4. Интенсивность метаболизма (P , Вт) по отношению к массе тела (M_T , кг) для больших групп вы-
ших позвоночных, выраженная аллометрическими уравнениями

Животные	Аллометрические уравнения	Животные	Аллометрические уравнения
Сумчатые млекопитаю- щие	$P = 2,36 \times M_T^{0,737}$	Неворобьиные птицы	$P = 3,79 \times M_T^{0,723}$
Плацентарные млекопи- тающие	$P = 3,34 \times M_T^{0,75}$	Воробьиные птицы	$P = 6,25 \times M_T^{0,724}$

Таблица 7.5. Интенсивность метаболизма покоя у некоторых позвоночных, пересчитанная для одинаковой температуры те-
ла 38 °С (масса тела, M_T в кг, интенсивность метаболизма в ваттах) (Из Dawson, Hulbert, 1970.)

	Рептилии (ящерицы)	Млекопитающие			Птицы	
		однопроход- ные	сумчатые	плацентар- ные	неворобья- ные	воробьиные
Температура тела, °С	30	30	35,5	38	39,5	40,5
Интенсивность метаболизма покоя	$0,33 M_T^{0,62}$	$1,65 M_T^{0,751}$	$2,36 M_T^{0,737}$	$3,35 M_T^{0,75}$	$3,80 M_T^{0,723}$	$6,26 M_T^{0,724}$
Q_{10}	3,3	2,1	2,5		2,5	2,5
Интенсивность метаболизма, пере- считанная для 38 °С	$0,86 M_T^{0,62}$	$2,99 M_T^{0,75}$	$2,97 M_T^{0,737}$	$3,35 M_T^{0,75}$	$3,31 M_T^{0,723}$	$4,98 M_T^{0,724}$

¹⁾ Принятый показатель степени равен 0,75.

циенты будут прямо выражать относительную величину метаболизма при любых размерах. Эти сравнения показывают то, о чем мы уже говорили, что у сумчатых млекопитающих уровень метаболизма в общем ниже, чем у плацентарных, и что у воробьиных птиц в целом уровень метаболизма почти в два раза выше, чем у других птиц таких же размеров.

Мы видели, что между этими группами имеются характерные различия в отношении их нормальной температуры тела, причем у сумчатых она самая низкая, а у воробьиных птиц самая высокая. Мы также знаем, что при изменении температуры у какого-либо животного изменяется и интенсивность его метаболизма. Теперь допустим, что мы изменили температуру тела у животных всех этих групп так, что она стала одинаковой. Каков был бы метаболизм у всех этих животных, если бы температура тела у них стала, скажем, 38°C ? Этот эксперимент на бумаге позволил бы нам сравнить интенсивность метаболизма покоя у разнообразных высших позвоночных при одной и той же температуре. Результаты такого эксперимента сведены в таблицу 7.5, куда включены сходные расчеты для ящериц.

Пересчитанные или скорректированные для температуры 38°C коэффициенты у однопроходных, сумчатых, плацентарных млекопитающих и неворобьиных птиц практически остаются такими же, поскольку самый низкий (2,97) и самый высокий (3,35) отличаются от среднего значения не более чем на 5%. Вместе с тем уровень для воробьиных птиц выше среднего значения для других групп на 60%.

Однако у ящериц, даже если их температура тела была бы такой же, как у млекопитающих, интенсивность метаболизма достигла бы только четверти уровня теплокровных позвоночных. Это предположение имеет реальную основу, поскольку многие ящерицы легко выдерживают нагревание до 38°C , тогда как, например, однопроходные погибают. Таким образом, мы можем сказать, что уровень метаболизма у так называемых холоднокровных позвоночных, в данном случае рептилий, ниже, чем у теплокровных позвоночных. И это не только потому, что у холоднокровных позвоночных температура тела ниже, но также и потому, что присущие им показатели метаболизма другие, отличные от соответствующих показателей для теплокровных животных. У теплокровных, помимо хорошей изоляции поверхности тела, уровень метаболизма покоя в несколько раз выше.

В этой главе мы обсудили энергетический обмен в целом, а в следующей главе будет разумно рассмотреть метаболизм отдельных органов и тканей, которые составляют организм животного.

8. Размеры органов и тканевой метаболизм

Закономерное уменьшение удельной интенсивности метаболизма с увеличением размеров тела должно каким-то образом отражаться на интенсивности метаболизма в различных органах, составляющих организм в целом. Продолжая эти рассуждения, мы приходим к выводу, что наблюдающиеся различия должны также отражаться на интенсивности метаболизма клеток, из которых образованы эти органы. Поэтому мы могли бы спросить: быть может, стоит изучать проблемы влияния размеров с точки зрения клеточного метаболизма?

Тканевой метаболизм и размеры клеток

Особенность ситуации состоит в том, что у крупных и мелких животных клетки имеют примерно одинаковые размеры, около 10 мкм (Teissier, 1939). Например, если рассматривать с помощью микроскопа препараты мышцы лошади и мыши, то между ними трудно найти какие-либо различия, за исключением того, что плотность митохондрий выше в мышцах более мелкого животного.

Так как размеры клеток у разных животных большей частью одинаковы и не зависят от размеров тела, более крупные организмы образованы не большими по размерам клетками, а большим числом клеток примерно такого же размера. Поэтому можно было бы ожидать, что, поскольку все большее число клеток одинаковых размеров образует в совокупности больший организм, интенсивность метаболизма должна увеличиваться пропорционально возросшему числу клеток. Как мы видели, это не так, следовательно, надо искать другие объяснения.

Может ли наблюдаемое с увеличением размеров тела уменьшение удельной интенсивности метаболизма быть результатом относительного уменьшения размеров тех органов, которые метаболически наиболее активны? Различия в интенсивности метаболизма разных органов огромны, причем в наиболее активных органах (почки, сердце, мозг) интенсивность почти в 100 раз выше, чем в менее активных органах (например, кожа), а

Таблица 8.1. Интенсивность метаболизма в главных органах человека *in situ* (масса тела — 65 кг, общая интенсивность метаболизма — 90,6 Вт). (Aschoff et al., 1971.)

	Размеры органа		Метаболизм органа	
	кг	% массы тела	Вт	% от общего
Сердце	0,3	0,4	9,7	10,7
Почка	0,3	0,5	7,0	7,7
Мозг	1,3	2,0	14,5	16,0
Легкие	0,6	0,9	4,0	4,4
Органы брюшной полости	2,5	3,9	30,4	33,6
Мышцы	27,0	41,5	14,2	15,7
Кожа	5,0	7,8	1,7	1,9
Прочие	28,0	43,0	9,1	10,0
Всего	65,0	100,0	90,6	100,0

в костной и жировой ткани интенсивность метаболизма даже ниже. Об интенсивности метаболизма в разных органах для сколько-нибудь широкого круга животных известно немного, поэтому мы будем пользоваться данными, известными для человека. Из табл. 8.1 видно, что почти $\frac{3}{4}$ всей метаболической активности у 65-килограммового человека приходится на органы, весящие вместе не более 5 кг. Относительные размеры этих высоко активных органов уменьшаются с увеличением размеров тела: у мыши печень составляет 6% массы тела, а у слона — около 1,6%. Может ли это объяснить снижение удельного метаболизма у крупных животных?

Размеры наиболее активных с точки зрения метаболизма органов млекопитающих представлены в форме аллометрических уравнений в табл. 8.2. Теперь мы можем видеть, что относительные размеры некоторых органов (почек, мозга, печени) действительно уменьшаются с увеличением размеров тела, тогда как относительные размеры других органов (сердца, легких, скелетной мускулатуры) сохраняются неизменными (показатель степени при массе тела равен 0). Мы можем сравнить эти показатели с удельным метаболизмом для животного в целом, который определяется размерами тела в степени —0,25. Мозг — единственный орган, который уменьшается с таким же показателем степени, другие активные органы, такие, как почки и печень, также уменьшаются, но не в той же степени, а сердце,

легкие и мышечная масса сохраняют примерно те же пропорции независимо от размеров тела. Поэтому мы можем видеть, что наблюдаемое уменьшение удельной интенсивности метаболизма нельзя объяснить уменьшением относительных размеров метаболически наиболее активных органов.

Таблица 8.2. Аллометрические уравнения для относительных размеров метаболически наиболее важных органов млекопитающих, выраженных в процентах от массы тела (M_T , кг). (Stahl, 1965.)

Орган	Аллометрическое уравнение	Орган	Аллометрическое уравнение
Почка	$0,73M_T^{-0,15}$	Сердце	$0,58M_T^{-0,02}$
Мозг	$1,0M_T^{-0,30}$	Легкие	$1,13M_T^{-0,01}$
Печень	$3,33M_T^{-0,13}$	Общая мышечная масса ¹⁾	$40M_T^{0,0}$

¹⁾ Приблизительное значение, основанное на данных Минго, 1969; Smith, Pace, 1971, табл. 4.

Можно ли в метаболической активности отдельных тканей найти какой-нибудь другой ключ к объяснению интенсивности метаболизма целого организма? Существуют две основные теории:

1. Интенсивность метаболизма в гомологичных тканях (например, в печени) относительно постоянна и не зависит от размеров тела, но эта интенсивность ограничивается или снижается у более крупных животных некоторыми факторами «центрального» контроля или другими «организменными» факторами, присущими целому животному.

2. Интенсивность метаболизма разных тканей меняется с размерами тела в той же степени, что и общая интенсивность метаболизма, таким образом, их сумма будет определять снижение общей интенсивности метаболизма с увеличением размеров тела.

Можно было бы надеяться, что на этот вопрос удастся ответить, изучая метаболизм (фактически потребление кислорода) на срезах тканей *in vitro*. Ранние результаты подкрепляли первую гипотезу. Терроин и Роше (Teroine, Roche, 1925) изучали мозг, печень, почки и мышцы птиц и млекопитающих, у которых удельная интенсивность метаболизма разнится в 10 раз, и обнаружили, что у каждого вида гомологичных тканей, независимо от какого животного их брали, дыхание *in vitro* было одинаковым. К такому же выводу пришли Грейф и его сотрудники (Grafe, 1925; Grafe et al., 1925), которые изучили более десяти разных тканей млекопитающих размерами от мыши до быка.

Для каждого типа тканей интенсивность дыхания была практически одинаковой у всех животных, поэтому авторы сделали вывод, что ткани теплокровных животных становятся энергетически зависимыми от размеров тела только внутри живого организма. По всей вероятности, удивительное однообразие данных, полученных Терроином и Грейфом, явилось результатом использования неподходящей методики. Возможно, тканевое дыхание было ограничено скоростью диффузии, и поэтому авторы не обнаружили никаких различий, а более поздние исследования с использованием улучшенных методик дали другие результаты.

Данные, полученные Клейбером (Kleiber, 1941), показали, что интенсивность метаболизма в срезах печени крысы, кролика и овцы в действительности уменьшается с увеличением размеров тела, причем наклон линии регрессии равен $-0,24$. Этот наклон удивительно сходен с наклоном линии регрессии удельного метаболизма в целом организме ($-0,25$). Однако Клейбер не включил в свои расчеты данные, полученные от одной лошади и одной коровы. Скорее всего он не хотел использовать данные, полученные только для одного представителя вида, но если бы он сделал это, рассчитанный наклон был бы меньше. Результаты Клейбера существенно отличались от более ранних результатов и основательно поддерживали вторую гипотезу. Очевидно, были необходимы дальнейшие исследования, включающие большее число животных и большее разнообразие тканей.

Большой обзор, посвященный вопросам метаболизма в пяти основных видах тканей от девяти видов млекопитающих, был опубликован Гансом Кребсом (Krebs, 1950). Кребс понимал, что, помимо необходимости соответствующей диффузии кислорода, важен состав среды, особенно в отношении метаболических субстратов. Результаты различались также в тех случаях, когда исследовали срезы и когда ткани измельчали: в некоторых тканях потребление кислорода было более высоким, когда их измельчали, а в других — когда из тканей делали срезы.

Кребс задался вопросом, можно ли, меняя условия и субстраты, определить «стандартную» или «основную» интенсивность тканевого метаболизма аналогично тому, как она определяется для целого животного. Ответ в целом отрицателен, так как слишком много переменных необходимо принимать во внимание, к тому же нет строгого обоснования, позволяющего применять какую бы то ни было одну стандартную методику для всех тканей. Для наших целей это в общем не важно, поскольку мы заинтересованы в результатах, которые имеют отношение к зависимости между тканевым метаболизмом и размерами тела (табл. 8.3).

Таблица 8.3. Интенсивность потребления кислорода в срезах тканей девяти видов млекопитающих. (Krebs, 1950.)

Виды	Масса тела, кг	Относительная скорость потребления кислорода ¹⁾				
		мозг	почки	печень	селезенка	легкие
Мышь	0,021	32,9	46,1	23,1	16,9	12,0
Крыса	0,21	26,3	38,2	17,2	12,7	8,6
Морская свин- ка	0,51	27,3	31,8	13,0	11,6	8,5
Кролик	1,05	28,2	34,5	11,6	14,2	8,0
Кошка	2,75	26,9	22,7	13,2	8,4	3,9
Собака	15,9	21,2	27,0	11,7	6,6	4,9
Овца	49	19,7	27,5	8,5	6,9	5,4
Бык	420	17,2	23,5	8,2	4,4	4,3
Лошадь	725	15,7	21,5	5,4	4,2	4,4

¹⁾ В оригинальной статье не указаны единицы, в которых выражено потребление кислорода.

Мы видим, что по мере того как размеры животных увеличиваются от мыши к лошади, потребление кислорода во всех тканях уменьшается. В мозгу и почках оно уменьшается вполнину, а в печени, селезенке и легких — приблизительно в четыре раза. Однако ни одно из этих значений даже не приближается к величине уменьшения удельной интенсивности метаболизма целого животного, которая уменьшается в 14 раз при таком разнообразии размеров животных.

Результаты, приведенные в табл. 8.3, получены на среде, включавшей несколько метаболических субстратов (пируват, фумарат, глутамат и глюкозу), но с низким содержанием кальция (среда Кребса II). На такой же среде, но с низким содержанием фосфатов и содержащей кальций (среда Кребса III) получена более выраженная от размеров зависимость дыхания для печени, однако для мозга этого не отмечено. Таким образом, изменение состава среды может изменить зависимость дыхания от размеров тела в тканях какого-либо одного типа. Очевидно, поиски стандартной методики для определения тканевого метаболизма не легки.

Тем не менее заключение, которое мы можем сделать на основе данных Кребса по тканевому метаболизму, весьма недвусмысленно. Хотя интенсивность тканевого метаболизма *in vitro* и уменьшается с увеличением размеров тела, это уменьшение нельзя сравнивать с уменьшением удельной интенсивности метаболизма у целого животного. Возникает вопрос, имеет ли от-

ношение метаболизм срезов изолированных тканей к метаболизму того же самого органа у интактного животного. При попытке ответить на этот вопрос использовали следующий подход.

Суммарное тканевое дыхание

Если бы интенсивность метаболизма тканевых срезов могла дать правильные цифры интенсивности метаболизма органа, из которого взята ткань, то можно было бы сложить все цифры, найденные для каждого типа ткани, и получить интенсивность общего метаболизма для целого животного. Эту трудоемкую процедуру пытались проделать всего несколько раз, но результаты получились интересными и заслуживают внимания.

Первое такое исследование было проведено группой физиологов из Станфордского университета, поддерживавших тесный контакт с Клейбером и иногда сотрудничавших с ним в разработке проблем связи метаболизма с размерами тела (Field et al., 1939). Это исследование было проведено на молодых половозрелых белых крысах со средней массой тела 150 г. Исследовали все отдельные органы и ткани, которые можно было вырезать, были приняты тщательные предосторожности, чтобы сократить потери времени, и данные были экстраполированы на время ноль (т. е. на момент умерщвления животного). Полученные результаты для 14 разных видов тканей приведены в табл. 8.4. Эти результаты при сложении дают 110 мл кислорода в 1 ч, тогда как интенсивность метаболизма покоя или стандартного метаболизма достигает у 150-граммовой крысы $167 \text{ мл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$, т. е. суммарное тканевое дыхание составляет 66% интенсивности дыхания интактного животного. Таким образом, суммарное дыхание изолированных тканей крысы достаточно близко к дыханию организма, и нет нужды искать какой-либо «организменный» фактор, который должен контролировать уровень тканевого дыхания *in situ*. Вместе с тем результаты не противоречат и этой теории. Дискуссия по этим проблемам достаточно бесплодна и имеет несколько метафизический характер (Bertalanffy, Pirozynski, 1951a, 1951b; Schmidt-Nielsen, 1951). Возможно, в этом случае помогло бы изучение большего числа животных, имеющих различные размеры тела, поскольку всегда легче основывать обсуждение на достаточном количестве фактического материала.

Соответствующее исследование было опубликовано в 1955 г. Мартином и Фурманом (Martin, Fuhrman, 1955), которые были членами Станфордской группы. Тот факт, что они добавили в исследование только два вида — мышь и собаку, — нужно рассматривать с точки зрения трудоемкости и длительности совершенной ими работы, включавшей полное анатомирование

Таблица 8.4. Суммарное потребление кислорода крысой (масса тела 150 г), подсчитанное сложением значений, определенных на тканевых срезах разных органов *in vitro*. (Field et al., 1939.)

Орган	Масса органа, г	Скорость потребления O ₂	
		мл O ₂ · (г влажной ткани·ч) ⁻¹	целым органом, мл O ₂ ·ч ⁻¹
Скелетная мускулатура	61,4	0,875	53,72
Диафрагма	1,0	1,800	1,80
Кожа	27,8	0,416	11,55
Скелет	10,0	0,153	1,53
Кровь	9,7	0,025	0,24
Печень	9,2	2,010	16,48
Пищеварительный тракт	8,0	1,010	8,08
Связки	7,4	0,070	0,52
Мозг	2,3	1,840	4,23
Почки	1,4	4,120	5,76
Семенники	1,2	1,030	1,24
Легкие	0,9	1,250	1,13
Сердце	0,7	1,930	1,35
Селезенка	0,4	1,330	0,53
Остальное	9,6	0,200	1,92
Всего	150,0		110,08

животного и определение размеров органов и тканевого метаболизма. У мыши (23 г) суммарное тканевое дыхание составляло 72% интенсивности метаболизма покоя целого организма, у собаки (19,1 кг) — 105%. Таким образом, и здесь наблюдается приемлемое совпадение суммарного тканевого дыхания, определенного *in vitro*, и потребления кислорода интактным животным.

Результаты определения суммарного тканевого дыхания у этих трех животных представлены в табл. 8.5. Хотя разнообразие значений для разных тканей велико, интенсивность дыхания в тканях мыши всегда выше, чем у крысы, а интенсивность дыхания в тканях собаки, как правило, ниже. Однако есть несколько исключений, и трудно сказать — совпадение или нет то, что цифры так близки к значению потребления кислорода интактным животным.

Следует отметить одно обстоятельство. Из-за изменения относительных размеров разных органов при изменении размеров тела потребление кислорода в каждой ткани не обязательно будет меняться с размерами тела в соответствии с зависимостью, определяемой тем же показателем степени, который определяет изменение интенсивности метаболизма интактного

Таблица 8.5. Интенсивность тканевого дыхания у мыши, крысы и собаки, выраженная относительно интенсивности тканевого дыхания тех же органов у крысы. (Martin, Fuhrman, 1955.)

	Мышь	Крыса	Собака
Общая интенсивность метаболизма, мл $O_2 \cdot (г \cdot ч)^{-1}$	1,69	1,09	0,36
<i>Относительное потребление кислорода, тканями</i>			
Мозг	1,68	1,0	0,74
Кость	1,83	1,0	0,41
Пищеварительный тракт	1,79	1,0	0,67
Жир	2,15	1,0	1,30
Сердце	0,95	1,0	0,55
Почка	1,22	1,0	0,60
Печень	1,66	1,0	1,00
Легкое	1,32	1,0	0,43
Мышцы	1,44	1,0	0,65
Кожа	1,15	1,0	0,41
Селезенка	3,30	1,0	1,51
Семенники	1,03	1,0	0,32

животного. В любом случае полученные результаты подкрепляют предположение, что дыхание в тканевых срезах дает некоторое представление о дыхании интактных органов, хотя это и не будет точной оценкой.

Метаболическое оснащение тканей

Итак, мы видим, что потребление кислорода различными тканями действительно изменяется с размерами тела. Связано ли это с важнейшими компонентами клетки, такими, как митохондрии и метаболические ферменты?

Одно из первых исследований в этой области было опубликовано Драбкиным (Draбкин, 1950). Изучая порфириновые хромопротеины у млекопитающих размеров от крысы до лошади, он обнаружил, что: 1) содержание гемоглобина в организме животного пропорционально его массе (к этому наблюдению мы вернемся позже) и 2) содержание цитохрома *c* пропорционально массе тела в степени 0,7 (для животных от крысы до коровы). Таким образом, более высокая концентрация цитохрома *c* у мелких животных соответствует их более высокой удельной интенсивности метаболизма, причем показатели степени в уравнениях регрессии для цитохрома *c* и для удельной

интенсивности метаболизма будут соответственно равны $-0,3$ и $-0,25$.

Кункель и др. (Kunkel et al., 1956) изучали цитохромоксидазу у крысы, овцы, свиньи и быка. Содержание ее в мышцах изменялось как масса тела с показателем степени $-0,24$. Значение этого показателя степени совпадает со значением для удельной интенсивности метаболизма интактного животного. К тому же более высокая концентрация этого важнейшего метаболического фермента наблюдалась у тех животных, у которых удельная интенсивность метаболизма более высокая. Сходные работы (Jansky, 1961, 1963) выявили те же тенденции — активность цитохромоксидазы тесно связана с интенсивностью метаболизма в широких интервалах размеров тела животных.

Другое интересное исследование касалось числа митохондрий у животных с разными размерами тела (Smith, 1956). Эта работа включала только четыре вида животных (крыса, кролик, овца и бык), но результаты получились убедительными (табл. 8.6). Плотность митохондрий в клетках печени уменьшается с размерами тела в степени $-0,1$, таким образом, плотность митохондрий уменьшается с увеличением размеров тела. Однако относительные размеры печени непостоянны, они уменьшаются с увеличением размеров тела (вторая строка таблицы). Общее число митохондрий в печени находится перемножением первой и второй строк, и мы видим, что оно пропорционально массе тела в степени $0,72$ (третья строка). Таким образом, общее число митохондрий печени на 1 г массы тела (четвертая строка) уменьшается в степени $-0,28$ с увеличением размеров тела, что удивительно совпадает с показателем степени для интенсивности удельного метаболизма у интактного животного ($-0,25$).

Таблица 8.6. Количество митохондрий в клетках печени млекопитающих. (Smith, 1956.)

Количество митохондрий на 1 г массы печени	$\sim M_T^{-0,1}$
Масса печени	$\sim M_T^{0,82}$
Количество митохондрий в печени	$\sim M_T^{0,72}$
Количество митохондрий печени на 1 г массы тела	$\sim M_T^{-0,28}$

Эта связь между содержанием митохондрий в печени, одним из наиболее важных для обмена веществ органе, и интенсивностью общего метаболизма является серьезным доказательством той концепции, что метаболический субстрат тканей определяется нуждами целого организма. Все это никак не поддерживает мнения, что тканевой метаболизм в живом организме

управляется главным образом неизвестными «организменными» факторами.

Сделанное заключение подтверждается недавними исследованиями митохондрий в мышечных клетках. Содержание митохондрий в клетках четырех разных мышц 13 видов млекопитающих всегда оказывалось обратно пропорциональным размерам тела. Измерение общего объема митохондрий мышечных клеток по отношению к размерам тела дало линии регрессии с таким наклоном, что они практически параллельны максимальной интенсивности потребления кислорода (Mathieu et al., 1981).

Было высказано предположение, что окислительная способность митохондрий прямо связана с плотностью крист в них. В указанном исследовании не отмечено изменения плотности расположения крист в соответствии с изменением интенсивности происходящих в мышечных волокнах окислительных процессов. Бартелс (Bartels, 1980), напротив, указывает, что плотность крист в митохондриях мышц сердца у самого маленького млекопитающего — карликовой белозубки (масса тела 2,5 г) — в несколько раз выше, чем у крупных млекопитающих (хотя концентрация митохондрий различается незначительно). Очевидно, чтобы разрешить эти противоречия, необходимы дополнительные количественные исследования митохондрий и механизмов энергетического обмена.

Следует упомянуть еще одно недавнее исследование. У млекопитающих, различающихся по размерам тела почти на шесть порядков, изучали концентрацию трех ферментов, которые участвуют в процессе окислительного метаболизма в мышцах, и обнаружили четкую отрицательную корреляцию с размерами тела (Emmet, Hochachka, 1981). Однако наклон линий регрессии был меньше, чем наклон линий регрессии удельной интенсивности метаболизма. По-видимому, это показывает, что наклон графика аэробного метаболизма у крупных млекопитающих больше, чем у мелких, но это предположение не согласуется с наблюдениями на животных, бегающих на тредбане, когда интенсивность поглощения кислорода достигает максимальной величины (Taylor et al., 1981).

Чтобы обобщить разрозненную информацию о механизмах энергетического обмена, которым в конце концов определяется использование кислорода, мы можем сделать вывод, что он тесно коррелирует с интенсивностью метаболизма целого животного. Однако имеющаяся информация весьма противоречива, поэтому совершенно необходимы дальнейшие исследования.

9. Как легкие поставляют организму достаточно кислорода

Интенсивность метаболизма у животного поддерживается благодаря постоянному расходованию топлива и кислорода. С точки зрения размеров много внимания было уделено снабжению организма кислородом и относительно мало — снабжению топливом. В этой и следующих двух главах мы остановимся на системе транспорта газов, в особенности кислорода.

Сначала рассмотрим влияние размеров животного на органы газообмена: легкие и жабры. Размеры и диффузионные свойства этих органов должны соответствовать потребности животного в кислороде. В следующей главе мы будем рассматривать роль крови в переносе газов, а поскольку данные об этом получены на позвоночных, в основном на млекопитающих, обсуждение будет ограничено этой группой. Затем мы обсудим систему циркуляции крови, которая состоит из насоса (сердца) и трубопроводов, по которым кровь перекачивается.

Когда мы анализируем функцию дыхательной системы с точки зрения влияния размеров, мы должны помнить, что большая часть имеющейся информации получена на животных в покое. Нормальное животное, если оно не спит, проводит большую часть времени в активном движении, и система снабжения кислородом должна соответствовать этим дополнительным потребностям (за исключением коротких периодов неустойчивого состояния, такого, как взрыв максимальной активности).

Легкие млекопитающих

В предыдущих главах мы видели, что удельная интенсивность метаболизма у мелких млекопитающих выше, чем у крупных. Неужели у мелких млекопитающих, для того чтобы удовлетворять более высокие потребности в кислороде, легкие относительно больше? Ответ прост — нет.

Величины объема легких различных млекопитающих отмечены точками на графике, построенном в логарифмическом масштабе на рис. 9.1. Эти точки ложатся на прямую линию с наклоном 1,02. Другими словами, объем легких у мелких

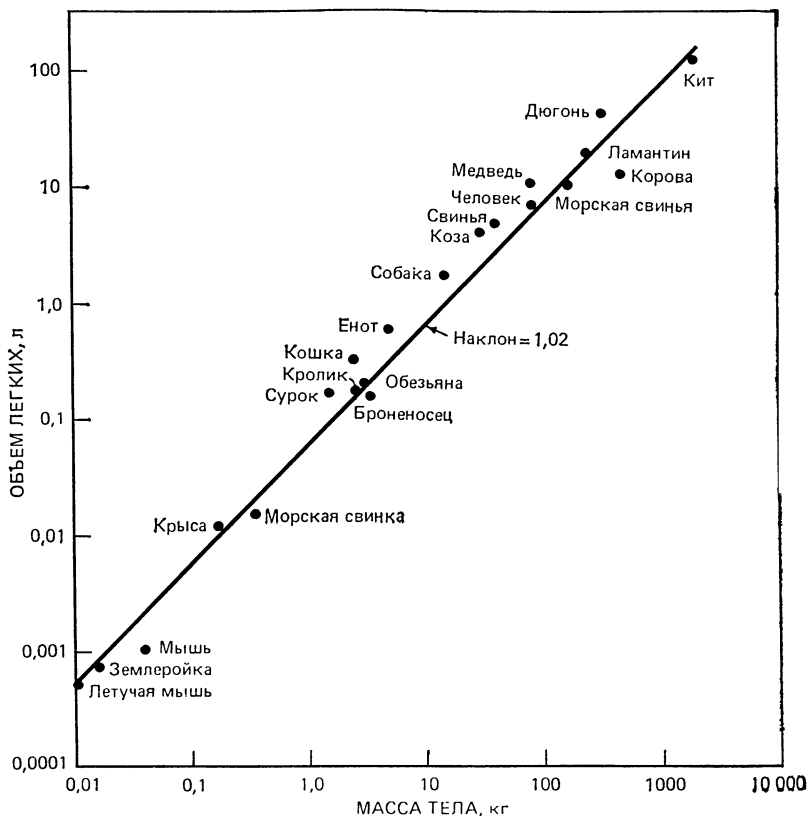


Рис. 9.1. Зависимость объема легких от размеров тела, представленная в логарифмическом масштабе. (Из Tenney, Remmers, 1963.)

и крупных млекопитающих составляет практически одинаковую долю объема тела (Tenney, Remmers, 1963.)

Более поздний обзор фактов дал следующее уравнение для связи объема легких ($V_{\text{л}}$, мл) и массы тела ($M_{\text{т}}$, кг) млекопитающих (Stahl, 1967):

$$V_{\text{л}} = 53,5 M_{\text{т}}^{1,06 \pm 0,02}.$$

Это уравнение говорит нам то же самое: объем легких по отношению к массе тела — величина почти постоянная, хотя, по-видимому, все же есть слабая тенденция к увеличению относительного объема легких с увеличением размеров тела.

В конце выдоха значительная часть легочного воздуха остается в дыхательных путях и отсюда возвращается в легкие со следующим вдохом. Объем этого необмениваемого воздуха

известен как «мертвый объем». На его значение в дыхании млекопитающих указывали Тенни и Бартлет (Tenney, Bartlett, 1967). Они исследовали животных разных размеров — от землероек и летучих мышей до китов — и обнаружили, что мертвый объем трахеи составляет практически постоянную часть объема легких.

Из этого следует вывод, что мертвый объем оказывает одинаковое относительное влияние на легочную вентиляцию у всех млекопитающих и вследствие этого концентрация CO_2 в альвеолах (P_{CO_2}) должна быть постоянной и не зависеть от величины тела. Это заключение, по крайней мере как грубое приближение, согласуется с имеющейся информацией о легких и о концентрации газов в тканях¹.

В целом дыхательная система млекопитающих достаточно хорошо изучена, и большую часть имеющейся информации можно использовать для выведения аллометрических уравнений. Несколько таких уравнений приведены в табл. 9.1, и интересно посмотреть, что каждое из них проясняет в вопросе о дыхании млекопитающих. Однако это еще не все, ибо эти уравнения можно использовать для ряда дальнейших обобщений, которые не так очевидны (см., например, работы Drorbaugh, 1960; Spells, 1960). Учитывая сказанное, рассмотрим данные табл. 9.1².

Уравнение (1) говорит нам, что дыхательный объем, т. е. объем одного вдоха, практически пропорционален размерам тела. У 1-килограммового животного дыхательный объем в покое будет составлять около 8 мл, а для больших и меньших животных пропорции относительно величины тела останутся почти такими же, поскольку показатель степени незначительно отличается от 1,0. Раньше мы видели, что объем легких V_L — также постоянная доля объема тела. Отсюда следует, что у всех млекопитающих каждый вдох в покое обновляет одинаковую долю воздуха в легких. К этому мы вернемся позже.

Остальные уравнения можно проанализировать точно так же: каждое описывает какую-либо респираторную переменную в приложении к млекопитающим в целом. Однако мы можем извлечь дополнительную информацию, комбинируя несколько уравнений. В некоторых случаях результатом будет установление степенного закона (или аллометрическое предсказание) для

¹ Существует предположение, что P_{CO_2} в крови и альвеолах у очень мелких млекопитающих ниже, чем у более крупных (Lahiri, 1975). Однако данные о концентрации CO_2 в тканевых воздушных полостях заставляют думать, что землеройки, мешотчатые прыгуны и летучие мыши по этому показателю укладываются в обычные границы для млекопитающих (Tenney, Morrison, 1967).

² В табл. 9.1 и в последующих рассуждениях используются единицы, которые обычно приняты в физиологии дыхания.

Таблица 9.1. Респираторные переменные у млекопитающих, выраженные в форме аллометрических уравнений (масса тела, M_T , кг). (Stahl, 1967.)

Переменная	Уравнение	Номер уравнения
Дыхательный объем, мл	$V_t = 7,69 M_T^{1,04}$	(1)
Жизненная емкость легких, мл	$VC = 56,7 M_T^{1,03}$	(2)
Скорость вентиляции, мл·мин ⁻¹	$\dot{V} = 379 M_T^{0,80}$	(3)
Общая растяжимость, мл·(см·Н ₂ O) ⁻¹	$C = 1,56 M_T^{1,04}$	(4)
Работа растяжения в минуту (мощность), г·см·мин ⁻¹	$\dot{W} = 962 M_T^{0,78}$	(5)
Частота дыхания, мин ⁻¹	$f_{\text{дых}} = 53,5 M_T^{-0,26}$	(6)
Скорость поглощения кислорода, мл·мин ⁻¹	$\dot{V}_{O_2} = 11,6 M_T^{0,76}$	(7)

физиологической переменной, в других случаях можно будет исключить массу тела из числа переменных. В этом случае мы можем получить показатель, независимый от величины тела, — безразмерное число, которое будет общей характеристикой дыхания млекопитающих. Рассмотрим некоторые уравнения из табл. 9.1.

Разделив уравнение (1) на уравнение (2), получаем

$$\frac{V_t}{VC} = \frac{7,69 M_T^{1,04} \text{ (мл)}}{56,7 M_T^{1,03} \text{ (мл)}} = 0,136 = \frac{1}{7} \quad (\text{ОПСМ} = 0,01).$$

В этих двух уравнениях у переменной, зависящей от массы, показатели степени в сущности одинаковы, и поэтому при делении они сокращаются, давая остаточный показатель степени при массе (ОПСМ) 0,01, который статистически незначим. Отношение безразмерное и не зависит от размеров тела. Оно показывает, что нормальный дыхательный объем (V_t) для млекопитающего в покое составляет приблизительно 1/7 объема жизненной емкости легких (VC), каковы бы ни были размеры тела.

Проанализируем упругие свойства дыхательной системы, которые выражаются общей растяжимостью в уравнении (4). Растяжимость — это изменение объема дыхательной системы при воздействии на нее единицы давления (в традиционных единицах это число миллилитров, на которое увеличится объем легких при действии давления в 1 см Н₂O). Если мы разделим уравнение (4) на уравнение (2), то получим величину, известную как удельная растяжимость, т. е. изменение объема, вызванное воздействием на каждую единицу объема легких единицей давлений. Результат выглядит следующим образом:

$$\frac{C}{VC} = \frac{1,56 M_T^{1,04} \text{ (мл/см Н}_2\text{O)}}{56,7 M_T^{1,03} \text{ (мл)}} = 0,028 \text{ (см Н}_2\text{O)}^{-1} \quad (\text{ОПСМ} = 0,01).$$

Это уравнение показывает, что при воздействии давления, равного 1 см H_2O , каждый миллилитр объема легкого млекопитающего увеличится на 0,028 мл. Другими словами, поскольку изменение объема на единицу изменения давления составляет постоянную долю объема легких, можно сделать заключение, что упругость легких всех млекопитающих одинакова.

Разделив уравнение (1) на уравнение (4), мы получим следующий результат:

$$\frac{V_t}{C} = \frac{7,69 M_T^{1,04} \text{ (мл)}}{1,56 M_T^{1,04} \text{ (мл/см } H_2O)} = 4,93 \text{ см } H_2O \quad (\text{ОПСМ} = 0).$$

В этом случае остаточный показатель степени при массе оказывается точно равным нулю. Вывод, который можно сделать из этой операции, таков: давление, необходимое для забора одного дыхательного объема, одинаково у всех млекопитающих.

При делении уравнения (5) на уравнение (7) мы получаем работу дыхания, выраженную в долях энергетического метаболизма целого организма. В этом случае единицы, использованные в обоих уравнениях, различны, и их следует пересчитать в сопоставимые. Энергия, выраженная в граммах на 1 см в 1 мин, пересчитывается в джоули в секунду (ватты), а 1 мл O_2 в процессе метаболизма соответствует 20,1 Дж. Поэтому расчеты будут иметь следующий вид:

$$\begin{aligned} \frac{\dot{W}}{\dot{V}_{O_2}} &= \frac{962 M_T^{0,78} \text{ (г} \cdot \text{см/мин)}}{11,6 M_T^{0,76} \text{ (мл } O_2/\text{мин)}} = \frac{962 \times 981 \times 10^{-7} \times (1/60) \text{ (W)}}{11,6 \times 20,1 \times (1/60) \text{ (W)}} = \\ &= 4,05 \cdot 10^{-4} \quad (\text{ОПСМ} = 0,02). \end{aligned}$$

Отношение этих двух уравнений — это отношение мощности, необходимой для дыхания, к метаболической мощности; другими словами, это безразмерное отношение фактически описывает эффективность дыхания. Оно показывает, что мощность, необходимая для дыхания в покое, составляет только 0,04% общей метаболической мощности. Оценивая эти цифры, следует вспомнить, что эффективность мышц составляет около 20%, поэтому минимальная мощность, необходимая для дыхания в покое, составляет 0,2% общей метаболической мощности. Могут сыграть свою роль и другие потери, поэтому данная абсолютная величина, может быть, еще слишком мала. Однако важно, что доля метаболической мощности, необходимая для дыхания в покое, составляет небольшую часть общего метаболизма и что для всех млекопитающих эта доля есть постоянная доля метаболической мощности независимо от размеров тела.

Уравнение (6) требует лишь небольшого комментария. Достаточно будет сказать, что уменьшение частоты дыхания с уве-

личением размеров тела определяется таким же аллометрическим показателем степени, что и удельная интенсивность метаболизма, а именно $-0,26$. Это обсуждалось раньше как одно из следствий модели аллометрических преобразований, основанной на теории упругого подобия Мак-Магона (гл. 7).

И наконец, разделим уравнение (7), описывающее скорость поглощения кислорода, на уравнение (3) — скорость вентиляции легких. В результате получим

$$\frac{\dot{V}_{O_2}}{\dot{V}} = \frac{11,6 M_T^{0,76} \text{ (мл)}}{379 M_T^{0,80} \text{ (мл)}} = 0,031 \quad (\text{ОПСМ} = -0,04).$$

В этом случае остаточный показатель степени при массе будет $-0,04$, что недостоверно отличается от нуля. Итоговое число $0,031$ оказывается безразмерным, но это не истинно безразмерное число, так как единицы объема в одном уравнении относятся к количеству кислорода, а в другом — к количеству воздуха. Оно показывает, что из каждой единицы объема вдыхаемого воздуха $0,031$ объема кислорода используется в процессе метаболизма (т. е. забирается из вдыхаемого воздуха). Более привычно, однако, говорить, что кислород, забираемый в легких, составляет $3,1\%$ объема вдыхаемого воздуха. Обобщения, к которым мы пришли в пределах точности установленных взаимосвязей, показывают, что все млекопитающие извлекают одинаковую долю кислорода из вдыхаемого воздуха.

Эти примеры должны ясно показать, какой мощный инструмент мы получаем, когда оперируем с аллометрическими уравнениями. Они позволяют нам установить черты сходства и вывести общие принципы конструкции животных, которые настолько же информативны, насколько и просты.

Конечно, необходимо помнить, что аллометрический анализ имеет тенденцию сглаживать различия между отдельными видами. Это и в самом деле желательно при установлении общих принципов, а когда они известны, информацию, полученную при детальных исследованиях отдельных видов, можно сравнить с обобщенными утверждениями. Такие сравнения часто точно выявляют физиологические специализации и поэтому могут быть особенно показательными.

Легкие птиц

Дыхательная система птиц по своему строению радикально отличается от дыхательной системы млекопитающих. Легкие млекопитающих представляют собой, в сущности, мешки с множеством подразделений (альвеол), в которые воздух входит и из которых выходит. Легкие же птиц состоят из большого числа параллельных трубочек (парабронхов), через которые воздух

протекает более или менее постоянно в одном направлении как во время вдоха, так и во время выдоха. Таким образом, однонаправленный поток воздуха в легких птицы разительно отличается от его приливно-отливного движения в легких млекопитающих (Schmidt-Nielsen, 1975b). Каковы бы ни были относительные преимущества этих двух систем, они выполняют одну и ту же функцию, а поскольку интенсивность метаболизма у птиц и млекопитающих одинаковых размеров одинакова, обе системы позволяют осуществлять газообмен с одной скоростью, по крайней мере когда животное в покое.

Весьма исчерпывающий обзор разбросанной информации по дыханию птиц был опубликован Лазиевски и Колдером (Lasiewski, Calder, 1971), а Хиндс и Колдер (Hinds, Calder, 1971) в своей работе подробно обсудили вопрос, касающийся мертвого пространства трахеи. Некоторые из аллометрических уравнений, выведенных этими авторами, приведены в табл. 9.2; для сравнения в ней приведены такие же уравнения для млекопитающих.

Таблица 9.2. Аллометрические уравнения для респираторных переменных у неворобьиных птиц и у млекопитающих (масса тела, M_T , в кг). (Lasiewski, Calder, 1971; Stahl, 1967; Tenney, Bartlett, 1967.)

Переменная	Птицы	Млекопитающие	Номер уравнения
Объем легких, мл ¹⁾	$V_L = 29,6 M_T^{0,94}$	$53,5 M_T^{1,08}$	(8)
Объем трахей, мл	$V_{TP} = 3,72 M_T^{1,09}$	$2,76 M_T^{1,05}$	(9)
Дыхательный объем, мл	$V_B = 13,2 M_T^{1,08}$	$7,69 M_T^{1,04}$	(10)
Частота дыхания, мин ⁻¹	$f_{дых} = 17,2 M_T^{-0,31}$	$53,5 M_T^{-0,28}$	(11)
Скорость вентиляции, мл·мин ⁻¹	$\dot{V} = 284 M_T^{0,77}$	$379 M_T^{0,80}$	(12)
Скорость потребления кислорода, мл·мин ⁻¹	$\dot{V}O_2 = 11,3 M_T^{0,72}$	$11,6 M_T^{0,76}$	(13)

¹⁾ Более позднее сравнение (Maina, Settle, 1982) дало уравнения для объема легких у птиц ($V_L = 30,36 M_T^{1,048}$) и млекопитающих ($V_L = 41,92 M_T^{1,041}$), в которых показатели степени при массе почти идентичны, но разница в коэффициентах пропорциональности меньше, чем в таблице.

Прежде всего отметим известный теперь факт, что у птиц и млекопитающих почти одинаковая скорость потребления кислорода в покое [уравнение (13)]. В других уравнениях мы обнаруживаем значительную разницу между птицами и млекопитающими, в частности у птиц гораздо меньше легкие [уравнение (8)], гораздо меньше частота дыхания [уравнение (11)] и соответственно с этим гораздо больше объем обмениваемого за один вдох воздуха [уравнение (10)].

В целом показатели степени при массе в этих уравнениях оказываются сходными для птиц и млекопитающих. Учитывая разнородный материал, использованный при расчетах, небольшие различия в показателях степени при массе, по-видимому, можно не принимать во внимание. Коэффициенты пропорциональности явно различны в уравнениях (8), (10) и (11).

Сравнение птиц и млекопитающих может привести к замечательным результатам. Как мы видели раньше, интенсивность метаболизма у этих двух групп одинакова [уравнение (13)]. Поскольку скорость вентиляции [уравнение (12)] у птиц ниже, птицы должны извлекать больше кислорода из вдыхаемого воздуха, чем млекопитающие. Долю извлекаемого кислорода можно легко подсчитать из уравнений (13) и (12):

$$\frac{\dot{V}_{O_2}}{\dot{V}} = \frac{11,3M_T^{0,72}}{284M_T^{0,77}} = 0,040 \quad (\text{ОПСМ} = -0,05).$$

Это означает, что птицы в общем извлекают 40 мл кислорода из каждого литра вдыхаемого воздуха. Ранее мы видели, что соответствующая величина для млекопитающих составляет 31 мл кислорода из 1 л воздуха. Таким образом, птицы действительно извлекают больше кислорода из вдыхаемого воздуха, чем млекопитающие, и P_{CO_2} в выдыхаемом воздухе поэтому должно быть соответственно выше также у птиц. Однако своеобразие ситуации заключается в том, что артериальное P_{CO_2} у птиц (оно составляет около 30 мм рт. ст. и не зависит от размеров) ниже, чем у млекопитающих (40 мм рт. ст.) (Calder, Schmidt-Nielsen, 1968).

Как это можно объяснить? Кажется, это противоречит более высокому P_{CO_2} в выдыхаемом воздухе у птиц. Однако благодаря своеобразной организации потока воздуха в легких птиц диффузионного равновесия между выдыхаемым воздухом и артериальной кровью, как у млекопитающих, не наблюдается. В артериальной крови парциальное давление кислорода может быть выше, а двуокиси углерода — ниже, чем это было бы при равновесии с выдыхаемым воздухом.

Этот очевидный парадокс объясняется особенностями потоков воздуха и крови в легких птицы, функционирующих по принципу противоточной системы (Scheid, Piiper, 1972). Таким образом, аллометрические уравнения отчетливо указывают не только на сходство, но и на характерные различия между дыханием у птиц и млекопитающих. В этом случае заключения, которые были сделаны при анализе аллометрических уравнений, показали различия, подтвержденные позже прямыми экспериментами.

Удивительно простая концепция симморфоза

Рассмотрим систему, с помощью которой кислород из окружающего воздуха поступает в митохондрии мышц. Она состоит из ряда этапов: вентиляции легких, диффузии кислорода в кровь, циркуляции крови, перекачиваемой сердцем, и диффузии из капилляров к митохондриям. Каждый компонент этой системы должен быть способен к переносу кислорода с максимальной скоростью, при которой мышцы расходуют кислород. Вместе с тем бессмысленно поддерживать более высокие возможности переноса, чем это необходимо для удовлетворения максимальных потребностей. Например, сердцу совсем не нужно быть в состоянии перекачивать крови в два раза больше, чем может когда-либо понадобиться. Идея проста: каждый элемент в этой цепи должен структурно соответствовать потребностям, но не превышать их. Этот принцип, показывающий, что структуры организованы так, чтобы соответствовать максимальным потребностям, но не превышать их, был назван *принципом симморфоза* (Taylor, Weibel, 1981).

Этот принцип имеет большой смысл. Создание и поддержание в эффективном состоянии структур, превышающих потребности, слишком дорого. Например, нет необходимости в большем количестве митохондрий в мышцах, чем это нужно для максимального использования кислорода; нет необходимости в более крупном сердце, чем необходимо для перекачивания крови; диффузионная способность легких должна точно соответствовать количеству кислорода, которое может переноситься кровью, и т. д. Этот принцип уже обсуждался в предыдущих главах, хотя отчетливо еще не был сформулирован.

В соответствии с этим принципом мы могли бы ожидать, что максимальная диффузионная способность легких должна быть равной максимальной скорости потребления кислорода, при которой организм животного может его расходовать, но не превышать ее. (Тот факт, что мышцы во время коротких бросков, или ускорений, могут превышать максимальную аэробную мощность, с этим не связан; мы сравниваем максимальное установившееся использование кислорода и способность легких поставлять этот кислород.) Существует предположение, что максимальная скорость потребления кислорода млекопитающими при движении примерно в 10 раз выше, чем в покое. Это подтвердили Тэйлор и др. (Taylor et al., 1981), изучившие 14 видов млекопитающих размерами от 7-граммового карликового хомячка до 217-килограммовой антилопы канны. Они получили линию регрессии для максимального потребления кислорода в зависимости от размеров тела с наклоном $0,79 \pm 0,05$. Когда в эти расчеты включили домашних животных, наклон остался тем же,

причем максимальное потребление кислорода в 10,3 раза превышало потребление кислорода в покое для любых данных размеров тела.

Поскольку легкие должны быть в состоянии поставлять кислород в соответствии с максимальной скоростью его расходования, способность легких к диффузии кислорода ($D_{л\text{O}_2}$) должна соответствовать этому. При измерении диффузионной способности легких у млекопитающих, сильно различающихся по размерам тела, были получены очень интересные результаты (Gehr et al., 1981). Говоря кратко, весьма тщательные морфометрические измерения показали, что диффузионная способность изменяется в зависимости от размеров тела с наклоном $0,99 \pm 0,03$ (32 вида размерами от менее 3 г до 700 кг), а не с наклоном 0,79, как можно было бы ожидать, исходя из максимального использования кислорода.

Противоречие здесь очевидно и представляется парадоксальным. Почему диффузионная способность легких (наклон 0,99) зависит от размеров непропорционально максимальному использованию кислорода (наклон 0,79)? Если у самого мелкого млекопитающего способность к диффузии кислорода едва достаточна, чтобы покрыть максимальную скорость его использования (и должна быть по крайней мере такой же большой), то у самого крупного млекопитающего диффузионная способность в 10 или 20 раз больше, чем когда-либо может понадобиться. Этот парадокс, по-видимому, противоречит принципам симморфоза. Совсем не похоже, чтобы морфометрические данные были неправильными и содержали систематическую ошибку, меняющуюся с размерами тела. Более того, прямые измерения диффузионной способности у живых животных подтвердили морфометрические данные (O'Neil, Leith, 1980). Объяснение парадокса надо искать в чем-то другом.

Одна из возможных причин этого противоречия, по-видимому, связана с величиной предполагаемого парциального давления кислорода в альвеолярном воздухе на поверхности мембраны, через которую кислород диффундирует в кровь. Хотя значение парциального давления кислорода в альвеолярном воздухе в основном сходно у всех млекопитающих и составляет примерно 100 мм рт. ст., парциальное давление на самой поверхности альвеолярной мембраны, по-видимому, ниже у более крупных млекопитающих.

Кислород достигает поверхности альвеолы в два этапа: первый — вентиляция легких и второй — диффузия внутри альвеолы. Эта диффузия предполагает наличие кислородного градиента внутри альвеолы и более низкую концентрацию кислорода на поверхности мембраны. Этот градиент часто называют *стратификацией*. Если расстояние диффузии возрастает с увеличе-

нием размеров тела, концентрация кислорода на поверхности мембраны будет ниже, таким образом, будет ниже и движущая сила диффузии через мембрану у более крупных животных. Поэтому кажущаяся непропорциональной диффузионная способность легких может быть связана с большим значением стратификации у крупных животных (Weibel et al., 1981). Другое объяснение состоит в том, что у крупных млекопитающих просто большая диффузионная способность, чем это необходимо, и что этот кажущийся парадокс вовсе не является парадоксом (Heusner, 1983).

Холоднокровные позвоночные

Дыхательные системы холоднокровных позвоночных изучены гораздо хуже. Некоторую информацию о легких амфибий и рептилий в связи с размерами тела собрали Тенни и Тенни (Tenney, Tenney, 1970). Один из недостатков этого исследования заключался в том, что число видов для расчета уравнений регрессии с приемлемой точностью было очень небольшим; еще один недостаток — это неправомерность объединения данных по таким разным животным, как черепахи, змей и ящерицы, хотя малое число доступных измерений делало желательным их объединение, чтобы иметь больше эмпирических точек. Тем не менее полученные данные позволяют предположить, что объем легких у холоднокровных позвоночных более или менее пропорционален размерам тела.

У земноводных, широко различающихся по размерам, было проведено исследование кислородного обмена (Ultsch, 1973), но в этом исследовании возникли новые сложности. Газообмен у амфибий осуществляется не только легкими, важную роль в этом играет и вся поверхность тела. И еще большая сложность обусловлена тем, что относительное значение легких и кожи в обмене кислорода и углекислого газа не одинаково (Hutchinson et al., 1968).

Ряд тщательных исследований васкуляризации кожи и легких у амфибий ясно указал на тесную зависимость между скоростью поглощения кислорода и васкуляризацией кожи. У мелких экземпляров, для которых характерна наивысшая удельная интенсивность метаболизма, кожа васкуляризована обильнее, чем у крупных особей (Szarski, 1964). Это соотношение справедливо как для хвостатых, так и для бесхвостых амфибий. У безлегочных саламандр, у которых, как это видно из названия, легкие отсутствуют, кожа снабжена самым большим количеством сосудов (Czopek, 1965). Имеющиеся данные показывают отчетливую взаимосвязь васкуляризации с размерами те-

ла, но она не годится для анализа в форме аллометрических уравнений.

Что касается рыб, то здесь ситуация другая. На рыбах была проведена целая серия отличных исследований, при этом тщательно проанализировали ряд важных переменных, таких, как площадь жабр и расстояние диффузии.

Жабры рыб

Для большинства рыб жабры — самый главный, если не единственный орган дыхания. Жабры должны обеспечивать достаточное поглощение кислорода, и, очевидно, размеры этого органа должны изменяться с изменением размеров рыбы, точнее с изменением скорости поглощения кислорода.

Физические принципы, лежащие в основе газообмена в жабрах рыб, и их взаимосвязь со структурой жабр были тщательно изучены Хьюзом (Hughes, 1966) и многими другими исследователями (см., например, обзор Hugnes, Morgan, 1973).

Наиболее важная для газообменной функции жабр переменная — это диффузионная способность. [Размерность для диффузионной способности жабр — $\text{см}^3 \text{O}_2 \cdot \text{мин}^{-1} \cdot (\text{мм рт. ст.})^{-1}$ — обозначает количество кислорода, которое диффундирует за единицу времени на единицу разницы парциального давления для целой жабры.]

Диффузионная способность в наибольшей степени зависит от общей площади поверхности жабр; другие переменные оказывают на нее меньшее влияние. Трудно прямо определить диффузионную способность (например, измеренная диффузионная способность меняется в зависимости от скорости протекания воды между пластинками жабр), поэтому мы будем рассматривать только площадь поверхности жабр. Площадь поверхности относительно легко определить, хотя, если эта процедура выполняется тщательно, она чрезвычайно трудоемка, как и большинство морфометрических исследований.

Убедительно доказано, что относительная площадь жабр гораздо больше у высокоактивных рыб, таких, как тунец и макрель, чем у плавающих медленно, таких, как иглобрюх или рыба-жаба (Gray, 1954). Это, конечно, находится в полном соответствии с гораздо более высокой скоростью поглощения кислорода у высокоактивных рыб. Однако для нас не представляет интереса сравнение площади жабр активных и медленно плавающих рыб, так как это не связано с влиянием размеров.

Для нас представляет интерес выяснение вопроса о том, как влияют на функционирование жабр размеры тела и скорость по-

глощения кислорода. Чтобы избежать влияния различий в нормальной активности рыб, следует сопоставлять площадь жабр и скорость потребления кислорода у рыб разных размеров внутри одного вида. Это действительно будет весьма информативным, так как по мере роста форма рыб не меняется, и они остаются, таким образом, изометрическими в широких размерных границах. Было бы интересно попытаться связать величину жабр с метаболическими потребностями в кислороде при максимальной устойчиво поддерживаемой скорости потребления кислорода во время плавания. Однако мы располагаем подобной информацией, полученной лишь на небольшом числе видов, и по этим видам отсутствуют тщательно собранные количественные данные по морфологии жабр. Можем ли мы вместо этого сравнить потребление кислорода в покое у рыб в их дыхательных органах, как это мы с успехом сделали для млекопитающих?

Проблема заключается в том, что очень трудно, а по-видимому, и вообще невозможно определить «нормальную» интенсивность метаболизма покоя у рыб. Интенсивность метаболизма у рыб зависит от температуры воды и может изменяться по величине на один или два порядка с изменением температуры. Интенсивность метаболизма меняется также в зависимости от содержания кислорода в воде, от времени измерения относительно циркадного ритма, от времени нахождения рыбы в экспериментальном аппарате, от степени подавления внешних стимулов, от уровня освещенности, от размеров экспериментальной камеры, от наличия или отсутствия других рыб («групповой эффект»; золотая рыбка и форель, например, спокойнее в группе).

Помимо всех этих факторов, существуют и факторы долгосрочного действия, например предварительная температурная акклимация, предыдущие световые циклы и т. д. Физиологи рыб прекрасно знают об этих трудностях и не пытаются измерять «истинную» интенсивность метаболизма у рыб, а тщательно определяют такие термины, как основной метаболизм, стандартный метаболизм, метаболизм покоя, минимальный метаболизм покоя, обычный метаболизм и т. д. Однако, даже когда условия тщательно определены, трудно сравнивать результаты различных исследователей по множеству различных видов рыб.

Эти перечисленные факторы (трудность в установлении нормальной интенсивности метаболизма для какого-либо одного вида и чрезвычайная изменчивость от вида к виду) делают фактически невозможным сравнение данных таким же способом, как мы это делали при широких обобщениях на млекопитающих. Но что мы можем использовать для наших специальных

целей — так это зависимость интенсивности метаболизма от размеров тела в пределах одного вида, определяемой при идентичных во всех прочих отношениях условиях желательным одним исследователем. Обширная литература по интенсивности метаболизма у рыб показывает широкие изменения в наклоне линий регрессии, которые связывают потребление кислорода с размерами тела в логарифмическом масштабе.

Не вдаваясь в подробное описание, мы можем вкратце представить результаты следующим образом: наклон (показатель степени b в обычном уравнении метаболизма $\dot{V}_{O_2} = aM_T^b$) сильно варьирует, изменяясь от 0,37 до 1,05. Однако данные на границах этого разброса встречаются редко, и большая часть значений оказывается в пределах от 0,7 до 0,9 с преобладанием величин близких к 0,8. По-видимому, целесообразно суммировать это множество результатов, указав, что скорость потребления кислорода у рыб не связана с поверхностью прямо ($b=0,67$) и не прямо пропорциональна массе тела ($b=1,0$). У большинства рыб эта связь, очевидно, характеризуется показателями, промежуточными между этими двумя значениями и редко выходящими за их пределы (Barlow, 1961; Beamish, Mookherjee, 1964; Beamish, 1964; Brett, 1964; Edwards et al., 1969; Job, 1955; Pritchard et al., 1958; Ralph, Everson, 1968; Saunders, 1963; Wohlschlag, 1963).

Площадь жабр. Вернемся к вопросу о площади поверхности жабр у рыб. На нескольких видах рыб размерами от менее 1 г до 40 кг провели ряд тщательных исследований. Данные, приведенные в табл. 9.3, чрезвычайно показательны. Для некоторых видов размеры различаются более чем в 100 раз, что делает результаты более значимыми. Рассмотрим сначала коэффициент a , который прямо выражает относительную площадь поверхности жабр. Для рыб массой тела 1 кг a выражает численное значение площади поверхности жабр в квадратных метрах. Отсюда совершенно очевидно, что площадь поверхности жабр 1-килограммового тунца (быстро плавающей рыбы) в 10—15 раз больше, чем 1-килограммовой плотвы или рыбы-жабы (малоактивных животных). Другие данные, не включенные в табл. 9.3, показывают, что между видами могут существовать даже 26-кратные различия, поскольку у 1-килограммовой рыбы площадь поверхности жабр иногда очень мала (0,07 м²) (Muir, Hughes, 1969).

Если в величине площади поверхности жабр обнаруживается межвидовая изменчивость, то для размерных зависимостей внутри одного вида характерно удивительное постоянство. Наклон линии регрессии в этом случае меняется от 0,8 до 0,9.

Таблица 9.3. Площадь дыхательной поверхности у рыб: площадь поверхности жабр (A , m^2) связана с массой тела (M_t , кг) уравнением $A = a M_t^b$ (данные по млекопитающим включены для сравнения)

Виды	Границы размеров, кг	a	b	Источник данных
Плотва	—	0,129	0,9	Muir, Hughes, 1969
Рыба-жаба	0,015—0,8	0,131	0,79	Hughes, Gray, 1972
Ушастый окунь	0,001—0,9	0,196	0,79	Price, 1931
19 видов	0,071—6,4	0,399	0,82	Gray, 1954; Ursin, 1967; цитируется по Muir, Hughes, 1969
Тунцы (желтоперый и синий)	4—40	1,33	0,87	Muir, Hughes, 1969
Тунцы (полосатый)	1—6	1,85	0,85	Muir, Hughes, 1969
Млекопитающие	0,025—25	3,31	0,98	Weibel, 1972

Это гораздо меньшая изменчивость, чем изменчивость по интенсивности потребления кислорода у рыб, однако, как мы отметили ранее, наиболее обычный наклон линии регрессии метаболизма также заключается между 0,8 и 0,9.

Теперь сравним площадь дыхательной поверхности у рыб и у млекопитающих (рис. 9.2). Площадь поверхности жабр у тунцов, как мы видели раньше, существенно больше, чем у других изученных рыб, и приближается к площади поверхности легких млекопитающих. Тунцы — сильные, быстро плавающие рыбы, и, что, возможно, более важно, все три исследованных вида — так называемые «теплокровные» рыбы, которые поддерживают температуру плавательных мышц относительно независимой от температуры окружающей их воды (Carey, Teal, 1966, 1969; Graham, 1973).

Мы знаем, что кислород содержится в воде в гораздо меньших количествах, чем в атмосферном воздухе. Поэтому, казалось бы, логично ожидать, что у высокоактивных теплокровных рыб площадь дыхательной поверхности должна быть гораздо больше, чем у млекопитающих. Однако, задумавшись на минуту, мы поймем, что этого быть не должно. В хорошо аэрированной воде кислород находится в равновесии по парциальному давлению с кислородом в атмосферном воздухе: 0,2 атм. В тонком поверхностном слое жидкости на внутренней поверхности легких кислород также будет в диффузионном равновесии с воздухом в легких (в этом случае немного меньше 0,2 атм). Таким образом, диффузия и через жаберный, и через альвеолярный эпителий идет от поверхностной пленки воды через эпителиаль-

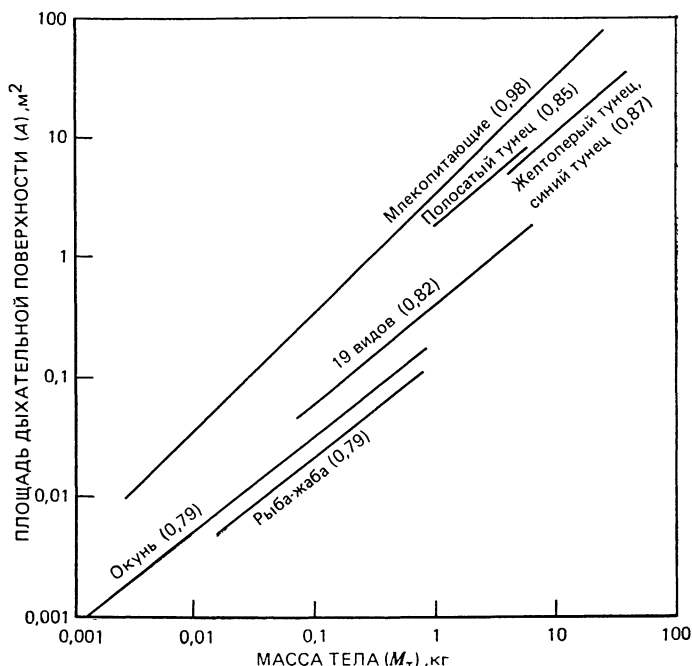


Рис. 9.2. Зависимость общей площади поверхности жабр у рыб от размеров тела. У медленно плавающей рыбы-жабы площадь жабр самая маленькая, у быстро плавающих тунцов — самая большая. По общей площади дыхательной поверхности тунцы фактически приближаются к млекопитающим. (Из Gray, 1954; Hughes, Morgan, 1973 и др.)

ную мембрану в кровь. Если толщина эпителия одинакова, градиент диффузии также будет одинаковым, и общая необходимая площадь для дыхания и в воздухе, и в воде должна быть одинаковой. (Это предполагает эффективное обновление воды, которое и происходит в жабрах; но это было бы невозможно, если бы легкие альвеолярного типа были заполнены жидкостью.)

В заключение мы можем сделать вывод, что площадь поверхности жабр у рыб связана с потребностями кислородного обеспечения и что она связана с размерами тела отношением, сходным с зависимостью между потреблением кислорода и размерами тела. Межвидовое разнообразие у рыб и сложности в обосновании приемлемой нормальной интенсивности метаболизма для любой данной рыбы в настоящее время затрудняют точный анализ размеров жабр. Тем не менее из-за своей хорошо определенной, хотя и сложной, геометрии жабры рыб долж-

ны представлять собой весьма удобный и перспективный объект для дальнейшего анализа, и начало этому уже положено (Hills, Hughes, 1970).

Все, что мы узнали из этой главы, можно суммировать следующим образом. Возможности дыхательной системы позвоночных по снабжению кислородом соответствуют метаболическим потребностям. Это неудивительно; гораздо важнее то, что уравнения, которые описывают влияние масштаба, можно использовать для того, чтобы обнаружить как характерные различия, так и сходство в общих принципах строения дыхательной системы позвоночных. Перейдем теперь к среде, которая переносит кислород внутри тела, т. е. к крови.

10. Кровь и перенос газов

У всех позвоночных и многих беспозвоночных кровь играет главную роль в транспорте газов. У позвоночных кислород переносится гемоглобином, который содержится в эритроцитах. Двуокись углерода, напротив, переносится в основном в виде карбонат-ионов в плазме крови. Принято считать, что снабжение кислородом важнее, чем выведение двуокиси углерода, и что как бы ни было обильно снабжение кислородом, двуокись углерода выводится с той же скоростью, с которой она образуется.

Основными параметрами, которые представляют интерес в связи с переносом кислорода и влияниями масштаба, являются: 1) концентрация гемоглобина, которая определяет, как много кислорода может перенести одна единица объема крови; 2) общий объем крови в теле и следовательно, общее содержание гемоглобина в крови; 3) размеры эритроцитов и 4) сродство гемоглобина к кислороду, которое важно как для связывания кислорода в легких, так и для передачи его в тканях.

Концентрация гемоглобина

Концентрацию гемоглобина и кислородную емкость крови изучали у большого ряда млекопитающих (Larimer, 1959; Burke, 1966). Как можно было ожидать, кислородная емкость крови оказалась строго пропорциональной концентрации гемоглобина в ней. Средняя концентрация гемоглобина у 18 млекопитающих размерами от мелкой летучей мыши до лошади составляла 128,7 г гемоглобина на 1 л крови. Соответствующее значение кислородной емкости крови было 175,0 мл O_2 на 1 л крови. Какой-либо отчетливой связи с размерами тела не наблюдалось.

В литературе существует огромная масса дополнительной информации. Общая картина однообразна: концентрация гемоглобина в крови почти всех млекопитающих приближается к значению 150 г гемоглобина в 1 л крови, но редко его превышает, и эта величина, по-видимому, не зависит от размеров тела. Таким образом, у мелких млекопитающих, несмотря на присущий им

высокий уровень метаболизма и относительно большие потребности в кислороде, кровь обладает такой же кислородной емкостью, как и у крупных млекопитающих.

Чем же обусловлен этот верхний предел (который все же в некоторых случаях превышает)? Нормальная кровь у млекопитающих состоит почти на 45% из эритроцитов и на 55% из плазмы, причем доля эритроцитов лишь изредка бывает выше (Altman, Dittmer, 1961; Dunaway, Lewis, 1965). Когда человек акклиматизируется к большим высотам, доля эритроцитов и, таким образом, способность крови переносить кислород увеличиваются в ответ на более низкое его давление. Повышенные концентрации гемоглобина в крови накладывают определенные обязательства, так как оно увеличивает вязкость крови и возлагает дополнительную нагрузку на сердце.

Когда доля эритроцитов в крови увеличивается, вязкость крови возрастает все более и более быстро, что делает невозможным бесконечное увеличение концентрации эритроцитов (рис. 10.1). До некоторого момента это окупается увеличением концентрации гемоглобина, поскольку на этом отрезке вязкость, а следовательно, и рабочая нагрузка на сердце возрастают лишь умеренно. Но затем, когда вязкость резко возрастает, рабочая нагрузка на сердце увеличивается непропорционально увеличению кислородной емкости. Оптимальная точка, при которой переносится максимальное количество кислорода на единицу работы сердца, задается касательной к кривой вязкости, проведенной из начала координат. Соответствующая ей концентрация гемоглобина составляет около 150 г на 1 л крови. Это и есть обычная концентрация гемоглобина в крови млекопитающих, при которой, следовательно, переносится максимальное количество кислорода с наименьшей возможной рабочей нагрузкой на сердце.

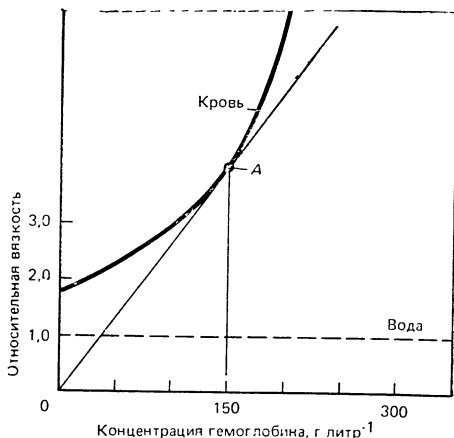


Рис. 10.1. Вязкость крови млекопитающих (в сравнении с вязкостью воды, равной 1) резко увеличивается с увеличением концентрации гемоглобина. Точка А показывает концентрацию гемоглобина, оптимальную для транспорта кислорода и рабочей нагрузки на сердце.

Мы видели, что при акклиматизации к высоте концентрация гемоглобина превышает это значение. Очевидно, особые обстоятельства приводят к нарушению оптимальной концентрации гемоглобина. И, по-видимому, не случайно у самого мелкого млекопитающего — землеройки — концентрация гемоглобина в крови выше, чем у других млекопитающих, — около 170 г на 1 л крови (Ulrich, Bartels, 1963). У мелких летучих мышей концентрация гемоглобина даже еще выше: отмечены значения до 244 г гемоглобина на 1 л крови (Jürgens et al., 1981).

Таким образом, мы пришли к выводу, что концентрация гемоглобина в крови млекопитающих не зависит от их размеров, однако могут возникать особые физиологические требования, которые приводят у некоторых животных к превышению оптимальной концентрации.

Объем крови

Общий объем крови у большинства млекопитающих составляет от 60 до 70 см³ на 1 кг массы тела; таким образом, относительный объем крови не зависит от размеров тела. Уравнение для объема крови (V_k , мл) относительно массы тела (M_t , кг) имеет следующий вид: $V_k = 65,6 M_t^{1,02}$ (Stahl, 1967). Показатель степени при массе почти не отличается от 1,0; т. е. кровь млекопитающих составляет в общем постоянную часть массы тела.

Следует отметить, что из этого общего правила имеются исключения, и эти исключения весьма значительны. В частности, у некоторых ныряющих млекопитающих относительный объем крови гораздо больше. Очевидно, это объясняется тем, что кровь представляет собой наиболее важное хранилище кислорода, которым снабжается мозг во время ныряния.

Поскольку у наземных млекопитающих объем крови составляет постоянную долю массы тела, а концентрация гемоглобина в крови не зависит от размеров тела, общее количество гемоглобина в теле животного (произведение объема крови на концентрацию гемоглобина) будет постоянной долей массы тела (опять-таки за исключением ныряющих млекопитающих).

Размеры эритроцитов

Эритроциты млекопитающих по форме напоминают круглые двояковогнутые диски. Они легко деформируются и могут проходить через капилляры, диаметр которых меньше диаметра эритроцита, тем не менее диаметр этих клеток дает неплохое приближение для величины необходимого просвета капилляров. Если мы сравним размеры эритроцитов различных млекопитающих, то обнаружим, возможно, неожиданный факт — их диа-

метр оказывается довольно однообразным и не зависит от размеров тела (табл. 10.1).

Таблица 10.1. Диаметр эритроцитов разных млекопитающих; более чем у 100 видов дополнительно изученных млекопитающих эритроциты по диаметру не выходят за пределы, указанные в таблице. (Altman, Dittmer, 1961.)

Вид	Диаметр эритроцита, мкм	Вид	Диаметр эритроцита, мкм	Вид	Диаметр эритроцита, мкм
Землеройка	7,5	Овца	4,8	Лошадь	5,5
Мышь	6,6	Человек	7,5	Слон	9,2
Крыса	6,8	Корова	5,9	Горбатый кит	8,2
Собака	7,1				

Мы располагаем обширнейшей информацией относительно эритроцитов (Altman, Dittmer, 1961). В списке эритроцитов от 115 видов млекопитающих большая часть значений (свыше 100) укладывалась в границы от 5 до 8 мкм без какой-либо корреляции с размерами тела. У самого мелкого млекопитающего — землеройки — и одного из самых крупных — горбатого кита — размеры эритроцитов практически одинаковы — 7,5 и 8,2 мкм соответственно. Ни у одного из млекопитающих диаметр эритроцитов не превышает 10 мкм, и только у нескольких (овца, коза, олень) диаметр меньше 5 мкм.

Выводы, которые можно сделать из приведенных данных, таковы: 1) капилляры у самых мелких и самых крупных млекопитающих имеют фактически одинаковый диаметр и 2) высокая интенсивность метаболизма у самых мелких млекопитающих, очевидно, не требует какой-либо специфической адаптации эритроцитов (т. е. расстояние диффузии внутри эритроцита не оказывает влияния на интенсивность метаболизма).

У других позвоночных эритроциты овальные, а не дискообразные. У птиц короткий диаметр овального эритроцита почти равен диаметру эритроцита млекопитающих — от 6 до 7 мкм, а длинный — почти в два раза больше. Эритроциты рептилий также овальны и несколько больше, чем у птиц, — короткий и длинный диаметры составляют около 12 и 20 мкм. Эритроциты рыб имеют приблизительно такие же размеры, но в сравнении с ними эритроциты амфибий кажутся гигантскими. У бесхвостых амфибий эритроциты достигают 20—25 мкм длины, тогда как у хвостатых — 35 мкм, а у некоторых видов даже превышают 50 мкм (Szarski, Czopek, 1966). Мы пока еще не понимаем, каково функциональное значение более крупных по сравнению с другими позвоночными эритроцитов амфибий, поэтому и не будем обсуждать этот вопрос более подробно.

Поглощение кислорода и его перенос

Обратимое связывание кислорода с гемоглобином имеет значение для двух процессов: 1) поглощения кислорода в органах дыхания и 2) высвобождения кислорода в метаболически активных тканях. Высокая степень сродства гемоглобина к кислороду благоприятствует активному поглощению кислорода дыхательной поверхностью. Вместе с тем высвобождению кислорода в тканях благоприятствует низкая степень сродства, так что кислород легко высвобождается из связи с гемоглобином. Таким образом, степень сродства гемоглобина к кислороду должна быть в некотором роде компромиссной между этими двумя требованиями. Можно ли найти какую-либо связь между сродством гемоглобина к кислороду и размерами тела, которая бы соответствовала высокой интенсивности метаболизма у мелких млекопитающих?

Сродство гемоглобина к кислороду. Обычный и очень удобный способ описания связи между гемоглобином и кислородом — это так называемая кривая кислородной диссоциации. Эта кривая показывает для любой конкретной пробы крови степень насыщения гемоглобина кислородом при любой данной его концентрации. Ряд типичных кривых кислородной диссоциации для крови млекопитающих приведен на рис. 10.2.

Форма этих кривых почти одинакова, но их расположение в обычной системе координат до некоторой степени различно. Если кривая диссоциации расположена левее, то гемоглобин связывает больше кислорода при любом данном давлении кислорода. Иными словами, кривая, расположенная левее, указывает на более высокое сродство к кислороду. Если кривая расположена правее, то при любом данном давлении кислорода его связывается меньше, т. е. сродство гемоглобина к кислороду низкое, и он легче высвобождается. Таким образом, расположение кривой диссоциации левее или правее указывает соответственно на высокое или низкое сродство к кислороду.

В гл. 9 было показано, что интенсивность вентиляции легких тесно связана с потребностью в кислороде, причем парциальное давление кислорода в легких не зависит от размеров. У всех млекопитающих при нормальных условиях парциальное давление кислорода в альвеолярном воздухе очень близко к 100 мм рт. ст. (при нормальном атмосферном давлении). Взглянув на кривые диссоциации, приведенные на рис. 10.2, мы видим, что при P_{O_2} , равном 100 мм рт. ст., кровь всех млекопитающих насыщена фактически на 100%, т. е. гемоглобин принял полную нагрузку кислорода и больше связывать его не в состоянии, даже если давление кислорода повысится.

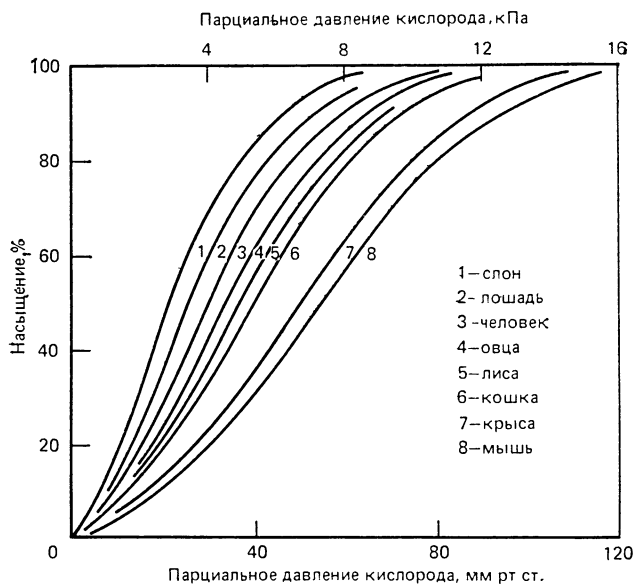


Рис. 10.2. Кривые кислородной диссоциации для крови млекопитающих разных видов. У мелких млекопитающих сродство гемоглобина к кислороду ниже. Это облегчает отдачу кислорода в тканях для поддержания высокого уровня метаболизма у мелких животных. (Из Schmidt-Nielsen, 1972.)

Мы можем заключить, что, хотя кровь млекопитающих и различается по сродству к кислороду, это не оказывает заметного влияния на количество кислорода, которое она может забрать при нормальном парциальном давлении кислорода в альвеолах.

Таким образом, кажется, что у млекопитающих сродство гемоглобина к кислороду не имеет существенного значения для скорости его поглощения в легких. Это, однако, неверно для животных, у которых обычно P_{O_2} в альвеолярном воздухе не достигает 100 мм рт. ст. Так, у животных, которые обитают на больших высотах, например у южноамериканской ламы, сродство крови к кислороду гораздо выше величины, обычной для млекопитающих, т. е. кривая кислородной диссоциации для них расположена значительно левее границ, обычных для млекопитающих (Hall et al., 1936). Таким образом, высокое сродство крови к кислороду у ламы облегчает поглощение кислорода при низком атмосферном давлении на больших высотах. Это высокое сродство к кислороду и его влияние на степень насыщения кислородом артериальной крови ламы подтверждено достаточно полно (например, Banchero et al., 1971). Сдвиг влево характерен для небольшого числа животных, обитающих на большой вы-

соте. Когда равнинные животные, в том числе человек, акклиматизируются к высоте, их кривые диссоциации по существу не меняются или даже могут слегка сдвигаться в противоположную сторону (Lenfant, Sullivan, 1971).

У некоторых роющих грызунов кровь характеризуется исключительно высоким сродством к кислороду (кривая диссоциации расположена слева). Среди них у луговых собачек (грызуны) сродство крови к кислороду особенно высокое, фактически такое же высокое, как у ламы. Луговые собачки роют норы глубиной до 5 м (Sheets et al., 1971), и, по-видимому, иногда этим животным приходится дышать в своих плохо вентилируемых норах воздухом с низким парциальным давлением кислорода; при этом высокое сродство крови к кислороду облегчает его поглощение. И действительно, из 17 изученных видов грызунов лишь собачки способны выжить при самом низком парциальном давлении кислорода (Hall, 1966).

В заключение еще раз отметим, что у огромного большинства млекопитающих расположение кривой кислородной диссоциации (сродство к кислороду) не имеет большого значения для поглощения кислорода в легких при обычном парциальном давлении кислорода. Однако из этого правила имеются исключения, которые можно объяснить особенностями местообитаний животных, такими, как большая высота или подземный образ жизни. В этих случаях поглощение кислорода обеспечивается более высоким, чем обычно, сродством крови к кислороду.

Высвобождение кислорода в тканях. Серия кривых диссоциации на рис. 10.2 показывает связь между сродством к кислороду и размерами тела млекопитающих. Кривые кислородной диссоциации для мелких животных расположены правее, что указывает на более низкое сродство крови к кислороду и более легкое его высвобождение, тогда как у более крупных животных кривые расположены левее, т. е. сродство крови к кислороду у них выше.

Мы видели, что расположение кривой диссоциации, вероятно, не связано с поглощением кислорода в легких, за исключением некоторых особых случаев (высокогорные и роющие животные). В таком случае существует ли более значимая связь между легкостью высвобождения кислорода и размерами тела?

С этой точки зрения в расположении кривых диссоциации можно найти больше смысла. Однако нам необходим удобный способ, чтобы выразить положение кривой диссоциации и сродство к кислороду. Обычно эти переменные выражаются через величину давления полунасыщения (P_{50}), которое иногда называют «давлением отдачи» для кислорода. Это давление (P_{50}) не является точным давлением отдачи O_2 , так как в некоторых

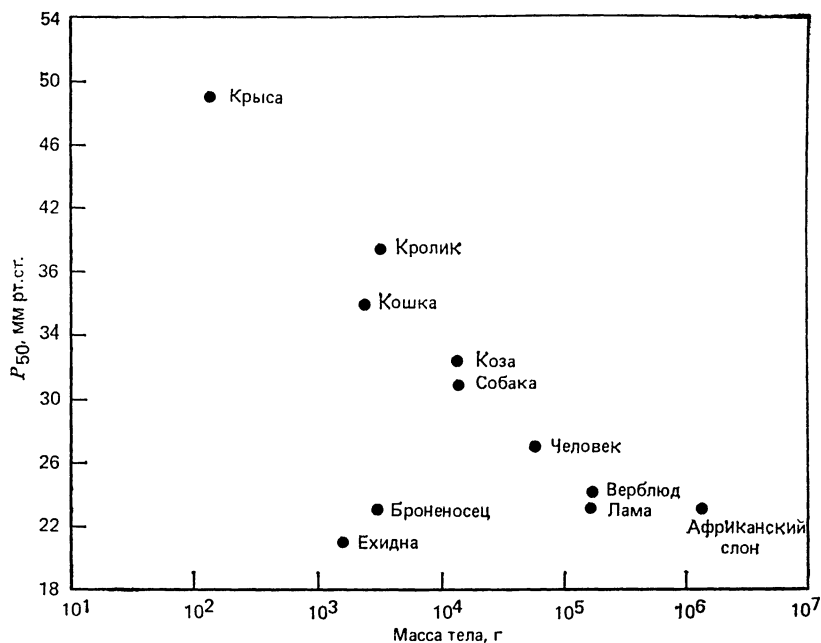


Рис. 10.3. Зависимость между величиной тела и сродством крови к кислороду. Сродство определяли при температуре тела, свойственной каждому виду. (Из Dhindsa et al., 1971.)

тканях кровь отдает меньше половины содержащегося в ней кислорода, а в других, особенно в работающих мышцах, высвобождается гораздо больше половины. Однако давление полунасыщения можно использовать как качественную оценку сродства к кислороду, поскольку для кривой, расположенной справа, давление отдачи выше, чем для кривой, расположенной слева, независимо от того, сколько кислорода отдается: четверть, три четверти или больше.

Насколько достоверны данные, свидетельствующие о зависимости между сродством крови к кислороду и размерами тела? Сумчатые в этом отношении похожи на настоящих млекопитающих — у семи видов размерами от 30-граммовой сумчатой мыши до 30-килограммового рыжего кенгуру P_{50} варьирует от 41,9 до 24,6 мм рт. ст. (Bland, Holland, 1977). Отчетливая связь с величиной тела отмечена также у девяти видов настоящих млекопитающих, как показано на рис. 10.3 (Dhindsa et al., 1971). Однако у двух других (роющих) млекопитающих этот показатель очень высокий и выходит за установленные границы. Ранее было показано (Hall, 1966), что у многих роющих грызу-

нов сродство к кислороду высокое. Фактически обнаруживается такое большое разнообразие и изменчивость, что представляется сомнительной тесная корреляция сродства к кислороду с размерами тела (Lahiri, 1975), а большую часть вариаций, по-видимому, можно объяснить другими факторами (например, высотой или рытвом нор) (Prothero, 1980; Bartels, 1982).

Связь с размерами тела, по-видимому, существует у птиц (Lutz et al., 1974) и, возможно, также у лягушек (Tazawa et al., 1979) и ящериц (Pough, 1977). Лутц с соавторами исследовали семь видов птиц, от воробья (0,025 кг) до нанду (30 кг), различающихся по размерам в тысячу раз, и нашли значения P_{50} от 41,3 до 20,7 мм рт. ст., достоверно связанные с размерами. Предположим, что, несмотря на большое разнообразие, связь с размерами все же существует. В чем тогда состояло бы ее функциональное значение?

Более высокое давление отдачи у мелкого млекопитающего соответствовало бы его более высокому удельному метаболизму. Поскольку удельное поглощение кислорода у млекопитающего размером с землеройку почти в 30 раз выше, чем у слона, ткани землеройки должны получать кислород в 30 раз быстрее, т. е. кислород должен диффундировать из капилляров в клетки, где происходит обмен веществ, с такой же высокой скоростью. Для этого необходим более крутой градиент диффузии, что достигается 1) уменьшением расстояния диффузии; 2) увеличением способности к диффузии. Расстояние диффузии зависит от плотности капилляров, что мы обсудим позже, а способность к диффузии — от давления отдачи для кислорода (функция кривой диссоциации). Для крови мыши и землеройки P_{50} в два или три раза выше, чем для крови слона, что соответствует сказанному выше. Почему же давление отдачи (P_{50}) в крови мелких животных не достигает еще большей величины? Ответ очевиден — если бы кривая диссоциации была расположена еще правее, кровь в легких не насыщалась бы полностью при нормальном альвеолярном P_{O_2} , равном 100 мм рт. ст.

Однако существует и другой фактор, способствующий высвобождению кислорода, это — хорошо известный эффект Бора. Когда CO_2 или другая кислота добавляется в кровь, кривая диссоциации сдвигается вправо, обеспечивая высвобождение кислорода. Этот эффект увеличивает количество кислорода, высвобождающегося в тканях, когда CO_2 или другие кислые метаболиты (например, молочная кислота) поступают в кровь капилляров. В 1960 г. Риггсом (Riggs, 1960) было показано, что эффект Бора сильнее проявляется у мелких, нежели у крупных млекопитающих. В цельной крови этот эффект выражен неотчетливо, но он явно больше у самых мелких млекопи-

тающих, таких, как землеройка и мышь (Bartels, 1964). Таким образом, эффект Бора дополняет уже и так более высокое давление отдачи кислорода в тканях мелких животных.

Расстояние диффузии упоминалось как важная составляющая градиента диффузии кислорода из капилляра в потребляющую клетку. О необходимости высокой плотности капилляров у мелких животных писал еще Крог (Krogh, 1929), который определил количество капилляров в мышцах лошади, собаки и морской свинки. Он обнаружил, что у самых мелких животных плотность капилляров наиболее высокая (более короткое расстояние диффузии), эти наблюдения были впоследствии подтверждены другими исследователями. Однако тот факт, что разные авторы использовали различные методики, затруднил сравнение результатов, поэтому мы решили предпринять исследование плотности капилляров в некоторых мышцах у большого числа животных (Schmidt-Nielsen, Pennycuik, 1961). В мышцах особей одного вида мы обнаружили широкие вариации, связанные частично с соотношением красных и белых мышечных волокон, а также с общим использованием мышц. Например, исключительно большое количество капилляров в жевательных мышцах овец, по-видимому, связано с тем фактом, что эти жвачные животные проводят много времени, двигая челюстями. Связь между плотностью капилляров и размерами тела оказалась не столь неоспоримой, как это предполагалось ранее. У самых мелких животных плотность капилляров действительно очень высока, но у более крупных, начиная с кролика, очевидной связи плотности капилляров с размерами тела обнаружено не было.

Возможно, масштабные влияния, другие, чем только снабжение кислородом, в данном случае важнее расстояния между капиллярами. Быть может, такие причины, как размеры мышечного волокна и ограничения, накладываемые на них, оказывают вторичное влияние на плотность капилляров способом, который мы еще не понимаем.

Снабжение топливом

До сих пор мы обсуждали интенсивность метаболизма только с точки зрения снабжения кислородом, но так же важно снабжение топливом или субстратом, который окисляется. К сожалению, об этом важном аспекте часто забывали или его совершенно игнорировали. Чтобы высокая удельная интенсивность метаболизма поддерживалась на стационарном уровне, топливо должно поставляться тканям со скоростью, соответствующей использованию O_2 . В свете этого можно объяснить

очень высокое содержание сахара в крови, обнаруженное у некоторых насекомых.

У насекомых кислород проникает к клеткам через заполненные воздухом трубочки-трахеи и не зависит от крови и кровообращения, но топливо поступает через кровь. У очень активных летающих насекомых, таких, как пчелы, концентрация сахара в крови может достигать 5 или 10%, что на два порядка выше, чем у большинства млекопитающих (Wyatt, 1967); очевидно, это обусловлено необходимостью поставлять топливо высокоактивным летательным мышцам.

Концентрация глюкозы в крови млекопитающих, по-видимому, связана с размерами тела, причем более высокая концентрация обнаружена у мелких млекопитающих (Umminger, 1975). Это аналогично снабжению кислородом, когда высокая скорость поступления его к тканям достигается посредством крутого градиента диффузии, который в свою очередь определяется большой разницей концентраций и небольшими расстояниями диффузии. Интересно было бы выяснить, подтвердится ли эта зависимость по мере получения новых данных, а также обнаруживаются ли сходные зависимости у птиц.

Выводы

Обобщая свойства крови, которые важны для переноса кислорода, мы можем сделать следующие выводы:

1. Концентрация гемоглобина в крови высших позвоночных относительно постоянна (около 15 г гемоглобина на 100 мл крови) и не зависит от размеров животного. Это значение оптимально для нагрузки на сердце. Более высокая концентрация гемоглобина связана с исключительными потребностями, такими, как у ныряющих животных, у которых необходимость увеличенных запасов кислорода в крови заставляет нарушать ограничения на рост концентрации гемоглобина.

2. Объем крови у млекопитающих составляет от 6 до 7% объема тела и не зависит от размеров животного. Ныряющие млекопитающие, для которых важен большой запас кислорода, и тут составляют исключение — объем крови у них больше.

3. Размеры эритроцитов в каждой группе позвоночных не зависят от размеров тела. У слона и землеройки эритроциты примерно одинаковых размеров. Пока неясно, почему для каждой группы позвоночных характерны специфические размеры эритроцитов. Тот факт, что у хвостатых амфибий эритроциты очень велики, не имеет рационального объяснения.

4. Степень сродства гемоглобина к кислороду, по-видимому, меняется в зависимости от размеров тела. Это, очевидно, не связано со скоростью поглощения кислорода в легких, за исключением некоторых животных, у которых более высокая степень сродства к кислороду имеет адаптивное значение (роющие грызуны и высокогорные животные, но не ныряющие млекопитающие). Вместе с тем низкая степень сродства к кислороду у мелких млекопитающих облегчает высвобождение кислорода в тканях. Доставка кислорода к тканям у самых мелких млекопитающих облегчается и более высокой плотностью капилляров, т. е. более коротким расстоянием диффузии, и, кроме того, действием CO_2 , уменьшающим сродство гемоглобина к кислороду (эффект Бора).

11. Сердце и кровообращение

Система кровообращения состоит из насоса — сердца — и связанной с ним системы труб — кровеносных сосудов. Размеры насоса и труб должны соответствовать предъявляемым к ним требованиям, и представляется очевидным, что наиболее важное требование для позвоночных — это перенос газов. Если это требование выполняется, то, по-видимому, будет удовлетворяться и большая часть или все остальные запросы, предъявляемые к системе кровообращения, а именно транспорт питательных веществ, промежуточных продуктов обмена, продуктов выделения, гормонов, тепла и т. п.

Кровеносная система служит также для передачи усилия. Кровь используется в качестве гидравлической жидкости, например для осуществления ультрафильтрации (в почках и при обмене жидкостей в капиллярах) или для изменения объема (например, при эрекции полового члена). Сердце сообщает крови необходимую для этого силу, что отражается в давлении крови. Мы увидим, что кровяное давление — это физиологический параметр, по-видимому, не зависящий от размеров.

Сердце млекопитающих

У млекопитающих с увеличением размеров тела снижается относительное потребление кислорода. В связи с этим несколько удивляет тот факт, что относительная величина сердца у крупных и мелких млекопитающих одинакова и составляет и у мыши, и у слона около 0,6% массы тела. В литературе приводится много данных, касающихся размеров сердца у млекопитающих (например, Clark, 1927; Crile, Quiring, 1940; Grande, Taylor, 1965; Holt et al., 1968). Приведенное ниже уравнение, связывающее массу сердца (M_c , кг) и массу тела (M_t , кг), отражает общую картину (Prothero, 1979):

$$M_c = 0,0058 M_t^{0,98}.$$

95%-ный доверительный интервал у показателя степени 0,98 этого уравнения равен $\pm 0,02$, и это означает, что практически показатель степени равен 1. Из уравнения следует, что у млеко-

питающих в целом сердце составляет всегда одну и ту же долю массы тела, в цифрах равную 0,58%, разумеется, с отклонениями вверх и вниз от этой величины.

У всех млекопитающих сердце имеет одинаковое строение и на какое-то время мы можем предположить, что ударный объем пропорционален размеру самого сердца. Таким образом, снижение и относительной потребности в кислороде, и кровотока достигается у больших животных не в результате относительного уменьшения сердца или ударного объема, а путем снижения частоты сокращений.

Измерение частоты сокращений сердца (f_c , мин⁻¹; M_T в кг) у млекопитающих в состоянии покоя дает следующее уравнение (Stahl, 1967, по данным Brody, 1945):

$$f_c = 241 M_T^{-0,25}.$$

Показатель степени в этом уравнении —0,25 с 95%-ным доверительным интервалом $\pm 0,02$ не отличается от показателя в уравнении, описывающем удельную интенсивность метаболизма. Из этого следует, что приспособление к снижению удельной интенсивности метаболизма целиком обеспечивается снижением частоты работы насоса, тогда как размеры сердца (и, как мы приняли, ударный объем) остаются неизменной долей размера тела.

В этом простом рассуждении мы не учитывали возможных различий в способности крови переносить кислород у мелких и крупных млекопитающих, поскольку мы уже видели, что концентрация гемоглобина и, следовательно, способность крови к переносу кислорода не зависят от размеров тела.

Согласуются ли эти выводы с данными о величине сердечного выброса у млекопитающих, характеризующихся разными размерами тела? Можно проанализировать уравнение сердечного выброса ($\dot{Q}_c$, мл·мин⁻¹, и M_T , кг), приведенное Сталем (Stahl, 1967):

$$\dot{Q}_c = 187 M_T^{0,81}.$$

Показатель степени 0,81 при величине массы тела имеет 95%-ный доверительный интервал, равный $\pm 0,01$, и если полностью верны наши предыдущие рассуждения, то мы должны были бы ожидать, что показатель степени будет равен 0,75 (как для потребления кислорода). Однако несколько более высокий показатель степени может означать, что у крупных животных отношение уровня кровотока к потреблению кислорода несколько выше. Трудно установить, различаются ли в действительности эти зависимости. Помимо неопределенности статистической природы существуют и другие источники изменчивости, в частности использование различных методик, физиологическое со-

стояние животных, и особенно выбор объектов или видов животных для исследования (это можно назвать биологическим шумом). Что означает разница в величинах показателей степени, если ее выразить в реальных цифрах? В табл. 11.1 приводятся вычисленные на основе предыдущего уравнения величины потребления кислорода и сердечного выброса для животных массой тела от 0,1 до 1000 кг. Далее эти цифры используются для определения различий в содержании кислорода между артериальной и венозной кровью у этих животных.

Таблица 11.1. Сравнение разницы в содержании кислорода между артериальной и венозной кровью у млекопитающих разных размеров, вычисленной по уравнениям, приведенным в тексте.

	Масса тела, кг				
	0,1	1,0	10	100	1000
Потребление O_2 , мл·мин ⁻¹	2,02	11,6	66,7	384	2210
Сердечный выброс, мл·мин ⁻¹	28,96	187	1207	7795	50 332
Разница в содержании O_2 между артериальной и венозной кровью, мл O_2 /100 мл крови	6,96	6,20	5,53	4,93	4,39

Разница в содержании кислорода между артериальной и венозной кровью у животных разных видов колеблется от 4 до 7 мл кислорода на 100 мл крови — вполне реальный диапазон. Действительно ли у мелких животных имеется тенденция к использованию большей части приносимого артериальной кровью кислорода, остается неясным. Неопределенность величин показателей степени в этих уравнениях указывает лишь на возможность существования такой тенденции, но этот вопрос нуждается в исследовании. Весьма, однако, реально, что эта тенденция указывает на наличие разрыва, обусловленного физиологическими ограничениями на функцию сердца у самых мелких млекопитающих.

Землеройки — самые мелкие млекопитающие. Взрослая землеройка может весить не более нескольких граммов. Одна из самых мелких — карликовая белозубка (*Suncus etruscus*) — весит около 2,5 г (Weibel et al., 1971). Другая — *Sorex cinereus* — весит 3—4 г. Расчеты показали, что частота сокращений сердца у млекопитающего массой 3 г в состоянии покоя должна составлять 1029 в 1 мин.

Прежде чем перейти к дальнейшему обсуждению, отметим, что у землероек потребление кислорода в покое (насколько его можно определить у этих столь беспокойных животных) более

чем в 3 раза выше, чем это можно ожидать, исходя из размеров их тела (табл. 11.2). Такую же и еще более высокие интенсивности метаболизма наблюдали и у других мелких землероек. Обширная сводка по этому вопросу дается Фогелем (Vogel, 1976). Можно дать разумное объяснение такому отклонению от «ожидаемых» величин интенсивности метаболизма у самых мелких млекопитающих, однако об этом речь пойдет ниже, когда мы будем обсуждать вопросы теплопродукции и терморегуляции.

Таблица 11.2. Сравнение полученных в опыте величин потребления кислорода и частоты сердечных сокращений у *Sorex cinereus* (масса тела=0,003 кг) (Morrison, Ryser, Dawe, 1959). Ожидаемые величины рассчитаны по уравнениям регрессии по Стало. (Stahl, 1967.)

	Наблюдаемые	Ожидаемые	Отношение наблюдаемых величин к ожидаемым
Потребление O_2 , л $O_2 \cdot g^{-1} \cdot ч^{-1}$	9,0 (в покое) 30 (макс.)	2,81	3,2
Размеры сердца, % массы тела	1,66	0,58	2,9
Частота сердечных сокращений, мин ⁻¹	600 (в покое) 1320 (макс.)	1029	0,6

Если потребление кислорода в три раза выше ожидаемого, то частота сердечных сокращений также должна быть в три раза выше ожидаемой, что составит совершенно неприемлемое число ударов в минуту — 3000. Но это будет так, если изменения ударного объема и размеров сердца будут подчиняться обычным масштабным правилам (т. е. масса сердца будет составлять 0,58% массы тела). Однако у *Sorex cinereus* сердце непропорционально велико и составляет 1,7% массы тела, т. е. оно почти в три раза больше ожидаемой величины (табл. 11.2). Теперь уместно спросить, не имеем ли мы в данном случае дело с физиологическим ограничением, которое накладывается на продолжительность сокращения. Для того чтобы сердце сократилось, вытолкнуло кровь, расслабилось и вновь наполнилось кровью, необходимо некоторое минимальное время, после чего может произойти следующее сокращение.

Наибольшая частота сокращений сердца, наблюдавшаяся у землероек (и у колибри, имеющих примерно такие же размеры тела), несколько превышала 1200 ударов в 1 мин. Это означает, что весь сердечный цикл проходит меньше, чем за 50 мс. То, что нам известно о скорости проведения возбуждения и частоте сокращения, позволяет предположить, что ограничения на

частоту сердечных сокращений вполне возможны. Если это так, то непропорционально большие размеры сердца землеройки отражают тот факт, что частоту сокращений сердца уже нельзя увеличить настолько, чтобы за счет этого обеспечить потребность в кислороде. Единственным выходом из положения в таком случае оказывается увеличение размеров сердца. Интересно, что максимальная частота сердечных сокращений у *Sorex cinereus* (1320 мин⁻¹) примерно в два раза превышает частоту в состоянии покоя. У других млекопитающих отношение этих частот в покое и при максимальной нагрузке несколько выше, хотя и незначительно, примерно в три раза.

Далее мы увидим, что сходное отклонение размеров сердца от ожидаемого обнаруживается у самых мелких колибри. В сравнении с другими птицами их сердце непропорционально велико. И в этом случае разумно предположить, что тут имеется разрыв в масштабном преобразовании, связанный с ограничениями на возможность увеличения частоты сердечных сокращений.

Сердце птиц

Размеры сердца у самых разных птиц были определены рядом авторов (например, Parrot, 1894; Hartmann, 1955). Для наших целей наиболее просто использовать уравнения, выведенные Колдером (Calder, 1968) и Лазиевски и Колдером (Lasiewski, Calder, 1971), которые на основе большого количества доступных данных провели аллометрический анализ характеристик дыхания у птиц. Выведенные этими авторами уравнения для размеров сердца были основаны на материале Хартмана (Hartmann, 1955), собранном по 1340 птицам, принадлежащим к 291 виду. Этот материал обладал несомненным достоинством, поскольку его собрал один исследователь, и вариабельность, привносимая оценкой материала, собранного разными людьми, в данном случае исключена.

Уравнения, связывающие массу сердца (M_c , кг) и частоту сердечных сокращений (f_c , мин⁻¹) с массой тела (M_T , кг) у птиц, имеют следующий вид:

$$\begin{aligned} M_c &= 0,0082 M_T^{0,91}, \\ f_c &= 155,8 M_T^{-0,23}. \end{aligned}$$

О чем нам говорят эти уравнения? Рассмотрим сначала сердечный выброс. Предположим, как мы это делали в случае млекопитающих, что ударный объем пропорционален размеру сердца; это вполне разумно при отсутствии данных противоположного характера. Умножая массу сердца на частоту сердечных сокращений, мы получим число, выражающее работу сердца. Для

птицы массой в 1 кг мы можем использовать коэффициент для размеров сердца (0,0082), который умножается на коэффициент для частоты (155,8), что дает величину 1,278. Эта же процедура для млекопитающих дает величину 1,398 ($0,0058 \times 241$). Сходство полученных результатов позволяет предположить, что у птиц и млекопитающих величина сердечного выброса одинакова. Этого и следовало ожидать, поскольку интенсивности метаболизма у птиц и млекопитающих почти одинаковы, как об этом говорилось в гл. 6.

Второй путь установления такой зависимости основан на предположении о том, что большие размеры сердца у птиц компенсируются соответственно более низкой частотой сокращений, по крайней мере в состоянии покоя. Что происходит при нагрузке (например, в полете), известно недостаточно хорошо. Нередко полагают, что у млекопитающих частота сердечных сокращений при максимальной нагрузке может увеличиваться почти в три раза. Немногочисленные наблюдения на птицах позволяют допустить, что у них частота сердечных сокращений также может увеличиваться в три раза и даже немного более. Согласно данным, приводимым в обзоре Бергера и Харта (Berger, Hart, 1974), частота сердечных сокращений у мелких птиц (10—20 г) в полете увеличивается по сравнению с частотой в покое в 2,4 раза, а у крупных птиц (500—1000 г) она увеличивается в три раза. Наиболее высокая частота была зарегистрирована у голубя: ее средняя величина при коротких перелетах увеличивалась в 3,5 раза (Hart, Roy, 1966). У голубя отмечали и более высокие частоты (115 в покое, 670 в полете), что дает отношение, равное 5,8 (Butler et al., 1977), а у белошейей казарки это отношение составляло 7,2 (Butler, Woakes, 1980).

В отсутствие лучшей информации вполне допустимо в порядке рабочей гипотезы предположить, что ограничения на частоту сердечных сокращений у птиц иные, нежели у млекопитающих. Недостаток соответствующих данных подчеркивает, как мало мы знаем о физиологических характеристиках животных, находящихся в состоянии активности, в особенности в моменты максимальной нагрузки; эти и в самом деле интересные проблемы начинают привлекать все большее внимание исследователей.

Имеет смысл проанализировать также показатели степени в уравнениях, которые приведены выше. Наклон линии регрессии для частоты сердечных сокращений у птиц равен $-0,23$ и сходен с таковым для удельного потребления кислорода, а также с наклонами линий регрессии для частоты сердечных сокращений и потребления кислорода у млекопитающих. В связи с этим можно, видимо, ожидать, что и показатель степени в уравнении, связывающем размеры сердца с размерами тела,

будет сходен с таковым для млекопитающих, т. е. близким к 1,0. Оказалось, однако, что этот показатель степени равен 0,91, причем 95%-ный доверительный интервал для него равен $\pm 0,03$, т. е. показатель степени достоверно отличен от 1,0. Это просто означает, что чем мельче птица, тем относительно крупнее у нее сердце. Это подтвердил и Грабб (Grubb, 1983), который для диапазона размеров, различающихся в 1000 раз, получил показатель степени, равный 0,92.

Увеличение относительных размеров сердца вблизи нижней границы ряда размеров тела — это то же самое явление, которое отмечалось для самых мелких млекопитающих — землероек. Однако, по-видимому, у птиц увеличение относительных размеров сердца в ряду изменяющихся размеров тела происходит более равномерно. Но и здесь колибри, подобно землеройкам, располагаются четко выше линии регрессии для птиц в целом.

В табл. 11.3 сопоставляются полученные Хартманом (Hartmann, 1955) размеры сердца у двух видов колибри с ожидаемой величиной размеров сердца, вычисленной по ранее приведенным уравнениям. Оказалось, что сердце колибри имеет значительно большие размеры, чем это следует из уравнения, которое уже учитывает относительное увеличение размеров сердца у мелких птиц. И опять мы стоим перед искушением сделать вывод, что исключительный размер сердца у этих очень мелких птиц связан с ограничениями на максимально возможную частоту сердечных сокращений.

Таблица 11.3. Сопоставление размеров сердца у двух видов колибри с размерами, ожидаемыми на основе расчетов по уравнению для сердца птиц

	Масса тела, г	Размер сердца, % массы тела		Отношение наблюдае- мого разме- ра к ожи- даемому
		наблюдае- мый	ожидаемый	
<i>Campylopterus hemileucurus</i>	11,9	1,95	1,22	1,6
<i>Selasphorus scintilla</i>	2,23	2,40	1,42	1,7

Зарегистрированная у колибри максимальная частота сердечных сокращений сходна с частотой у землероек: 1260 ударов в 1 мин у птицы массой 3,3 г (Lasiewski, 1964). У нас нет уверенности, что эта частота действительно максимальна или что 1200 или 1300 ударов в минуту есть предел, который нельзя превзойти. Однако если частота сердечных сокращений выступает как ограничение, то усиление кровотока, необходимое летящему колибри, видимо, можно обеспечить только путем

увеличения ударного объема (т. е. как размеров сердца, так и способности крови связывать кислород). Для выяснения этого вопроса необходимы дополнительные данные.

Сумчатые

В гл. 6 мы видели, что у сумчатых интенсивность метаболизма существенно ниже, чем у плацентарных млекопитающих, однако зависимость метаболизма от размеров тела подобна зависимости для млекопитающих (одинаковые наклоны линий регрессии). Какими особенностями кровеносной системы объясняется это различие?

Частота сердечных сокращений (f_c , мин⁻¹; M_T , кг) для сумчатых млекопитающих регистрировалась в ряду животных, различающихся по размерам в 1000 раз — от 0,019 до 19,8 кг (Kinpeag, Brown, 1967). Уравнение регрессии для 17 изученных видов имеет следующий вид:

$$f_c = 106M_T^{-0,27}.$$

Наклон линии регрессии, равный $-0,27$, недостоверно отличается от наклона для плацентарных млекопитающих или от наклона для удельного потребления кислорода. Вместе с тем численный коэффициент более чем в половину меньше, чем для плацентарных: 106 против 241. Таким образом, у сумчатых в целом сердце сокращается вдвое реже, чем у плацентарных тех же размеров. Это согласуется с тем, что у сумчатых интенсивность метаболизма покоя ниже, чем у плацентарных (Dawson, Hulbert, 1970; MacMillen, Nelson, 1969). При нагрузке частота сердечных сокращений увеличивается. У шести видов сумчатых массой от 0,112 до 26,7 кг максимальная установившаяся частота сердечных сокращений была в 1,9—2,8 раза выше, чем частота в покое у этого же вида (Baudinette, 1978). Это, видимо, меньше, чем обычно наблюдается у плацентарных, однако значение этого факта трудно оценить, поскольку данные по ударному объему сердца отсутствуют.

Итак, определение размеров сердца и частоты сердечных сокращений у сумчатых показало, что более низкий сердечный выброс, параллельно с которым обнаруживается более низкая интенсивность обмена, обусловлен низкой частотой сердечных сокращений, тогда как размеры сердца составляют постоянную долю массы тела. Было бы интересно измерить сердечный выброс, поскольку тогда можно вычислить ударный объем. Еще один аспект, заслуживающий анализа, — это изучение различий в содержании кислорода между артериальной и венозной кровью, которые вполне могут оказаться иными по сравнению с различиями, являющимися нормой для плацентарных млекопитающих.

Холоднокровные позвоночные

У амфибий и рептилий сердце несколько меньше, чем у млекопитающих, и составляет в среднем 0,4—0,5% массы тела (Altman, Dittmer, 1971). Мне неизвестно, проводился ли тщательный анализ большого ряда животных с разными размерами тела, но нет никаких оснований полагать, что тут обнаружится систематическое отклонение от картины, характерной для высших позвоночных, у которых относительные размеры сердца независимы от размеров тела.

Потребление кислорода у рептилий и амфибий на порядок и даже больше ниже, чем потребление кислорода у млекопитающих, и сильно зависит от температуры. Тем не менее, поскольку размеры сердца у них не радикально меньше, чем у млекопитающих, менее высокие требования к работе сердца удовлетворяются и при меньшей частоте его сокращений.

Однако какова же «нормальная» частота сердечных сокращений у холоднокровных позвоночных? У птиц и млекопитающих частота сердечных сокращений в покое достаточно постоянна; для холоднокровного животного частоту сердечных сокращений, по-видимому, следует определять при какой-то температуре, «нормальной» для данного животного. Однако «нормальная» температура для одного животного может сильно отличаться от «нормальной» температуры для другого. Это делает невозможным измерение потребления кислорода у холоднокровных животных в целях сравнения ряда видов.

Большой материал по рыбам собрали Крайл и Квинринг (Crile, Quiring, 1940). Он позволяет провести более полный анализ связи между размерами сердца и тела. На основе данных по 34 видам рыб массой от 0,005 до 32 кг эти авторы получили следующее уравнение:

$$M_c = 0,0022 M_t^{1,026}.$$

Мы видим, что относительный размер сердца у костистых рыб составляет 0,22% массы тела и фактически не меняется с размерами тела. У типичной рыбы массой 1 кг масса сердца составляет 2,2 г.

Данных по размерам сердца у пластиножаберных рыб недостаточно для надежного сравнения с костистыми рыбами. У четырех видов, изученных Крайлом и Квинрингом (Crile, Quiring, 1940), относительные размеры сердца колеблются от 0,06 до 0,27% массы тела со средним $0,15 \pm 0,08$.

Какие выводы мы можем сделать из этих скудных сведений? Во-первых, в каждой крупной группе позвоночных относительные размеры сердца остаются постоянными независимо от размеров тела (за исключением того, что самые мелкие млекопи-

тающие и птицы имеют непропорционально большое сердце). Во-вторых, у земноводных и пресмыкающихся сердце несколько меньше, чем у млекопитающих, а у рыб оно еще меньше, составляя примерно одну треть относительного размера сердца млекопитающих.

Беспозвоночные

Зависимость между частотой сердечных сокращений и интенсивностью метаболизма у млекопитающих и птиц имеет интересную аналогию в одной из групп беспозвоночных — у пауков. Мы видели, что у млекопитающих и птиц частота сердечных сокращений изменяется обратно пропорционально массе тела, причем линия регрессии имеет такой же отрицательный наклон ($-0,25$), как и линия в уравнении, связывающем удельную интенсивность метаболизма с размерами тела.

У очень многих пауков, различающихся по размерам более чем на два порядка, от примерно 30 до 10 000 мг, зависимость частоты сердечных сокращений (f_c , мин $^{-1}$) от массы тела (M_T в кг) выражается следующим уравнением (Carrel, Heathcote, 1976):

$$f_c = 423 M_T^{-0,409}.$$

При выводе этого уравнения использовали данные по всем группам пауков, за исключением маленькой группы примитивных пауков-охотников и пауков-тенетников. Затем авторы вывели уравнение для удельной интенсивности метаболизма у пауков ($\dot{V}^*_{O_2}$, мл $O_2 \cdot g^{-1} \cdot ч^{-1}$), используя данные Андерсона (Anderson, 1970, 1974), и получили следующее уравнение:

$$\dot{V}^*_{O_2} = 947 M_T^{-0,408}.$$

Показатели степени для частоты сердечных сокращений и удельного потребления кислорода обнаруживают удивительное совпадение — оба равны $-0,41$. Этот показатель степени отличается от соответствующей величины ($-0,25$) для млекопитающих. В остальном ситуация как у млекопитающих, у которых изменения удельного метаболизма полностью обеспечиваются изменениями частоты сердечных сокращений, тогда как относительные размеры сердца остаются неизменными. Можно предположить, что у пауков относительные размеры сердца также остаются постоянными, хотя у нас нет сведений, подтверждающих это предположение.

Работа сердца

Работу, которая требуется для обеспечения циркуляции крови, производит сердце. Совершенно очевидно, что большое сердце слона производит большую работу, нежели маленькое сердце землеройки, однако как именно эта переменная изменяется с размерами тела?

Обычно считается, что работа насоса включает три составляющих: 1) энергию давления, связанную с внутренним давлением, 2) кинетическую энергию, сообщаемую движущейся жидкости, 3) потенциальную энергию, обусловленную гравитацией. В случае сердца потенциальной энергией, обусловленной гравитацией, можно пренебречь, поскольку кровь возвращается в сердце на тот же самый уровень, с которого она была вытолкнута из него. Сообщенная крови кинетическая энергия по крайней мере в покое составляет малую часть общей энергии, поэтому мы можем сильно упростить задачу, рассматривая работу сердца (W_c) как произведение среднего артериального давления крови (P) и выбрасываемого объема крови (V), т. е. $W_c = P \cdot V$.

Работа, необходимая для перемещения крови через легкие млекопитающих, мала по сравнению с работой, необходимой для циркуляции крови во всем организме. Давление в легочной артерии равно примерно 20% давления в аорте, и поскольку объем крови, идущей по обеим системам, одинаков, работа будет прямо пропорциональна среднему артериальному давлению в каждой из систем. Иными словами, системное кровообращение (большой круг кровообращения) требует примерно в 5 раз большей работы, чем малый.

Мы уже видели, что сердечный выброс (минутный объем) изменяется с размерами тела так же, как потребление кислорода или очень близко к этому. Все имеющиеся данные позволяют предположить, что давление крови у млекопитающих — физиологически постоянная величина, причем среднее артериальное давление составляет 100 мм рт. ст. и не зависит от размеров тела. Как следствие этого оказывается, что на общую работу сердца (среднее артериальное давление, умноженное на сердечный выброс) будет затрачиваться одна и та же постоянная доля общего потребления кислорода, независимо от размеров животного.

Следующий шаг — сравнение птиц и млекопитающих. И опять, насколько мы знаем, давление крови у птиц не зависит от размеров тела, хотя его величина представляется несколько более высокой, чем у млекопитающих. Грабб зарегистрировал среднее давление крови у птиц шести видов — от голубя до эму (0,4—38 кг) — и показал, что средняя величина давления

у птиц составляет 133 мм рт. ст., а у млекопитающих — в среднем 97 мм рт. ст. (Grubb, 1983). Поскольку сердечный выброс у обеих групп одинаков, работа сердца у птиц должна быть большей, чем у млекопитающих, примерно на одну треть. Это согласуется с большими, чем у млекопитающих, размерами сердца птиц.

Конечно, следует помнить, что это очень широкие оценочные обобщения, которые лишь показывают вероятную ситуацию. Совершенно очевидно, что для более обоснованных выводов необходимы дальнейшие подробные исследования.

Вместе с тем заключение, к которому мы пришли, рассматривая давление крови, можно вывести также на основе анализа аллометрических уравнений. Для удельного потребления кислорода ($\dot{V}^*_{O_2}$) и для частоты сердечных сокращений (f_c) уравнения для млекопитающих будут иметь следующий вид:

$$\begin{aligned}\dot{V}^*_{O_2} &= k_1 M_T^{-0,25}, \\ f_c &= k_2 M_T^{-0,25}.\end{aligned}$$

Разделив одно уравнение на другое, мы избавимся от массы тела и получим следующее общее выражение:

$$\frac{\dot{V}^*_{O_2}}{f_c} = \frac{k_1}{k_2} = k'.$$

Это уравнение выражается в единицах

$$\frac{\text{мл } O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}}{\text{с}^{-1}} = \text{мл } O_2 \cdot \text{г}^{-1}.$$

Остаточный показатель степени при массе в частном равен нулю. Это свидетельствует, что количество метаболической энергии (мл O_2), потребляемой на 1 г массы тела за один удар сердца, — величина постоянная, k' , и не зависит от размеров тела.

Мы можем продолжить эти рассуждения. Масса сердца пропорциональна массе тела, $M_c \sim M_T$, и мы предполагаем, что удельное потребление кислорода сердечной мышцей пропорционально удельному потреблению кислорода всем телом: $\dot{V}^*_{O_2 c} \sim \dot{V}^*_{O_2 T}$. Отсюда следует, что независимо от размеров животного у всех млекопитающих сердце потребляет одинаковое количество кислорода, чтобы снабжать тело 1 мл кислорода. Иначе говоря, сердце использует одну и ту же долю всего перекачиваемого им кислорода.

Будет ли при нагрузке положение сохраняться таким же, как в состоянии покоя? Сведений по этому вопросу недостаточ-

но, и ответ может быть только приблизительным. У человека давление крови при нагрузке может увеличиваться в полтора раза — до 180—200 мм рт. ст. Однако сердечный выброс не увеличивается пропорционально увеличению потребления кислорода. Это происходит потому, что при интенсивной работе количество кислорода, которое мышцы забирают из крови, сильно увеличивается. Вследствие этого содержание кислорода в смешанной венозной крови снижается, а общая разница в содержании кислорода между артериальной и венозной кровью может увеличиться чуть ли не в три раза. В результате получается, что потребление кислорода при нагрузке увеличивается в 15 раз по сравнению с потреблением в состоянии покоя, при этом сердечный выброс увеличивается не более, чем в 5 раз. Поскольку работу сердца мы определили просто как произведение давления на объем, работа сердца относительно переноса кислорода при большой нагрузке может фактически снизиться. Возможно, однако, что это и не так, поскольку с усилением кровотока может быть превышено критическое число Рейнольдса¹ для перехода к турбулентному потоку в аорте и тем самым работа по перекачиванию крови может увеличиться. Важность явления турбулентности при нагрузке у человека недостаточно хорошо установлена, а на животных этим вопросом не занимался никто. Он требует большего внимания, в особенности с точки зрения масштабных явлений.

Турбулентность в сосудах

Вопрос о турбулентности в сосудах весьма интересен, но опять же сведений по этому вопросу недостаточно. По-видимому, появление в кровяном русле турбулентности было бы расточительным. Тем не менее часто говорят о том, что у человека в норме в состоянии покоя поток крови близок к турбулентности: стало быть, при нагрузке турбулентность становится существенно важной.

Критическое число Рейнольдса (Re) для возникновения турбулентности в жидкости, текущей в прямой трубке, как известно, равно 2000; когда Re превышает это значение, развивается турбулентность.

Число Рейнольдса для потока однородной ньютоновской жидкости в прямой жесткой трубке рассчитывается следующим образом:

$$Re = \frac{ud\rho}{\eta},$$

¹ Число Рейнольдса — безразмерная величина, выражающая отношение между силами инерции и вязкости в движущейся жидкости. В этом контексте оно указывает, что при его высоких значениях в жидкости возникает турбулентность.

где u —средняя скорость жидкости в см/с, d —диаметр трубки в сантиметрах, ρ — плотность жидкости в г/см³, η — динамическая вязкость в пуазах. Предположим, что у человека сердечный выброс равен 5 л/мин при поперечном сечении аорты 4 см² ($d=2,2$ см), из этого мы можем определить, что средняя скорость крови будет равна 21 см/с. Вязкость крови при 37 °С составляет около 0,03 пуаз, плотность ее близка к 1,0. Тогда число Рейнольдса будет равно $Re=(21 \times 2,2 \times 1)/0,03=1540$ (Folkow, Neil, 1971).

Эти вычисления показывают, что поток в аорте характеризуется числом Рейнольдса, близким к критическому¹. Поскольку сердечный выброс при тяжелой нагрузке возрастает примерно в 5 раз, скорость крови (и, следовательно, число Рейнольдса) будет в 5 раз выше, т. е. значительно выше критического.

Этот вывод не учитывает, что уравнение применимо к равномерному потоку в жестких трубках. Пульсирующий поток крови может препятствовать возникновению турбулентности, поскольку она не устанавливается мгновенно, для ее возникновения требуется некоторое время. Кроме того, поток в такой неньютоновской жидкости, как кровь, в эластичной трубке сильно отличается от потока ньютоновской жидкости в жесткой трубке. И наконец, критическое число Рейнольдса не обязательно равно 2000. Сам Рейнольдс обнаружил, что нестабильность в общем возникала при Re от 10 000 до 12 000. Полученные сравнительно недавно данные показывают, что наблюдаемое критическое значение Re зависит в первую очередь от того, в какой степени устраняются возмущения потока; на практике достигаются критические значения Re , превышающие 40 000 (Rouse, 1961)².

Можно ли что-нибудь сказать о возможности развития турбулентности в связи с размерами тела? Заведомо допуская неточность, проведем следующие рассуждения. Плотность (ρ) и вязкость (η) крови млекопитающих для этого случая независимы от размеров, поэтому можно написать, что $Re \sim ud$.

Площадь поперечного сечения аорты (A , см²) для разных млекопитающих — от 16-граммовой мыши до 75-тонного гренландского кита (всего исследовано 35 видов, различающихся по размерам в 5 млн. раз) — определил Кларк (Clark, 1927). По этим данным составлено уравнение: $A=0,094 M_T^{0,82}$

¹ В других отделах кровеносной системы и скорость течения крови, и диаметр трубки d ниже, следовательно, значение Re также будет ниже.

² Существует определенное значение Re , ниже которого турбулентность не возникает. В круглых трубках этот предел составляет 2000; ниже этого критического предела доминирующее влияние оказывает вязкость, стабилизирующая поток. Однако верхний предел Re неопределен, и следует помнить, что турбулентность развивается на некотором расстоянии после входа жидкости в трубку и что для ее развития требуется некоторое время.

(с 95%-ным доверительным интервалом показателя степени, равным $\pm 0,03$). Если предположить, что сердечный выброс пропорционален интенсивности метаболизма, то среднюю скорость течения крови u можно определить по следующему уравнению:

$$u \sim \frac{\dot{Q}}{A} \sim \frac{M_T^{0,75}}{M_T^{0,82}} = M_T^{-0,07}.$$

Это означает, что средняя скорость течения крови несколько снижается с увеличением размеров тела. Из выражения для площади поперечного сечения аорты мы получим, что диаметр (d) пропорционален $M_T^{0,41}$. На основе этого мы можем вычислить изменение Re относительно размеров тела:

$$Re \sim u \cdot d \sim M_T^{-0,07} \cdot M_T^{0,41} = M_T^{0,34}.$$

На основе этого приблизительного подсчета можно предположить, что число Рейнольдса для тока крови в аорте увеличивается примерно как корень третьей степени из величины размеров тела. Очевидно, что если турбулентность не имеет критического значения для кровообращения человека, она будет иметь еще меньшее значение для любого более мелкого животного. Какую роль может играть турбулентность у животных, более крупных, чем человек, таких, как лошадь, в особенности при большой нагрузке, предстоит еще выяснить.

Мгновенная скорость при попадании крови в аорту выше, чем средняя скорость, но вместе с тем с повышением частоты сердечных сокращений при нагрузке пульсовая длительность уменьшается. Кроме того, турбулентность не развивается мгновенно, для того чтобы она возникла, требуется некоторое конечное время.

Остается сказать, что число Рейнольдса увеличивается с размерами тела, однако диаметр аорты изменяется не пропорционально линейным размерам животных. Это снижает линейную скорость крови и обеспечивает снижение числа Рейнольдса у более крупных животных.

Время оборота крови

Объем крови у среднего человека составляет около 5 л. В состоянии покоя сердечный выброс (сердечный минутный объем) равен примерно 5 л в 1 мин. Следовательно, среднее время, за которое весь объем крови делает полный оборот и возвращается в сердце, составляет 1 мин. Конечно, вся кровь не проходит точно за это время, по одним путям она идет быстрее, по другим — медленнее. Мы будем рассматривать среднее время, за которое кровь выходит из сердца, проходит малый круг кровообра-

щения, возвращается в сердце, снова из него выходит, проходит большой круг кровообращения и вновь возвращается в сердце.

Минутный объем сердца определяют путем измерения скорости потребления кислорода (для мужчины весом 70 кг в покое это составляет около 250 мл O_2 в 1 мин) и разницы в концентрации кислорода между артериальной и венозной кровью (около 50 мл O_2 на 1 л крови). Для обеспечения 250 мл O_2 в 1 мин нам необходимо прокачать 5 л крови, т. е. мы получим величину минутного объема сердца. В общем величина сердечного выброса в покое примерно в 20 раз выше скорости потребления кислорода.

При нагрузке скорость потребления кислорода может возрастать в 15 раз, но при этом нам не нужно в 15 раз увеличивать сердечный выброс, поскольку при нагрузке разница в концентрации кислорода между венозной и артериальной кровью увеличивается в три раза. Ввиду этого мы можем обойтись 5-кратным увеличением сердечного выброса, а среднее время оборота крови при тяжелой нагрузке у хорошо тренированного спортсмена может составить 12 с.

Как нам соотнести время оборота крови с размерами тела? Время оборота крови мы получаем при делении объема крови ($V_{\text{крови}}$, л) на сердечный выброс ($\dot{Q}$, л/с). Раньше мы пользовались уравнением для объема крови, отнесенного к массе тела (M_T , кг), и сердечный выброс можно было вычислить, умножая скорость потребления кислорода на 20, как это описано выше. Для того чтобы рассчитать скорость потребления кислорода в 1 с, вводится величина $1/3600$, и получаем уравнение

$$t = \frac{V_{\text{крови}}}{\dot{Q}_c} = \frac{0,0655 M_T^{1,0}}{20 \cdot 0,676 \cdot (1/3600) \cdot M_T^{0,75}} = 17,4 M_T^{0,25}.$$

Оно дает время оборота крови как функцию массы тела у млекопитающих. Показатель степени при массе равен 0,25, и это значит, что время оборота крови увеличивается с увеличением размеров тела так же, как при этом снижается интенсивность удельного метаболизма (показатель для массы равен —0,25). Коэффициент пропорциональности 17,4 означает, что, скажем, для млекопитающего массой в 1 кг среднее время оборота крови в покое составляет 17,4 с. Для 70-килограммового человека время оборота крови, вычисленное по этому уравнению, составит около 50 с, что вполне реально.

Рассчитаем теперь время оборота крови для ряда животных с разными размерами тела, как это сделано в табл. 11.4. Мы видим, что у слона время оборота крови составляет свыше 2 мин, что более чем вдвое превышает время оборота для человека.

У мелких животных отличия более заметны. У 3-граммовой землеройки время оборота крови составляет не более 4 с. На самом деле время оборота крови у землероек (и у колибри, кстати сказать) может быть и короче, поскольку, как мы видели раньше, интенсивность их метаболизма обнаруживает тенденцию быть выше, чем этого следовало бы ожидать на основе только размеров их тела.

Таблица 11.4. Оценка времени оборота крови для некоторых млекопитающих, вычисленная на основе уравнения, приведенного в тексте

Млекопитающее	Масса тела, кг	Время оборота крови, с	Млекопитающее	Масса тела, кг	Время оборота крови, с
Слон	4000	140	Крыса	0,2	12
Лошадь	700	90	Мышь	0,03	7
Человек	70	50	Землеройка	0,003	4

При нагрузке сердечный выброс увеличивается, и время оборота крови снижается. Мы уже говорили, что время оборота крови у хорошо тренированного спортсмена может составлять одну пятую от величины в покое (точная цифра может изменяться в зависимости от разницы в концентрации кислорода между артериальной и венозной кровью). Соответственно у самой мелкой землеройки время оборота крови в период максимальной активности может быть равно всего 1 с. За это поразительно короткое время кровь должна выйти из сердца, пройти через легкие, вернуться в сердце, пройти через все тело и снова вернуться в сердце. Неудивительно, что землеройки всегда выглядят несколько нервными! В следующей главе мы вернемся к вопросу о значении времени для мелких и крупных животных.

Переменные, не зависящие от масштаба

Мы уже познакомились с данными, касающимися нескольких характеристик, важных для периферического кровообращения. Некоторые из них можно рассматривать как физиологические переменные в том смысле, что они относительно постоянны и не меняются закономерно с изменениями размеров тела. Конечно, это не подлинные «константы» в физическом смысле, как, например, атомный вес или гравитационная постоянная.

Примерами таких не зависящих от размеров физиологических параметров являются вязкость крови, концентрация белков в плазме, гематокрит (объем эритроцитов в процентах к объему крови), давление крови, размер эритроцитов млекопитающих, диаметр капилляров и т. д. Возможно, наиболее удивительное во всем этом — постоянство размеров эритроцитов и диаметра

капилляров — два очевидным образом тесно связанных параметра (хотя трудно определить, какой из них первичен). Этот вопрос связан с другой загадочной ситуацией — постоянством размера клеток в целом.

Относительное постоянство размеров эритроцитов мы рассматривали в гл. 10. Диаметр капилляров очень вариабелен, от нуля до диаметра, обеспечивающего прохождение эритроцита. Таким образом, функционально максимальный диаметр капилляров можно назвать переменной, не изменяющейся с размерами. Поскольку потребление кислорода единицей объема ткани связано с размерами тела обратной зависимостью, в активно функционирующих тканях у мелких животных обнаруживаются компенсаторные изменения в виде большей плотности капилляров (т. е. более короткого расстояния диффузии между капилляром и потребляющими кислород клетками). Как уже говорилось выше, расстояние, на которое происходит диффузия в мышцах (единственной ткани, изученной с точки зрения влияния масштаба), не изменяется с размерами тела так регулярно, как этого можно было бы ожидать.

Не следует думать, что давление крови, которое также представляет собой физиологическую переменную, не зависящую от изменения размеров, связано только с кровообращением. Роль крови как гидравлической жидкости очень важна, поскольку она обеспечивает силу для ультрафильтрации, необходимую для обмена жидкостей и растворов через стенки капилляров, и в особенности для ультрафильтрации в почечных клубочках. Отметим тут же, что, видимо, размеры молекул белков плазмы и их концентрация не изменяются при изменении размеров, и, следовательно, стенка капилляра как устройство для ультрафильтрации должна иметь одинаковые свойства независимо от размеров тела. Возможно, что постоянство размеров на уровне капилляров прямо связано с этим обстоятельством.

Вязкость крови — это еще одна не изменяющаяся с размерами физиологическая переменная. Трудно было бы ожидать, что вязкость будет закономерно меняться при изменении размеров тела. Относительная вязкость крови (отношение ее вязкости к вязкости воды как к единице), измеренная в миллиметровых трубках, равна примерно 4—5. Частично вязкость определяется наличием белков плазмы (сама плазма имеет относительную вязкость, равную 1,7), однако главным образом вязкость обусловлена наличием эритроцитов. Как говорилось выше, у млекопитающих нормальный гематокрит равен примерно 35—45 и не зависит от размеров. Эта величина представляет собой приспособление для максимального транспорта кислорода при минимуме работы, необходимой для перекачивания. Трудно было

бы ожидать, что при постоянной концентрации белков плазмы и оптимальной концентрации гемоглобина вязкость будет закономерно изменяться при изменении размеров тела.

Подводя итог, скажем, что независимость от размеров тела некоторых характеристик, таких, как давление крови, ее вязкость и концентрация гемоглобина, понятна. Удивительным представляется то, что размеры эритроцитов и диаметр капилляров в пределах каждого из классов позвоночных не зависят от размеров тела.

12. Значение времени

Для мелких животных характерен более быстрый темп жизни; чем для крупных; они быстрее дышат, их сердце бьется чаще; они быстрее двигают ногами — все у них происходит быстрее. Имеет ли наше измеряемое часами время одинаковое физиологическое значение для крупного и для мелкого животного?

Сердце землеройки бьется с частотой 1000 ударов в минуту, а у слона, может быть, всего лишь 30 ударов. 1000 ударов сердца слона занимают около получаса, а у землеройки то же число ударов происходит за 1 мин. То же самое относится и к другим физиологическим функциям. Землеройка живет стремительнее, чем слон, и единица времени по часам для этих животных имеет разное значение. Очевидно, что физиологическое время — это относительное понятие и временная шкала животного определяется его размерами.

Время и частота: как часто бьется сердце?

Поскольку меньшее по размерам сердце сокращается чаще, продолжительность каждого его сокращения короче. Частота и время сокращения связаны обратной зависимостью, т. е. частота представляет собой величину, обратную времени. И наоборот, время — величина, обратная частоте:

$$\text{Частота} = \frac{1}{\text{Время}}.$$

Эмпирическое уравнение для частоты сердечных сокращений (f_c) в зависимости от массы тела (M_T , кг) традиционно дается в ударах в минуту (Stahl, 1967):

$$f_c = 241 M_T^{-0,25}.$$

Время, необходимое для каждого удара (t_c , мин), или длительность одного удара, тогда будет равна

$$t_c = \frac{1}{241 M_T^{-0,25}}.$$

Пересчет t_c на секунды дает коэффициент пропорциональности 0,249, и уравнение будет выглядеть как:

$$t_c = 0,249 M_T^{0,25}.$$

Для единицы массы тела $M_T = 1$ кг длительность удара сердца будет составлять 0,249 с, т. е. примерно $1/4$ секунды. Это составит 4 удара сердца в 1 с или 240 в 1 мин.

Одна из физиологических частот, для которой существует много данных, — это частота дыхания у млекопитающих. По Сталю (Stahl, 1967) частота дыхания у млекопитающих равна

$$t_{\text{дыхания}} = 53,5 M_T^{-0,26}.$$

Обратное уравнение дает длительность каждого дыхательного движения (t_d , мин) в соответствии с выражением

$$t_d = \frac{1}{53,5} M_T^{0,26} = 0,0187 M_T^{0,26}.$$

Мы видим, что показатели степени в уравнениях для частоты сердечных сокращений и частоты дыхания существенно не различаются. Если мы определим отношение между частотой сердечных сокращений и частотой дыхания, то получим

$$\frac{f_c}{f_{\text{дыхания}}} = \frac{241 M_T^{-0,25}}{53,5 M_T^{-0,26}} = 4,5 M_T^{0,01}.$$

Показатель степени частного, равный 0,01, недостоверен и, следовательно, мы сталкиваемся здесь с общим правилом, гласящим, что на один дыхательный цикл в среднем приходится 4,5 удара сердца. Это отношение не зависит от размеров тела и в среднем должно выполняться для всех млекопитающих. Как обычно, нам следует помнить, что эти эмпирические отношения получены при усреднении, и у любого данного животного можно встретить отклонения от общего правила. Тем не менее мы можем ожидать, что у всех млекопитающих частота сердечных сокращений в покое примерно в 4—5 раз выше, чем частота дыхания.

Птицы дышат медленнее, чем млекопитающие (дыхательный объем у них выше), и частота сердечных сокращений у них также ниже. Уравнения этих двух функций для птиц (Lasiewski, Calder, 1971) имеют следующий вид:

$$f_c = 155,8 M_T^{-0,23},$$

$$f_{\text{дыхания}} = 17,2 M_T^{-0,31},$$

а их отношение —

$$\frac{f_c}{f_{\text{дыхания}}} = 9,0 M_T^{0,08}.$$

Из этого уравнения мы видим, что у птиц на одно дыхание приходится в два раза больше ударов сердца, чем у млекопитающих. Для птицы массой 1 кг отношение будет равно 9,0, но поскольку показатель степени в частном достаточно высок, нельзя пренебрегать возможным существованием зависимости этой величины от размеров тела. Показатель степени 0,08 предполагает, что отношение частот должно быть несколько выше у более крупных птиц, но достоверно это или нет, определяется доверительным интервалом для величины показателя степени и величиной выборки. При уровне значимости 95% доверительные интервалы для показателей степени будут соответственно равны: для частоты дыхания $\pm 0,04$, а для частоты сердечных сокращений $\pm 0,06$ (Calder, 1968). Это означает, что показатель степени, полученный при делении, нельзя считать достоверным. Пока у нас не будет новых данных, мы можем лишь сказать, что у птиц в общем на каждый дыхательный цикл приходится 9 сокращений сердца.

Интенсивность метаболизма и метаболическое время

Интенсивность метаболизма служит наиболее важным показателем того, как быстро течет время для животного. Мы уже знаем, что удельная интенсивность метаболизма, или удельная мощность (P^* — мощность на единицу массы тела, M_T), при увеличении размеров снижается в соответствии с уравнением:

$$P^* \sim M_T^{-0,25}.$$

Поскольку время обратно пропорционально скорости, метаболическое или физиологическое время изменяется при изменении размеров тела следующим образом:

$$t_{\text{мет}} \sim M_T^{0,25}.$$

Это такая же зависимость, какую мы получили для частоты сокращения сердца. У очень маленького животного каждое сокращение сердца длится ничтожную долю секунды, а у крупного животного сокращение сердца занимает значительно большее реальное время. Это же соотношение справедливо для всех метаболических процессов: с увеличением размеров тела физиологическое время относительно абсолютного времени увеличивается. Эту взаимосвязь между метаболическим временем и реальным временем тщательно проанализировали Линдстед и Колдер (Lindsted, Calder, 1981). Они рассмотрели проблему биологического времени с разных точек зрения и в том числе его влияние на разные стороны экологии животных.

Понятие физиологического времени можно применить ко всем типам процессов, имеющих скорость. Рассмотрим несколько примеров.

Скорость обмена глюкозы ($\dot{G}$) в органах млекопитающих связана с размерами тела так же, как и интенсивность метаболизма (Ballard et al., 1969). Удельная скорость обмена глюкозы ($\dot{G}^*$, мг/мин на 1 кг массы тела) изменяется в зависимости от массы тела (M_T , кг) следующим образом:

$$\dot{G}^* = 5,59 M_T^{-0,25}.$$

Время обмена глюкозы — величина, обратная скорости обмена, будет тогда выражаться как:

$$t_G = \frac{1}{5,59} M_T^{0,25} = 0,179 M_T^{0,25}.$$

Это уравнение показывает, что время обмена (t_G) для 1 мг глюкозы у 1-килограммового животного равно 0,179 мин, т. е. несколько больше, чем 10 с, и что время обмена растет с увеличением размеров тела.

Ряд скоростей других физиологических процессов, таких, как почечный клиренс инулина (Edwards, 1979) или время полувыведения лекарственного препарата (Dedrick et al., 1970), связан с размерами тела уравнениями, имеющими такие же или очень близкие показатели степени. Другими словами, скорости, а следовательно, и время обмена, время выведения, время полувыведения и т. д. во многих случаях прямо связаны с метаболическим временем и с физиологическим временем в целом. Таким образом, вполне оправданно использование скорости обмена в качестве показателя физиологического времени, и следует помнить, что реальное абсолютное время имеет очень разное значение для мелких и крупных животных.

Жизнь: как долго, как быстро?

Продолжительность жизни мелких животных соразмерна с высокими скоростями протекающих у них процессов: мелкие животные не живут очень долго. Однако, как мы увидим, мелкие и крупные животные проживают приблизительно одинаковую по протяженности физиологическую жизнь.

Вернемся к одной из функций, рассмотренных нами ранее, — частоте дыхания. 30-граммовая мышь, которая дышит с частотой 150 раз в минуту, за свою 3-летнюю жизнь делает около 200 миллионов дыханий. 5-тонный слон, делающий 6 дыханий в минуту, то же число дыханий совершит за 40 лет. Сердце мыши, сокращающееся с частотой 600 ударов в мин, за время ее жизни совершит около 800 млн. ударов. Сердцу слона, сокращающемуся 30 раз в мин, за всю жизнь слона положено сделать при-

мерно такое же число ударов. (Бдительный читатель, видимо, уже подсчитал, что он мог бы уже умереть, поскольку его сердце, бьющееся с частотой 60—70 ударов в мин, должно было совершить отведенное ему число ударов за 20—25 лет. К счастью, мы живем в несколько раз дольше по сравнению с тем, что могло бы следовать из размеров нашего тела.)

Когда речь заходит о продолжительности жизни животных, сведений оказывается недостаточно, и во многих случаях они ненадежны. Во-первых, что считать продолжительностью жизни? Должны ли мы брать среднюю продолжительность жизни животного в природе, где хищники или другие опасности могут оборвать его жизнь? Или мы должны использовать данные по максимальной продолжительности жизни в природных условиях, которые можно получить, прибегая к методам, таким, как кольцевание птиц и другим подобным приемам? Следует ли нам принять за норму продолжительность жизни в условиях неволи, когда у животного достаточно пищи, оно защищено от хищников и болезней? Или же мы должны использовать данные по максимальной продолжительности жизни в идеальных условиях неволи? Эти вопросы рассматривались рядом авторов: например, Sacher, 1959; Mallouk, 1975; Lindstedt, Calder, 1967, 1981.

Было обнаружено, что продолжительность жизни ($t_{ж}$, годы) млекопитающих в неволе изменяется в зависимости от размеров тела (M_T , кг) в соответствии с уравнением (Sacher, 1959)

$$t_{ж} = 11,8 M_T^{0,20}.$$

Такое же уравнение, выведенное для птиц в условиях неволи (Lindstedt, Calder, 1976), выглядит следующим образом:

$$t_{ж} = 28,3 M_T^{0,19}.$$

Эти два уравнения открывают поразительные факты. Во-первых, как мы знаем, продолжительность жизни увеличивается с увеличением размеров тела. Кроме того, для птиц и млекопитающих показатели степени практически одинаковы. Однако когда речь заходит о числе лет, то оказывается, что при одних и тех же размерах птицы живут дольше, чем млекопитающие. Отношение между двумя коэффициентами 28,3 и 11,8 равно примерно 2,5, т. е. птицы живут почти вдвое дольше, чем млекопитающие того же размера.

Следующий вопрос состоит в том, достоверно ли показатели степени 0,20 и 0,19 отличаются от показателей степени в уравнении для метаболического времени, т. е. от 0,25? В настоящее время ответить на этот вопрос практически невозможно. Доверительные интервалы показателей степени в уравнениях для продолжительности жизни в оригинальных исследованиях не приводятся, но если это и бывает, то оказывается, что про-

должительность жизни и интенсивность метаболизма измеряли на разных выборках животных. Кроме того, продолжительность жизни значительно более изменчива, чем интенсивность метаболизма. Поэтому произвольный выбор животных для исследования продолжительности жизни с целью установления соответствующей зависимости может быть причиной значительно большей неопределенности результатов, чем это отражается в полученных на основе фактических данных доверительных интервалах показателей степени. Арифметические доверительные интервалы могут выглядеть очень заманчиво, но даже и статистические доверительные интервалы не обязательно отражают надежность данных, что обусловлено методом взятия выборки биологического материала.

Долгая жизнь и большой мозг

Ранее было отмечено, что человек живет значительно дольше, чем можно было бы ожидать, основываясь на размерах его тела. Известно также, что у человека мозг непропорционально велик по сравнению с размерами его тела. Это обстоятельство послужило предметом нескольких исследований по продолжительности жизни в связи с размерами мозга. Сэкер (Sacher, 1959), а также Маллук (Mallouk, 1975) предположили, что эта связь имеет важное значение, о чем пойдет речь ниже.

Если проанализировать зависимость максимальной продолжительности жизни от размеров мозга, то эта зависимость оказывается значительно более тесной, чем зависимость от размеров тела. На основе этого Маллук (Mallouk, 1975) высказал интересное предположение, согласно которому клетки мозга выделяют вещество, необходимое для организации восстановительных процессов в организме. В зрелом возрасте мозг млекопитающих не растет и «вещество жизни» более не синтезируется. Следовательно, особь располагает определенным количеством этого гипотетического вещества, которое постепенно расходует в организме, и особь умирает от «естественных причин».

Птицы имеют гораздо меньший мозг по сравнению с размерами их тела, чем млекопитающие, но живут значительно дольше. Это, однако, можно объяснить тем, что у них взрослая жизнь начинается с относительно большим запасом гипотетического вещества жизни в их меньшем мозге.

В любом случае относительно более долгая жизнь человека, в три или четыре раза превышающая срок, ожидаемый на основе размеров его тела, хорошо коррелирует с размерами нашего мозга, которые примерно в четыре раза больше, чем в целом у млекопитающих. Колдер (Calder, 1976), однако, считает, что усматривать причинную связь даже на основе высокой кор-

реляции — просто глупость. Иронизируя по поводу гипотетического «вещества жизни», Колдер (Calder, 1976) пишет, что, как известно любому ученому, установление корреляции не означает установления причинно-следственной связи. Далее он показывает, что можно установить корреляцию продолжительности жизни, скажем, с размерами селезенки. У млекопитающих, говорит он, большая по размерам селезенка и более короткая продолжительность жизни. Далее он в шутку постулирует выделение «селезеночного фактора старения» (Splenic senescence factor — SSS). Млекопитающие, у которых больше SSS, потому и живут меньше птиц, что у последних его меньше.

Хотя замечания Колдера были намеренно несерьезными, Маллук (Mallouk, 1976) ответил на них довольно сердито. Он подчеркнул, что связь продолжительности жизни с относительными размерами мозга значительно более тесная, чем любая другая аллометрическая зависимость или связь продолжительности жизни с относительной массой любого другого органа. На этом дело остановилось, и гипотетическое «вещество жизни» так и осталось гипотетическим.

Реальное время

Животные живут в реальном мире и не могут избежать влияния реального времени. Суточный цикл и смена времен года одинаковы для всех нас, однако эти циклы имеют разное значение для мелких и крупных животных. Рассмотрим мелких животных с высокой удельной интенсивностью метаболизма и следствие такой интенсивности — большую потребность в пище. Нам важно знать, сколько энергии доступно животному и какова скорость ее использования. Отношение этих двух величин — энергия, деленная на скорость ее использования, — дает время выносливости:

$$\text{Время выносливости} = \frac{\text{Доступная энергия}}{\text{Скорость ее использования}}.$$

Выясним теперь, надолго ли хватит ресурсов организма. Между приемами пищи у животного в желудке и кишечнике остается немного пищи. Однако самый важный вид энергетических запасов — это жир. У мелких и крупных животных относительные количества запасаемого жира, по-видимому, не сильно различаются, поэтому мы можем предположить, что запас жира пропорционален массе тела ($M_T^{1,0}$). Интенсивность метаболизма животного пропорциональна $M_T^{0,75}$, и поэтому время выносливости пропорционально отношению этих величин, т. е.

$$\text{Время выносливости} \sim \frac{M_T^{1,0}}{M_T^{0,75}} = M_T^{0,25}.$$

Из этого отношения видно, что время выносливости увеличивается при увеличении размеров животного, и для мелких животных оно будет очень ограниченным. Мелкое животное должно питаться почти непрерывно. Ведущая ночной образ жизни мышь должна съесть достаточно корма, чтобы прожить день, а колибри поглотить достаточно нектара, чтобы его хватило на ночь. Эту задачу можно решить только одним путем — снижением интенсивности метаболизма. Именно это делают самые мелкие теплокровные позвоночные в то время суток, когда они не могут питаться, — впадают в оцепенение. У них падает температура тела, как следствие этого снижается интенсивность метаболизма и время выносливости увеличивается.

Труднее для мелких животных переживать целый неблагоприятный сезон, например зиму. Решения этой задачи немногочисленны, но хорошо известны. Можно мигрировать в области с более теплым климатом, что и делают многие птицы. Мелкие млекопитающие не могут мигрировать на большие расстояния, но они могут запастись пищу. Однако наиболее оптимальное решение — это запасание жира с одновременным снижением интенсивности метаболизма в результате перехода в оцепенение, т. е. в зимнюю спячку. В этом случае время выносливости может растянуться на всю зиму.

Крупные животные переживают зиму легче; время выносливости у них больше. Медведи могут спать всю зиму без резкого снижения температуры тела или интенсивности метаболизма. Крупные животные с их более длительным временем выносливости легче могут преодолевать географические преграды. Крупные киты запасают гигантские количества жира, находясь в сезонных местах нагула, а затем могут совершать дальние океанские миграции, поглощая минимальное количество пищи или без нее. 1 сутки абсолютного времени для 10-граммовой мыши могут соответствовать 2 мес 100-тонного голубого кита.

Холодный взгляд на время

Как мы видели, теплокровные животные, млекопитающие и птицы, могут растягивать использование своих запасов на более длительные периоды времени, впадая в оцепенение. А как обстоит дело с холоднокровными позвоночными и беспозвоночными? Для них время имеет меньшее значение; оно должно быть менее постоянным, поскольку интенсивность обмена у них непостоянна или почти непостоянна. Интенсивность метаболизма и, стало быть, метаболическое время сильно варьируют в зависимости от всевозможных внешних факторов: питания, локомоции, а сильнее всего от температуры. Холоднокровные животные просто не обладают способностью поддерживать сколько-

нибудь устойчивый метаболизм покоя, подобно тому, как это делают птицы и млекопитающие.

Вследствие этого к холоднокровным позвоночным и беспозвоночным нельзя применять обсуждавшиеся здесь принципы, разве что в самой общей форме. Когда у таких животных интенсивность метаболизма высока, время для них течет быстро, если же уровень метаболизма у них низок, то время тянется медленно. При низких температурах они становятся совсем неактивными или «впадают в спячку» и таким способом переживают целые сезоны неблагоприятных условий. В таком покоем состоянии многие животные могут растягивать ресурсы своего организма на длительные периоды, иногда занимающие целые годы.

Эта неопределенность интенсивности метаболизма (энергия в единицу времени) и является причиной того, почему у холоднокровных животных трудно определить значение физиологического времени. Это, конечно, делает невозможным и выведение масштабных закономерностей с такой относительной строгостью, как это мы делали для млекопитающих. Во всяком случае при нынешнем уровне понимания масштабные принципы не удастся применять непосредственно, если речь идет о времени и о размерах беспозвоночных.

13. Активность животного и метаболический диапазон

Ясно, что реальные животные не сидят смирно, позволяя физиологу измерять у них интенсивность «основного» метаболизма. Они едят, пьют, спят, бегают, преследуют добычу, спариваются, играют. Когда физическая нагрузка максимальна, такие части системы, как сердце и легкие, должны работать на максимальном уровне. Поэтому пределы максимальных возможностей организма дают нам значительно больше сведений о конструкции животных и значительно более интересны, чем те же показатели в состоянии покоя или невысокой активности. Представьте себе гоночную машину или самолет, которые стоят на месте с включенным мотором. Такая работа на холостом ходу мало что говорит нам о максимальных возможностях машин.

Максимальная активность

Во время тяжелой физической работы, например бега на предельной скорости, кислород поглощается легкими с максимальной интенсивностью; в легочных капиллярах кислород диффундирует в эритроциты, где связывается с гемоглобином. Сердце перекачивает кровь к мышцам, где кислород диффундирует из капилляров в клетки и митохондрии, служащие конечным местом его использования. В каждом звене этой цепи скорость потока кислорода должна быть равной скорости его использования на месте.

Двуокись углерода, образуемая со скоростью, соответствующей скорости потребления кислорода, продвигается этот же путь в обратном направлении. На каждом этапе скорость потока должна быть равна скорости образования CO_2 , поскольку двуокись углерода из митохондрий поступает в капилляры, переносится кровью в легкие, диффундирует в альвеолы и выдыхается в атмосферу.

Очевидно, что возможности каждого этапа системы транспорта газов должны быть достаточно большими, чтобы обеспечивать максимальные потребности: если хотя бы одно звено этой цепи будет иметь сниженные по сравнению с другими воз-

возможности, то оно и будет определять скорость работы всей системы. Вместе с тем, если одно из звеньев будет иметь повышенную по сравнению с другими возможность обеспечивать работу, то оно никогда не сможет выполнить работу на этом уровне и вряд ли организм будет поддерживать избыток чего-либо, которым он никогда не воспользуется.

Важный принцип

При рассмотрении влияния размеров на снабжение организма кислородом при максимальной работе нам следует учитывать принцип симморфоза, который был сформулирован Тэйлором и Вейбелем (Taylor, Weibel, 1981). Этот принцип гласит, что каждая функциональная система подстраивается к уровню, необходимому для максимальной работы, и что в организме нет ни одной структуры, которая не была бы способна удовлетворять максимальные потребности (см. гл. 9).

Общая концепция симморфоза относится ко всем уровням биологической организации, поскольку создание и поддержание конструкции, которой никогда не пользуются, дорого и расточительно. Из этого следует, что структуры организма формируются и поддерживаются в количестве, не большем, чем в этом имеется необходимость.

Этот принцип был выдвинут как предпосылка к серии исследований, в которых проводили сравнение морфологических характеристик системы дыхания и максимальных скоростей потребления кислорода у диких и домашних млекопитающих, размеры которых варьировали от 0,0072 до 263 кг. Ниже мы вернемся к этим важным исследованиям.

Метаболический диапазон

Увеличение интенсивности метаболизма от состояния покоя к состоянию при максимальной нагрузке называется размахом метаболической активности, или *метаболическим диапазоном*. Здесь мы будем иметь дело с максимальной скоростью, с которой потребляется кислород, и с максимальными возможностями системы снабжения кислородом — диапазоном, или размахом, аэробного метаболизма. Выразить связь максимальной скорости потребления кислорода с такой же величиной в состоянии покоя можно наиболее просто, определив, во сколько раз может быть выше максимальная скорость потребления кислорода. Это отношение между $\dot{V}_{O_2 \text{ макс}}$ и $\dot{V}_{O_2 \text{ покоя}}$ известно под названием *диапазон потребления кислорода, или диапазон (размах) аэробного метаболизма*.

Диапазон потребления кислорода изучали многие авторы. В своей фундаментальной монографии по масштабному изменению интенсивности метаболизма Хеммингсен высказывает предположение, что уровень метаболизма млекопитающих, находящихся в состоянии активности, превышает уровень метаболизма покоя примерно в 10 раз и что это различие не зависит от размеров тела (Hemmingsen, 1960). Однако хорошо известно, что у человека (Saltin, Åstrand, 1967) и лошадей (Brody, 1945) это различие может достигать и больших величин — до 20-кратного превышения уровня покоя. Сходные высокие величины диапазона метаболизма обнаруживаются и у собак (Young et al., 1959). Почему указанные выше величины столь высоки у этих животных? Отклоняются ли они у этих животных от общего стандарта вследствие интенсивного отбора? Вероятно, что это так. Данные по человеку получены на предельно тренированных спортсменах мирового класса, а лошади и собаки в течение тысяч поколений отбирались человеком по признаку наиболее высоких физических показателей.

Вместе с тем у многих мелких животных диапазон аэробного метаболизма меньше 10. Несколько исследователей могли получить у мелких животных предельные величины $\dot{V}_{O_2}$, которые в 6—8 раз, но не более превышали уровень покоя. Это относится не только к лабораторным мышам, крысам, хомячкам и морским свинкам (Pasquis et al., 1965, 1970), но и к мелким диким грызунам, таким, как *Peromyscus* (Segren, Hart, 1967) и *Microtus* (Jansky, 1959). Сразу же возникает вопрос: действительно ли при этом измерялись максимальные возможности животного или животные просто не хотели бежать быстрее? А быть может, мелкие животные вообще имеют меньший метаболический диапазон, чем более крупные? Или их отличает то, что в нормальной жизни им никогда не приходится подолгу бежать с предельной постоянной скоростью?

Одно лишь очевидно: мелким млекопитающим совсем не обязательно присущ низкий метаболический диапазон, обнаруженный у мелких грызунов, поскольку летучие мыши в состоянии поддерживать высокую скорость потребления кислорода, в 2—3 раза превышающую наиболее высокие скорости потребления кислорода наземными млекопитающими таких же размеров (Thomas, 1975). Достаточно справедливо утверждение, что летучие мыши — высокоспециализированные летающие животные, но тем не менее их активность в полете показывает, что организм млекопитающих вполне может поддерживать такие высокие уровни метаболизма. Иными словами, низкие величины метаболического диапазона у грызунов еще не означают наличия ограничений в конструкции организма млекопитающего как такового.

Однако без ответа остался наш главный вопрос: зависит или нет метаболический диапазон от размеров тела? В настоящее время наилучший ответ на этот вопрос можно найти в обширных исследованиях Тэйлора и Вейбеля (Taylor, Weibel, 1981).

Тэйлор и Вейбель

Когда Тэйлор и Вейбель (Taylor, Weibel, 1981) планировали свою работу по влиянию масштаба на всю систему дыхания — от диффузии кислорода в легких до использования его в митохондриях, — они решили, что сравнение морфологических параметров и максимальной скорости потребления кислорода необходимо проводить на одних и тех же особях.

Максимальную скорость потребления кислорода измеряли по методике Маргариа (Margaria, 1976), разработанной для человека. Животное бежит на тредбане с установившейся постоянной скоростью, а в это время у него определяют скорость потребления кислорода. Если увеличивать скорость тредбана, то $\dot{V}O_2$ возрастает до максимальной и дальнейшее увеличение ско-

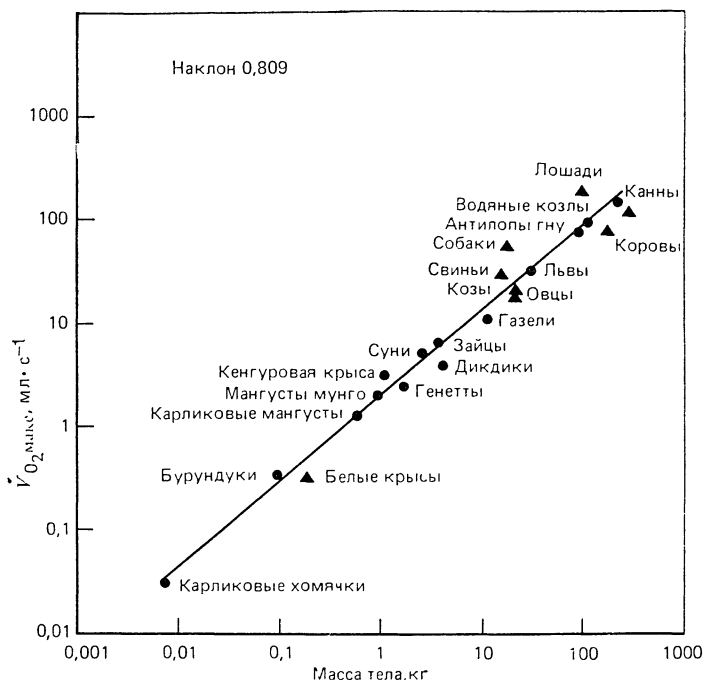


Рис. 13.1. Максимальные скорости потребления кислорода при беге у 22 видов африканских млекопитающих массой от 0,007 до 263 кг (Из Taylor et al., 1981.)

рости можно обеспечить только путем усиления анаэробного процесса — гликолиза, что выявляется по накоплению в крови молочной кислоты. Это и будет $\dot{V}_{O_2}$, максимальная для данного животного.

Величины $\dot{V}_{O_2}$ для 14 видов диких и 8 видов домашних животных, полученные с использованием тредбана, приведены на рис. 13.1. Линия регрессии, построенная по всем точкам, имеет наклон 0,809. Наклон линии регрессии только для диких видов будет равен 0,790, а для домашних 0,855. Коэффициенты и показатели степени для соответствующих уравнений регрессии приведены в табл. 13.1. Доверительные интервалы для показателей степени (т. е. наклонов) и для коэффициентов (пересечения ординаты при массе тела единица) различаются у этих трех уравнений статистически недостоверно. Для группы, составленной из 22 видов диких и домашних животных, 95%-ный доверительный интервал показателя степени равен 0,747 и 0,870, т. е. это диапазон, который включает величину показателя степени, установленную для состояния покоя (0,75).

Таблица 13.1. Коэффициенты и показатели степени при величине массы тела для максимального потребления кислорода в уравнении $\dot{V}_{O_{2 \text{ макс}}} = aM_T^b$, где M_T — масса тела в килограммах (Taylor et al., 1981)

Группа животных	Коэффициент (a)	Показатель степени при величине массы тела (b)
Дикие животные (14 видов)	1,94	0,790
Домашние животные (8 видов)	1,69	0,855
Дикие и домашние вместе (22 вида)	1,92	0,809

Задачей данной работы было на одних и тех же особях сравнить максимальную скорость потребления кислорода с морфометрическими особенностями, определяющими скорость диффузии. Тэйлор и Вейбель решили остановиться на 14 видах диких животных, для которых линия регрессии ($\dot{V}_{O_2}$, мл $O_2 \cdot c^{-1}$; M_T , кг) была построена по следующему уравнению:

$$\dot{V}_{O_{2 \text{ макс}}} = 1,94M_T^{0,79}.$$

Для сравнения приведем уравнение Клейбера (Kleiber, 1961), пересчитанное в тех же единицах:

$$\dot{V}_{O_2 \text{ станд}} = 0,188M_T^{0,75}.$$

Эти уравнения, как и данные, приведенные в табл. 13.1, заставляют предполагать, что у млекопитающих в целом метабо-

лический диапазон достаточно постоянен, равен примерно 10 и не зависит от размеров тела.

Нам следует помнить, что это обобщение ни в коем случае нельзя применять к какому-либо одному виду животных. Например, у собак и лошадей метаболический диапазон в три раза выше, чем у коров и овец тех же размеров. Таким образом, в пределах одного размерного класса у домашних животных обнаруживаются и высокие, и низкие величины максимального диапазона. По этой причине включение и невключение домашних животных в расчеты мало влияет на показатели степени уравнивания зависимости интенсивности метаболизма от размеров, однако при этом расширяется статистический доверительный интервал как для показателя степени, так и для коэффициента пропорциональности.

Исключительно широкий метаболический диапазон у собак, равный примерно 30, послужил причиной проведения исследований других собачьих, как домашних, так и диких (Langman et al., 1981). Предстояло выяснить вопрос, является ли подобный метаболический диапазон у домашней собаки результатом интенсивного отбора в целях охоты и, следовательно, вершиной возможностей или же это характерно и для других членов семейства собачьих. Полученные величины $\dot{V}_{O_2 \text{ макс}}$ приведены в табл. 13.2. Как и ранее, $\dot{V}_{O_2 \text{ макс}}$ определяется как предел, выше которого дальнейший рост нагрузки не дает увеличения скорости потребления кислорода и любое дальнейшее увеличение скорости бега будет обеспечиваться гликолизом с образованием лактата.

Таблица 13.2. Максимальная скорость и метаболический диапазон при нагрузке у четырех видов собачьих. У всех этих видов диапазон удельного потребления кислорода в два или три раза выше, чем для млекопитающих в целом. (Langman et al., 1981.)

	Масса тела, кг	$\dot{V}^*_{O_2 \text{ макс}}$ мл $O_2 \cdot c^{-1} \cdot кг^{-1}$	Диапазон изменений потребления кислорода
Лисица	4,7	3,05	24
Койот	12,4	3,07	31
Волк	23,3	2,62	31
Собака	25,3	2,67	32

Результаты показывают, что широкий метаболический диапазон характерен как для диких, так и для одомашненных видов семейства собачьих. Характерное для них 30-кратное увеличение скорости потребления кислорода резко контрастирует с тем, что у других млекопитающих она увеличивается лишь в

10 раз. Таким образом, аллометрический сигнал для млекопитающих в целом состоит в том, что их метаболический диапазон равен примерно 10, а вторичный сигнал показывает, что собачьи отличаются от общего для млекопитающих типа еще в три раза, что дает величину диапазона, равную примерно 30.

Птицы и летучие мыши

Фактически все, что мы знаем о потреблении кислорода у птиц в полете, было получено совсем недавно. Наблюдения над птицами в состоянии стационарного полета проводить очень трудно, и даже сейчас мы располагаем данными лишь по нескольким видам. В обзоре Бергера и Харта (Berger, Hart, 1971) приводятся данные лишь по 11 видам. Уравнение регрессии для данных этих авторов, составленное по методу наименьших квадратов ($\dot{V}_{O_2}$, мл $O_2 \cdot c^{-1}$; M_T , кг), имеет следующий вид:

$$\dot{V}_{O_2 \text{ полета}} = 2,43 M_T^{0,72}.$$

Это уравнение основано на данных по трем видам колибри, у которых измерения проводили при трепещущем полете, однако Бергер и Харт утверждают, что линия регрессии будет иметь такой же вид, если для ее построения брать данные лишь по видам в установившемся поступательном полете.

Это уравнение можно сравнить с уравнением метаболизма покоя для неворобьиных птиц, полученным на большом материале (Lasiewski, Calder, 1971). Выраженное в тех же единицах, что и предыдущее, оно будет иметь следующий вид:

$$\dot{V}_{O_2 \text{ покоя}} = 0,188 M_T^{0,72}.$$

Поскольку в обоих уравнениях показатели степени идентичны, мы можем найти отношение коэффициентов, что даст нам величину метаболического диапазона, равную 12,9. Мы должны помнить, что Бергер и Харт проводили измерение при горизонтальном и трепещущем полете. Однако при горизонтальном полете не выявляется наибольшая мощность, на которую способны птицы при полете по восходящей траектории. Это интуитивно очевидно, и исследования в режиме установившегося восходящего полета подтвердили это. Так что величину максимального метаболического диапазона на основе данных по горизонтальному полету получить нельзя.

Во всяком случае уравнение для метаболизма в полете основано на слишком малочисленных наблюдениях, полученных на птицах разных групп, при разных типах полета и с помощью разных методик. На деле цена полета птицы, рассчитанная для скорости, при которой она будет минимальной, теоретически

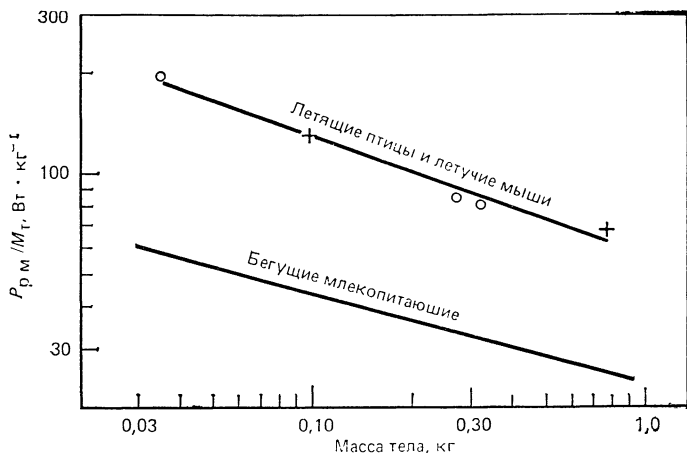


Рис. 13.2. Максимальная интенсивность метаболизма, измеренная у летучих мышей в полете (крестики) и у летающих птиц (кружки), в сравнении с бегущими млекопитающими. (Из Thomas, 1975.)

должна быть более непосредственно связана с массой тела, что следует из величины показателя степени 0,72. Различные теории, касающиеся этого вывода, подробно рассмотрел Такер (Tucker, 1973), который также разработал практический простой способ расчета мощности, расходуемой в полете у птиц разных размеров. В настоящее время трудно оценить расхождения между теорией и имеющимися скудными данными.

Томас (Thomas, 1975) обобщил данные по максимальным величинам метаболизма у летучих мышей и птиц. Данные по трем видам птиц и двум видам летучих мышей приведены на рис. 13.2. Этот график показывает, что у летучих мышей (млекопитающие) интенсивность метаболизма может достигать таких же значений, как и у птиц того же размера. Уравнение, построенное методом наименьших квадратов на основе суммарных данных по птицам и летучим мышам, приведенных на рис. 13.2, имеет следующий вид:

$$P_{\text{р.м. макс}} = 58,21 M_T^{0,65},$$

где $P_{\text{р.м.}}$ — расходуемая мощность, Вт; M_T — масса тела, кг. Пересчитанное на единицы, которые мы использовали раньше (мл $O_2 \cdot c^{-1}$), уравнение для летучих мышей и птиц в полете приобретает вид

$$\dot{V}_{O_2 \text{ макс}} = 2,90 M_T^{0,65}.$$

Томас не привел доверительных интервалов, однако размещение точек на графике (рис. 13.2) заставляет предполагать, что доверительные интервалы как коэффициента, так и показателя степени узки. Тем не менее нам следует помнить, что малые статистические доверительные интервалы не обязательно означают и биологически столь же узкие доверительные интервалы. При малом числе точек статистически достоверные данные могут привести к неверным выводам относительно биологической значимости.

Подводя итог всему, что мы знаем, можно, по-видимому, утверждать, что максимальные уровни метаболизма для птиц более или менее параллельны уровням в состоянии покоя. Другими словами, как показывают немногочисленные данные, обобщенные Томасом, можно допустить, что уровень метаболизма при максимальной активности примерно в 15 раз превышает уровень метаболизма покоя.

Эта зависимость приводит к интересному выводу. Если метаболический диапазон не изменяется с размерами тела, то максимальное потребление кислорода (и способность к поддержанию соответствующей расходуемой мощности) увеличивается с увеличением размеров тела с показателем линии регрессии 0,72. Однако теоретически потребность в мощности для полета увеличивается прямо пропорционально массе тела, т. е. линия регрессии имеет наклон 1,0 (см. Tucker, 1973). Из этого следует неизбежный вывод, что обе линии должны пересекаться на каких-то размерах тела, при которых максимальный расход мощности будет уже недостаточен для поддержания полета. Эта точка пересечения соответствует массе тела примерно 12 кг — размеры наиболее крупных птиц, способных к длительному поступательному машущему полету, таких, как африканская дрофа и наиболее крупные лебеди.

Снабжение кислородом в полете: сердце и легкие

Нам известно, что скорости потребления кислорода у летучих мышей и птиц в полете идентичны. Требуется ли это специальных адаптаций систем дыхания и кровообращения или эти системы у летучих мышей такие же, как и у других млекопитающих?

По своему строению легкие птиц радикально отличаются от легких млекопитающих тем, что у птиц осуществляется однонаправленное протекание воздушного потока, тогда как легкие млекопитающих допускают лишь вхождение и выход воздуха. Является ли строение легких у птиц непременным условием полета? Очевидно, нет, поскольку у летучих мышей легкие абсолютно такие же, как у всех млекопитающих. Ранее отмечалось, что у птиц дыхательный объем значительно больше, чем

у млекопитающих, а частота дыхания ниже. А как обстоит дело у летучих мышей?

Характеристики дыхательной системы крупной плодоядной летучей лисицы (*Pteropus gouldii*) приведены в табл. 13.3. (Thomas, 1981). Эти данные четко показывают, что летучие мыши не выходят за пределы ряда млекопитающих, за исключением того, что у них дыхательный объем (9,8 см³) значительно выше, чем у типичного млекопитающего таких же размеров (5,9 см³). В полете дыхательный объем этой летучей мыши увеличивается до 40,6 см³, что сходно с величиной, предсказанной для типичной птицы таких же размеров (44,2 см³).

Таблица 13.3. Характеристики дыхания в покое у крупной плодоядной летучей мыши (масса тела 0,777 кг) в сравнении с данными, рассчитанными для нелетающих млекопитающих и для неворобьиных птиц с такой же массой тела (Thomas, 1981.)

	Летучая мышь	Млекопи- тающее	Птица
Частота дыханий, мин ⁻¹	44,8	57,2	18,6
Дыхательный объем, см ³	9,8	5,9	10,0
Вентиляция, см ³ ·мин ⁻¹	436,7	308,1	232,3
Потребление кислорода, см ³ ·мин ⁻¹	14,2	9,5	9,4
Экстракция кислорода	0,16	0,15	0,19

В остальном же величины, полученные для летучей мыши, удивительно сходны с величинами для других млекопитающих. Скорость потребления кислорода в покое несколько выше предсказываемой, а при горизонтальном полете она увеличивается в 10,7 раза. Маловероятно, чтобы горизонтальный полет соответствовал максимальной мощности, так что метаболический диапазон должен быть на самом деле выше. Насколько выше — этого, к сожалению, на основании имеющихся данных сказать невозможно.

Вместе с тем размеры сердца летучих мышей более близки к размерам сердца птиц, нежели млекопитающих (табл. 13.4). У пяти видов летучих мышей массой от 5 до 150 г сердце всегда было крупнее, чем это предсказывает общее уравнение для млекопитающих, а его относительный размер увеличивается с уменьшением размеров тела. У самой мелкой летучей мыши, пятиграммового нетопыря (*Pipistrellus*), сердце в два раза крупнее, чем это предсказывается для нормального млекопитающего такого же размера, и очень близко к величине, предсказываемой для птиц.

Таблица 13.4. Размеры сердца у пяти видов летучих мышей. Относительный размер сердца увеличивается с уменьшением размеров тела, и все эти величины выше средней величины, составляющей 0,6%, для млекопитающих в целом. (Jürgens et al., 1981.)

	Масса тела, г	Масса сердца, % массы тела
<i>Rousettus aegyptiacus</i>	146	0,84
<i>Phyllostomus discolor</i>	45,2	0,94
<i>Molossus ater</i>	38,2	0,97
<i>Myotis myotis</i>	20,6	0,98
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	4,85	1,26

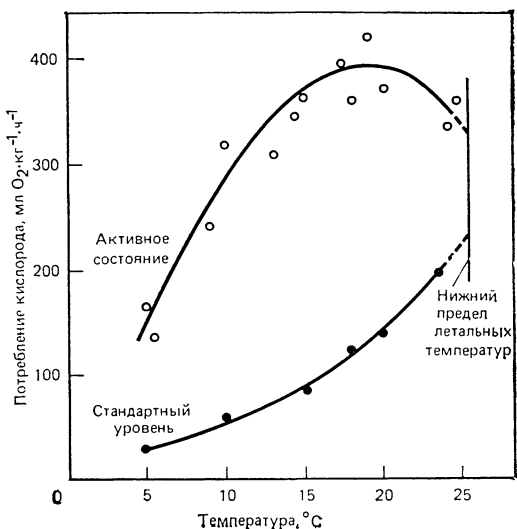
На примере летучих мышей и землероек отчетливо видно, что у самых мелких млекопитающих размеры сердца увеличиваются «за пределы» нормальных для млекопитающих размеров, что позволяет обеспечивать им высокие скорости потребления кислорода. Почему это так? Ранее было показано, что максимальная частота сокращений сердца 1200—1300 в 1 мин, по-видимому, представляет собой абсолютный предел, поэтому сердечный выброс может усилиться у них в достаточной мере только путем увеличения ударного объема, т. е. размеров сердца.

Метаболический диапазон: холоднокровные животные

Обратимся теперь к рассмотрению холоднокровных животных. В первую очередь мы должны помнить, что интенсивность их метаболизма изменяется с температурой и что поэтому у них нет «стандартного» метаболизма покоя. Рассмотрим приведенные на рис. 13.3 кривые интенсивности метаболизма при максимальной активности и в покое. Область между кривыми отражает величину метаболического диапазона, которая не только меняется с температурой, но и достигает максимума при меньшей температуре, чем температура, соответствующая наивысшему уровню метаболизма. Если нам нужно сопоставить скорости обмена в состоянии активности и в покое, то такое сравнение имеет смысл проводить только при одной и той же температуре. Причем более информативным будет сравнение метаболического диапазона, т. е. отношение уровней метаболизма при максимальной активности и в покое при каждой данной температуре.

У гольца метаболический диапазон при пяти разных температурах (5, 10, 15, 20 и 24 °C) был соответственно равен 6,0; 5,5; 4,0; 2,6 и 1,7 (на основе данных, представленных на рис. 13.3). Другими словами, метаболический диапазон резко снижается с

Рис. 13.3. Скорости потребления кислорода у гольца в состоянии активности (белые кружки) и в покое (черные кружки) при разных температурах. Отношение скоростей потребления кислорода при активности и в покое (метаболический диапазон для активности) изменяется с температурой. (Из Graham, 1949.)



увеличением температуры, что осложняет сравнения животных с разными размерами тела.

Вуд и др. (Wood et al., 1978) собрали данные по величине метаболического диапазона нескольких видов пресмыкающихся. Для семи видов ящериц его величина варьировала от 2,8 до 8,6; для четырех видов змей — от 2,5 до 9,3, для четырех видов черепах — от 3,0 до 6,1. Пятый вид черепах — *Pseudemys scripta* — характеризовался значительно более высоким метаболическим диапазоном — 21,8. Эта величина уникальна для рептилий, поскольку в остальных случаях наиболее высокая величина метаболического диапазона составляла 9,3. Размеры тела перечисленных в работе Вуда животных варьировали от 261 до 1637 г, за исключением гигантской черепахи, вес которой составил 100 кг (и у которой величина метаболического диапазона составила 6,1). Очевидной связи с размерами тела на основе этих данных обнаружено не было.

Примечательно, что величина метаболического диапазона, равная 5 или 10, довольно обычна для пресмыкающихся. Фактически этот диапазон схож с диапазоном для многих мелких млекопитающих, в особенности грызунов. Однако, поскольку интенсивность метаболизма покоя у пресмыкающихся значительно ниже, чем у млекопитающих таких же размеров, метаболический диапазон, выражающийся в увеличении скорости потребления кислорода (мл O₂), будет составлять лишь малую долю диапазона млекопитающих.

Вернемся к метаболическому диапазону рыб. Форель — это активная рыба и превосходный пловец, которую изучали очень

интенсивно. Результаты исследований очень интересны, поскольку они выявляют зависимость метаболического диапазона от размеров тела.

Начнем с того, что для рыб температура среды более важна, чем для животных, которые дышат воздухом. Интенсивность метаболизма как в покое, так и в состоянии активности возрастает с повышением температуры, и тут лимитирующим фактором может стать наличие в воде кислорода. Следовательно, при высоких температурах при переходе животного к активности метаболический диапазон может быть минимальным. Когда форель плавает при температуре выше 15°C , у нее быстро развивается усталость, потому что сердечная и дыхательная системы не в состоянии подавать кислород с требуемой скоростью (Brett, 1964). При 15°C метаболический диапазон у форели равен примерно 13 — действительно внушительная величина, но быстро падает с повышением температуры.

Обнаруживается ли тут зависимость от размеров тела? Бретт (Brett, 1965) получил интересные данные, свидетельствующие о том, что метаболический диапазон у форели увеличивался с увеличением размеров тела. У самых мелких рыб массой тела 3,38 г метаболический диапазон был равен 4,0, а далее он довольно равномерно увеличивался, достигая величины 16,3 при массе тела 1432 г. Подобная зависимость от размеров тела отражает радикальные изменения в совершенстве метаболизма по мере роста рыб. Форма и внешний вид рыбы при этом меняются мало, а уровень активности резко увеличивается.

Подводя итог тому, что мы знаем об усилении метаболизма в состоянии активности, мы сталкиваемся со своего рода дилеммой. Метаболический диапазон у мелких млекопитающих несколько ниже, чем у млекопитающих в целом, однако это частично связано с тем, что у некоторых крупных млекопитающих (собака, человек, лошадь) метаболический диапазон высок. Если же рассматривать летучих мышей, то становится ясно, что у мелких млекопитающих вполне может быть и высокий метаболический диапазон. Из этого мы должны заключить, что у млекопитающих четкого влияния размеров тела на метаболический диапазон нет. Сделать сколько-нибудь определенные выводы относительно пресмыкающихся нельзя из-за недостатка данных.

И наконец, у одного тщательно изученного вида рыб — форели — существует четкая зависимость метаболического диапазона от размеров тела: у наиболее крупных особей он в четыре раза выше, чем у самой мелкой изученной особи. Очевидно, что по этому вопросу нам необходимо значительно больше тщательно собранных данных.

Масса мышцы и мощность мышцы

Необходимая для перемещения мощность обеспечивается мышцами, а мышцы составляют существенную часть массы тела. Данных, касающихся массы мышц, у нас явно недостаточно, но, по-видимому, они составляют 40—45% общей массы тела у всех млекопитающих (возможно, за исключением китов) независимо от размеров тела (Мунго, 1969). Для начала при оценке масштабных влияний этих сведений должно быть достаточно, более же точное определение провести трудно и не только потому, что сведений мало, но и также и потому, что у разных животных обнаруживается разная степень ожирения, в особенности у домашних животных, используемых для получения мяса. Большое количество жира увеличивает общую массу тела, что снижает долю, приходящуюся на мышцы по сравнению с долей у более «нормальных», менее жирных, животных.

По птицам сведений значительно больше. В особенности информативны обзоры Гринуолта (Greenewalt, 1962, 1975b). Огромные грудные мышцы, главные летательные мышцы птиц, составляют примерно 15% массы тела. Эта величина может варьировать в связи с особенностями полета у разных птиц. У хороших летунов грудные мышцы более крупные, но в целом эта доля остается достаточно постоянной в большом ряду размеров тела.

Интересно, что у колибри летательные мышцы всегда составляют большую часть массы тела — примерно 25—30% по сравнению с 15% у других птиц. Это согласуется с тем, что для трепещущего полета требуется большая мощность, чем для поступательного машущего полета (Weis-Fogh, 1972). Еще одно интересное различие состоит в том, что мышцы, обеспечивающие взмах крыла вверх, составляют у колибри около одной трети общей массы летательных мышц, тогда как у остальных птиц эти мышцы составляют лишь одну десятую часть общей мышечной массы. Даже не зная больше ничего, мы можем предположить, что у колибри подъемная сила крыла возникает не только при взмахе вниз, но и при движении крыла вверх. Аэродинамический анализ движений крыльев колибри в трепещущем полете именно это и подтвердил (Stolpe, Zimmer, 1939). Это еще один пример того, как аллометрический сигнал, связанный с влияниями масштаба, и вторичный сигнал, отражающий отклонения от сохранения подобия, дают важные сведения об основных принципах.

Вернемся к мощности, развиваемой мышцами. Мощность — это работа в единицу времени, а работа в свою очередь — это сила, умноженная на расстояние. Поэтому нам нужно сначала проанализировать силу, которую могут развивать мышцы, а затем расстояние, на которое укорачивается мышца. Это даст нам

величину работы, которую производит мышца при одиночном сокращении. Затем следует рассмотреть временной параметр: длительность акта сокращения. Как оценить эти параметры и связать их с размерами тела и масштабным преобразованием?

По-видимому, максимум силы или напряжения, которое может развивать любая мышца, определяется внутренней структурой мышечных волокон (филаментов). Максимальная сила составляет примерно $3\text{--}4\text{ кГ/см}^2$ поперечного сечения мышцы ($300\text{--}400\text{ кН/м}^2$). Эта сила не зависит от размеров тела и одинакова для мышц мыши и слона. Причиной такого единообразия является то, что размеры тонких и толстых филаментов, а также число мостиков между ними одинаковы. Фактически строение мышц мыши и слона столь сходно, что под микроскопом их трудно идентифицировать; различие заключается лишь в том, что у мелких животных в мышечных клетках содержится значительно больше митохондрий. Это единообразие в величине максимальной силы обнаруживается не только у высших позвоночных, но также и у многих других животных, в том числе и у некоторых беспозвоночных.

Степень сокращения скелетной мышцы позвоночных также не зависит от размеров тела. Максимальное относительное сокращение, или растяжение, по-видимому, довольно постоянно и составляет примерно 0,3. Из этого мы можем заключить, что максимальная работа (сила $\times$ расстояние), произведенная при одном сокращении в пересчете на единицу объема мышцы, также неизменна и независима от размеров. Это обобщение, сделанное Хиллом (Hill, 1950), было подтверждено более поздними данными.

Вывод, что максимальная работа, совершаемая при одном сокращении, не зависит от размеров, полностью согласуется с нашими современными представлениями о строении скелетной мышцы. Число филаментов, приходящихся на единицу площади поперечного сечения мышцы, одинаково, т. е. плотность филаментов постоянна. Длина саркомеров, длина филаментов — все эти величины одинаковы у мелких и крупных позвоночных. Это единообразие толщины филаментов, их длины и перекрывания толстых и тонких филаментов объясняют, почему одинаковы величины напряжения и натяжения (хотя при этом мы не можем ответить на вопрос, почему эти параметры не зависят от размеров).

Если работа, произведенная при одиночном сокращении, — величина постоянная, то выходная мощность (работа в единицу времени) во время сокращения будет прямой функцией скорости укорочения или скорости создания натяжения. Для повторяющихся сокращений, которые происходят при беге или полете, средняя выходная мощность мышцы будет прямо пропор-

циональна частоте ее сокращения. Следует, однако, отметить, что очень высокие частоты сокращения крыловых мышц некоторых летающих насекомых не означают еще, что при этом развивается необычно высокий уровень мощности, поскольку эти мышцы (из-за особенностей устройства летательного аппарата) сокращаются на величину не многим более двух процентов своей длины.

Подводя итог, мы можем сказать, что скелетные мышцы позвоночных имеют единообразную структуру и что максимальные силы и укорочение не зависят от масштаба. Вместе с тем скорости сокращения различаются весьма сильно. Если для сравнения взять аналогичные мышцы, например мышцы, обеспечивающие локомоцию, то окажется, что частота их сокращения равномерно увеличивается с уменьшением размеров тела. Стало быть, выходная мощность зависит от размеров тела, увеличиваясь при их уменьшении. В следующей главе мы более подробно обсудим вопрос о соотношении выходной мощности локомоторных мышц и размеров тела.

14. Перемещение по земле:

Бег и прыжки

Бег по земле

Всем известно, что у мыши ноги короче, чем у лошади, и для того, чтобы преодолеть одно и то же расстояние по земле, ей надо сделать больше шагов, чем лошади. Рассмотрим в качестве первого приближения ряд геометрически подобных животных. Число шагов (n), которое животное должно сделать, чтобы покрыть единицу расстояния, обратно пропорционально его линейным размерам или его массе в степени $1/3$. Эта зависимость имеет следующий вид:

$$n \sim \frac{1}{l} \sim M_t^{-\frac{1}{3}}.$$

Предположение о геометрическом подобии не так уж и нереально, как можно было бы ожидать. Александер и его коллеги (Alexander, 1979a), изучавшие конечности разных животных от землеройки до слона, обнаружили, что средняя длина костей конечностей варьирует как масса тела в степени 0,35. Эти авторы исследовали ряд из 37 видов млекопитающих, включающих почти весь диапазон размеров наземных млекопитающих. Несмотря на то что самые мелкие и самые крупные млекопитающие существенно различаются между собой по форме и пропорциям тела, кости их конечностей по длине удивительно близко отвечают геометрическому подобию. Чтобы имело место геометрическое подобие, линейные размеры 3-тонного животного должны в 100 раз превышать соответствующие линейные размеры 3-граммового млекопитающего. При показателе степени 0,35 линейные размеры 3-тонного животного оказываются в 126 раз больше, чем у 3-граммового млекопитающего.

Рассмотрим теперь частоту движения ног, которая зависит от скорости бега. Пока мы не располагаем способом а priori предсказать скорость, с которой может бежать животное, мы можем только сказать, что для двух животных, бегущих с одинаковой скоростью, частота шагов будет обратно пропорциональна линейным размерам или массе тела в степени $1/3$.

Можно, однако, сделать обоснованные предсказания относительно цены бега. Насколько нам известно, мышцы всех млекопитающих развивают одинаковую максимальную силу на едини-

цу площади поперечного сечения; эта сила равна 3—4 кГ/см². Эта максимальная сила независима от размеров тела, поскольку сила сокращения обеспечивается мостиками между тонкими и толстыми филаментами. Число мостиков определяется длиной саркомера, которая в мышцах млекопитающих постоянна и не зависит от размеров тела. Если соответствующие мышцы изометричны, то площадь поперечного сечения пропорциональна l^2 , а длина — l , и масса мышцы остается пропорциональной массе тела.

Существует много указаний на то, что общая масса мышц млекопитающих не изменяется сколько-нибудь закономерно с размерами тела. У многих млекопитающих мышцы составляют до 40% общей массы тела, но трудно оценить, реальны ли существенные отклонения от этой средней или они зависят от способа определения массы мышц, от того, сколько жира у данного животного, насколько правильно проводили препаровку и т. д. Наиболее ценные данные приведены в работе Александера и др. (Alexander et al., 1981), которые определили размеры главных мышц ног млекопитающих в ряду от землеройки до слона. Хотя у одних животных некоторые группы мышц больше, чем у других, общая масса мышц, как правило, пропорциональна $M_T^{1,0}$.

Мы знаем, что большинство мышц позвоночных при сокращении укорачиваются на одну и ту же долю своей длины в покое. Поскольку работа, выполняемая при одиночном сокращении, есть произведение силы на расстояние, на котором действует эта сила, работа, производимая при одном сокращении, пропорциональна массе мышцы, а так как масса мышц пропорциональна массе тела, то произведенная при одном шаге работа также будет пропорциональна массе тела.

Возвращаясь к нашей модели изометрических животных, мы видим, что работа, производимая за один шаг, должна быть пропорциональна массе тела в степени 1,0. Поскольку число шагов на единицу расстояния обратно пропорционально $M_T^{1/3}$, работа при беге на единицу расстояния, скажем на 1 км, должна быть:

$$\text{работа на 1 км} \sim M_T^{1,0} \cdot M_T^{-1/3} = M_T^{0,67}.$$

Чтобы сравнить мелких и крупных животных, рассмотрим работу, производимую при беге и приходящуюся на 1 кг массы тела и на единицу расстояния; это можно получить путем деления предыдущего выражения на массу тела:

$$\text{работа на 1 кг на 1 км} \sim M_T^{0,67} \cdot M_T^{-1,0} = M_T^{-0,33}.$$

Полученное выражение означает, что работа, необходимая для перемещения 1 кг массы животного на данное расстояние,

уменьшается с увеличением размеров тела. Это прямое следствие того факта, что мелкому животному нужно сделать больше шагов, чем крупному, чтобы покрыть то же расстояние по земле, а каждый шаг требует затраты энергии, прямо пропорциональной массе тела.

К такому результату приводит рассмотрение наиболее простой теоретической модели. Приступив к изучению бега животных, мы обнаружим, что наши упрощенные рассуждения поразительно хорошо соответствуют действительному положению вещей.

Энергетическая цена бега

Мы только что узнали, что крупные животные, поскольку они делают меньше шагов, затрачивают на перемещение единицы массы тела на единицу расстояния меньше энергии. Рассмотрим, например, увеличение расхода энергии при передвижении по земле. Тэйлор и др. (Taylor et al., 1970) проанализировали затраты энергии при беге млекопитающих различных размеров. На рис. 14.1 приведены данные по некоторым млекопитающим, бегающим с разными скоростями. Потребление кислорода или затрата энергии увеличивается при увеличении скорости бега. Этого, конечно, можно было ожидать. Неожиданным оказалось то, что затраты энергии при увеличении скорости бега линейно увеличивались со скоростью бега. Совершенно очевидно, что это очень удобно для сравнения разных животных.

Из рис. 14.1 ясно, что затраты энергии (на единицу массы тела) возрастают при увеличении скорости у мелких животных гораздо быстрее (более крутой наклон линии регрессии).

Наклоны линий регрессии указывают на увеличение затрат энергии с увеличением скорости бега. Фактически наклон кривых дает энергетическую цену бега, или, точнее, затраты энергии на перемещение единицы массы тела на единицу расстояния. Используя единицы, как на графике (рис. 14.1), получим разность наклона линии регрессии:

$$\frac{\Delta y}{\Delta x} = \frac{\text{л O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}}{\text{км} \cdot \text{ч}^{-1}} = \text{л O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{км}^{-1}.$$

Таким образом, наклоны линий на рисунке фактически означают число литров кислорода, использованного для перемещения 1 кг массы тела на расстояние 1 км. Иными словами, наклоны кривых дают выраженную через вес и расстояние цену бега.

Это аналогично определению количества горючего, которое использует экипаж для перемещения на 1 км в пересчете на единицу его массы. Поезд тратит больше горючего, чем автомобиль, однако относительно своей массы — намного меньше. Быть

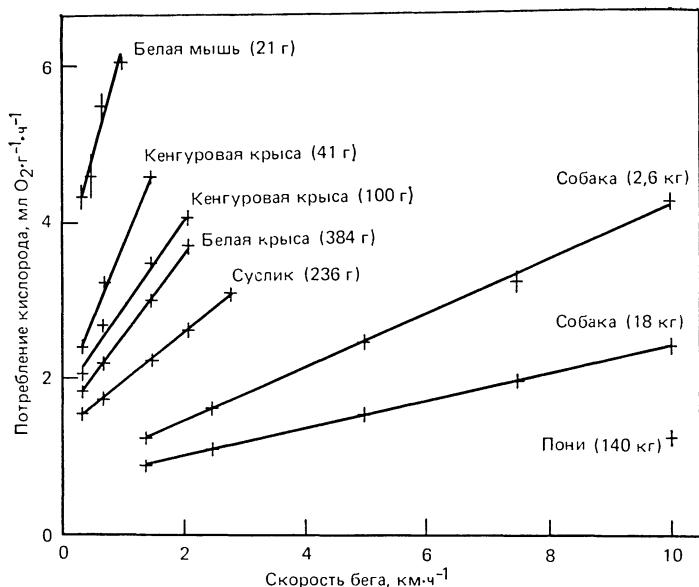


Рис. 14.1. Увеличение потребления кислорода с увеличением скорости бега. Для каждого вида прирост имеет линейный характер, но у мелких животных потребление кислорода растет более круто, чем у крупных. (Из Taylor et al., 1970.)

большим более экономично, и это в равной степени применимо к животным.

Поскольку цена бега, выраженная в количестве кислорода на 1 кг и 1 км (наклон регрессии) для каждого животного не зависит от скорости, с которой оно бежит, в целях удобства скорость как переменная была исключена из расчетов цены бега. Поэтому мы можем сравнивать цену бега у разных животных, хотя они передвигаются с разными скоростями. Каждому животному мы можем дать возможность бежать с той скоростью, которая для него естественна, и мы можем сравнивать между собой животных, даже если диапазоны скоростей, с которыми они бегают, не перекрываются.

Как связана цена бега с размерами тела? На рис. 14.2 приведены данные из первой публикации Тэйлора и др. (Taylor et al., 1970). Этот график еще раз показывает, что цена перемещения 1 кг массы тела на данное расстояние у крупных животных ниже, чем у мелких. Линия регрессии на рис. 14.2 имеет наклон $-0,40$ и построена на основе данных, заимствованных из литературы для шести мелких и среднего размера животных и для одного крупного вида (лошади).

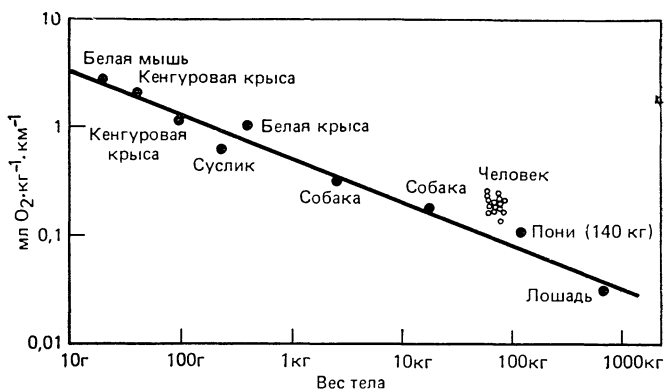


Рис. 14.2. Цена бега, выраженная в количестве кислорода, необходимом для перемещения 1 кг массы тела на 1 км. Эти расходы закономерно снижаются с увеличением размеров тела. Данные по человеку (бег на двух конечностях) располагаются выше линии, на которой представлены млекопитающие, передвигающиеся на четырех конечностях. (Из Taylor et al., 1970.)

Тэйлор отметил, что данные для спортсменов-бегунов не попадают на линию регрессии, построенную для четвероногих млекопитающих. Его заинтересовал вопрос: всегда ли цена бега на двух ногах отличается от цены бега на четырех? Этим вопросом занимались Федак и др. (Fedak et al., 1974), изучившие семь разных видов птиц. Они получили действительно отличающуюся линию регрессии с наклоном $-0,20$; данные по человеку как раз легли на эту линию.

В свою очередь возникает еще вопрос: существует ли фундаментальное различие во влияниях размеров тела при двуногой и четвероногой локомоции. Животные немногих видов, по-видимому, с равной легкостью двигаются обоими способами. Тэйлор и Роунтри (Taylor, Rowntree, 1973) обучали шимпанзе (*Pan troglodytes*) и капуцинов (*Cebus capucinus*) бежать на треббале либо на двух, либо на четырех конечностях. У животных обоих видов расход энергии при беге был одинаковым независимо от того, на скольких конечностях они бежали: на двух или на четырех. Это, однако, не полностью отвечает на вопрос, поскольку оба вида имеют средние размеры, а ранее было показано, что значительные различия обнаруживаются только при сравнении животных очень мелких и очень крупных размеров.

Первоначальные наблюдения Федака и др. (Fedak et al., 1974) были сделаны на небольшом числе видов, а в более поздних обзорах Паладино и Кинга (Paladino, King, 1979) и Федака и Зеермана (Fedak, Seeherman, 1979), охватывающих большее число видов, не было продемонстрировано достоверных

различий между птицами и млекопитающими, т. е. между перемещением на двух и на четырех ногах. Этот результат дает некоторое чувство удовлетворения, поскольку он, по-видимому, подтверждает, что животные функционируют насколько возможно всегда экономично, бегают ли они на двух или на четырех ногах. Становится все более очевидным, что показатели степени, вычисленные по самым старым данным, базировались на малом числе видов животных и что когда в анализ включают достаточное число видов, показатель степени оказывается близким к $-0,33$ как для птиц, так и для млекопитающих (табл. 14.1).

Таблица 14.1. Уравнения для цены бега как функции размеров тела (M_T , г), полученные разными исследователями. Средняя величина показателя степени при величине массы тела для всех уравнений равна $-0,32$

Число видов	Уравнение для цены, мл $O_2 \cdot g^{-1} \cdot km^{-1}$	Цена при $M_T = 1$ кг, л $O_2 \cdot km^{-1}$	Источник данных
7 (млекопитающие)	Цена = $8,46 M_T^{-0,40}$	0,53	Taylor et al., (1970)
8 (пресмыкающиеся)	Цена = $5,9 M_T^{-0,33}$	0,60	Bakker, 1972
7 (птицы)	Цена = $2,45 M_T^{-0,20}$	0,62	Fedak et al., 1974
22 (млекопитающие)	Цена = $6,35 M_T^{-0,34}$	0,61	Cohen et al., 1979
52 (млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся)	Цена = $5,01 M_T^{-0,32}$	0,55	Paladino, King, 1979
69 (птицы, млекопитающие, пресмыкающиеся)	Цена = $3,89 M_T^{-0,28}$	0,56	Fedak, Seeherman, 1979
72 (млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся, муравьи)	Цена = $8,61 M_T^{-0,352}$	0,76	Jensen, Holm-Jensen, 1980
62 (млекопитающие, птицы)	Цена = $4,73 M_T^{-0,316}$	0,53	Taylor et al., 1982

У пресмыкающихся метаболизм покоя в 10 раз ниже, чем у млекопитающих и птиц тех же размеров. Поэтому может показаться удивительным, что рост цены бега у ящериц такой же, как у птиц и млекопитающих. Баккер (Bakker, 1972) обнаружил, что цена бега (мл $O_2 \cdot g^{-1} \cdot km^{-1}$) у нескольких видов ящериц с размерами тела от 14 до 1200 г снижается как масса тела (M_T , г) в степени 0,33. Уравнение регрессии для этих данных имеет вид

$$\text{Цена} = 5,9 M_T^{-0,33}.$$

Это уравнение неотлично от более поздних, в которых было использовано большее число млекопитающих и птиц, и оно оп-

равдывает включение пресмыкающихся в некоторые исследования, перечисленные в табл. 14.1. Наиболее интересные выводы заключаются в следующем: 1) рост цены бега у ящериц такой же, как у млекопитающих тех же размеров, хотя метаболизм покоя у ящериц значительно ниже и более изменчив; 2) цена бега у ящериц снижается с увеличением массы тела (показатель степени — 0,33, т. е. так же, как у птиц и млекопитающих).

Если включить в расчеты данные по муравьям массой от 3 до 36 мг, то полученное общее уравнение будет подобно уравнению для птиц и млекопитающих (Jensen, Holm-Jensen, 1980). Простое ли это совпадение, что муравьи попадают на продолжение линии регрессии для позвоночных, или это отражение какого-то фундаментального принципа? Мы этого не знаем.

Возникает еще один важный вопрос: является ли случайным совпадением то, что эмпирически полученный показатель степени равен — 0,33, или это служит подтверждением выше изложенных упрощенных рассуждений о масштабных эффектах? Во всяком случае животные не изометричны, они обладают самыми разными размерами и пропорциями. Некоторые существенно отличаются от общего плана строения, однако если мы будем рассматривать возможно более широкий ряд животных, то оказывается, что сходства в локомоции подтверждаются поразительной стабильностью ее энергетической цены.

Если рассматривать все это с другой точки зрения — с позиции эволюционного значения, — то результат представляется более обоснованным. Вероятно, экономия имеющегося горючего — это преимущество, и нам следует ожидать, что животные действуют, насколько это возможно, экономично. И на мелких, и на крупных животных накладываются одинаковые ограничения, которые преодолеть нельзя. Сокращение мышц максимально экономично, а передвижение каждого животного экономично настолько, насколько это позволяют размеры его тела. Небольшому животному надо сделать больше шагов, чтобы преодолеть данное расстояние, и это обходится ему дороже. Если мы отнесем цену локомоции к одному шагу (или к любому линейному размеру), то обнаружим, что животные, и мелкие, и крупные, одинаково экономичны.

Как быстро бегают животные

Нам пока непонятна связь между размерами животного и тем, как быстро оно может бегать. Во-первых, животные очень различны, а некоторые из наиболее изученных, например лошади и собаки, в течение тысячелетий отбирались на высокую скорость и выносливость. Кроме того, трудно установить максимальную скорость для данного животного, поскольку если мы не можем

заставить его бежать быстрее, то еще неизвестно, почему — то ли от того, что оно не может, то ли не хочет бежать быстрее. Второй открытый вопрос: что подразумевают под максимальной скоростью? Спринтерская ли это скорость, которая обеспечивается в большой степени анаэробным обменом, или это максимальная длительно поддерживаемая скорость, обеспечиваемая аэробным обменом? И как долго она может поддерживаться?

Мы уже знаем, что между метаболической мощностью (потреблением кислорода) и скоростью бега животного существует линейная зависимость. Как и раньше, мы рассмотрим только прирост метаболической мощности, вызванный бегом, поскольку при беге с большой скоростью метаболическая мощность покоя так относительно мала, что ею можно пренебречь.

Можно рассматривать и обратную зависимость. Вместо того чтобы говорить о линейном увеличении метаболической мощности со скоростью бега, мы можем говорить о линейном увеличении скорости бега с увеличением доступной мощности метаболизма.

В предыдущем разделе мы видели, что цена бега на единицу массы тела снижается с увеличением размеров тела, причем показатель степени при величине массы равен примерно 0,33. Если же мы возьмем цену бега на данное расстояние в пересчете на все животное, то при увеличении размеров тела цена будет расти пропорционально массе тела в степени 0,67 (обе части уравнения умножаются на $M_T^{-1,0}$). Это показано на рис. 14.3, где приведены также линии с наклонами 0,75 и 0,85.

Мы видели, что у млекопитающих мощность метаболизма покоя растет при увеличении размеров тела пропорционально массе тела в степени 0,75. Многократно высказывалось предположение, хотя и слабо обоснованное, что максимальная метаболическая мощность должна примерно в 10 раз превышать уровень покоя. Если бы это было так, то располагаемая максимальная мощность (показатель степени 0,75) росла бы быстрее, чем мощность, потребная для бега (показатель степени 0,67). Если бы максимальная скорость бега была простой функцией располагаемой мощности (что не так), то скорость бега должна бы расти с изменением размеров тела в соответствии с разностью между 0,75 и 0,67, т. е. пропорционально размерам тела в степени 0,08.

Когда речь заходит о максимальной мощности, или максимальной скорости потребления кислорода, у млекопитающих, то оказывается, что данных по этому вопросу значительно больше, чем по величинам максимальных скоростей.

Тэйлор и др. (Taylor et al., 1981) определили максимальную скорость потребления кислорода у 22 видов диких и домашних животных и показали, что максимальное потребление кислорода

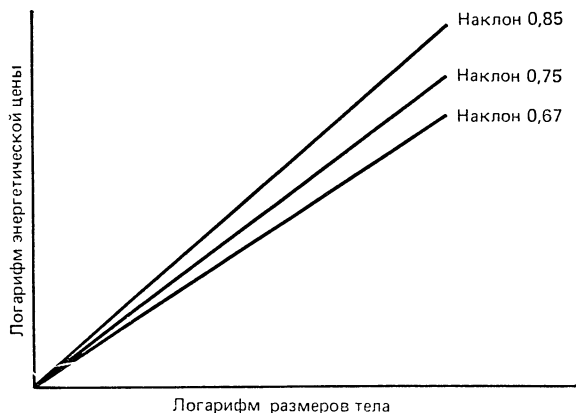


Рис. 14.3. Сравнение наклонов линий регрессии (без рассмотрения абсолютных величин) для цены бега (наклон=0,67), потребления кислорода в состоянии покоя (наклон=0,75) и максимального потребления кислорода (наклон=0,85).

возрастает как масса тела в степени 0,81. При включении почерпнутых из литературы данных еще по 23 видам, что дало суммарно 55 видов диких и домашних животных, наклон линии регрессии стал равен 0,85. Это, по-видимому, означает, что максимальная мощность растет с увеличением размеров тела быстрее, чем потребление кислорода в покое. Примем для располагаемой аэробной мощности самую большую цифру, равную 0,85. Ранее мы говорили, что цена бега должна возрастать с показателем 0,67. Следовательно, располагаемая мощность увеличивается быстрее, чем цена бега, причем разность между показателями степени составляет 0,18. Для полного размерного ряда наземных млекопитающих от нескольких граммов до нескольких тонн это дает 10-кратное увеличение мощности по отношению к цене бега, из чего следует, что сама скорость бега также может различаться в 10 раз.

Теперь мы можем сопоставить эти частично теоретические рассуждения с наблюдениями Пенникуика (Pennycuik, 1975) на ряде восточноафриканских животных, различающихся по размерам более чем в 200 раз, от 15 до 3000 кг. Пенникуик обнаружил, что частота шагов у этих животных уменьшается с увеличением размеров тела, т. е. крупные животные передвигают ноги медленнее, чем мелкие. Наиболее интересным оказалось то, что наклоны линии регрессии для средней частоты шагов были одинаковыми для ходьбы, рыси и галопа. Для походки каждого типа частота шагов зависела от линейных размеров (высоты животного в холке), и наклон прямой для каждого типа походки при 95%-ном уровне значимости был $-0,50$. Поскольку

длина шага (также линейного показателя) тоже пропорциональна массе тела в степени 0,33, частота шагов пропорциональна $M_T^{-0,17}$ ($M_T^{-0,5 \cdot 1/3}$). Скорость (т. е. длина шага $\times$ частота шагов) будет пропорциональна массе тела в степени 0,17:

$$\text{Скорость} = \text{Длина шага} \times \text{Частота шагов} \sim M_T^{0,33} \times M_T^{-0,17} \sim M_T^{0,17}.$$

Все это относилось к животным, которые перемещаются в природных условиях со своей естественной скоростью, и совершенно очевидно, что более крупные животные перемещаются быстрее, чем мелкие. При этом возможно, что максимальная спринтерская скорость связана с размерами тела другой зависимостью, но мы не располагаем данными по этому вопросу. Очевидно, однако, что положение Хилла (Hill, 1950) о том, что у всех животных должна быть одинаковая максимальная скорость, совершенно неправдоподобно. Хилл обосновал свое положение теоретически и подтвердил его наблюдениями на животных, представляющих узкий размерный диапазон, — от гончих собак до лошадей. И те и другие — животные необычные, которых разводили и отбирали по признаку скорости бега; максимальное потребление кислорода у них в 3—4 раза выше, чем у коз и коров, имеющих сходные размеры тела (Taylor, Weibel, 1981).

Хеглунд и др. (Heglund et al., 1974) также сделали попытку сравнить скорость бега у разных животных. Поскольку определить максимальную скорость животного очень трудно, эти авторы предположили, что скорость, при которой рысь переходит в галоп, может считаться эквивалентной для сравнения животных разных размеров. Этот переход у более мелких животных наблюдается при менее высоких скоростях и при большей частоте шагов. График частоты в точке перехода, построенный как функция размеров тела, дает прямолинейную регрессию с наклоном —0,14 (для животных размерами от мыши до лошади). Эта величина недостоверно отличается от величины —0,17, полученной Пенникуиком для диких животных Восточной Африки.

Теперь мы уже кое-что знаем о том, как может меняться скорость бега при изменении размеров тела. Рассуждения относительно максимальной располагаемой мощности, а также эмпирические наблюдения позволяют предположить, что скорость бега должна увеличиваться пропорционально массе тела в степени 0,17. Более глубокий анализ будет возможен тогда, когда мы лучше поймем, как используется энергия при локомоции. Внешняя работа, которую совершает животное при беге по горизонтали, минимальна, и очень большая часть работы расходуется внутри организма в виде тепла. Связь этого процесса с размерами тела представляет собой комплекс сложных проблем.

Бег в гору и перенос грузов

До сих пор мы рассматривали бег животных по горизонтали. Бег в гору требует совершения дополнительной работы. Тело, движущееся в гору, накапливает потенциальную энергию, которая равна произведению его веса на перемещение по вертикали. Следовательно, можно ожидать, что работа по перемещению одной единицы веса тела на единицу расстояния по вертикали должна быть одинаковой для всех животных независимо от их размеров.

Будем рассуждать следующим образом. Вертикальный подъем 1 кг веса на 1 м увеличивает потенциальную энергию тела на 1 кГм (что эквивалентно 9,8 Дж, или 2,34 кал, и соответствует поглощению 0,49 мл O_2). Мы предполагаем, что мышцы мелких и крупных животных работают с одинаковой максимальной эффективностью, скажем 25%. Следовательно, для вертикального перемещения 1 кг веса тела на 1 м животному независимо от размера его тела необходимо в четыре раза больше кислорода, чем указано выше, т. е. 2 мл O_2 . Это ожидаемое сходство метаболической цены перемещения по вертикали было вполне убедительно подтверждено многими исследователями на млекопитающих разного размера — от мыши до лошади.

Некоторые данные по вертикальному перемещению собраны в обзоре Коэна и др. (Cohen et al., 1978). В ряде работ приведенные величины прироста были близки к 1,36 мл O_2 на 1 кг веса и на 1 м перемещения по вертикали без четкой корреляции с размерами. (Тот факт, что эта картина будто бы свидетельствует о более высокой эффективности, чем ожидалось, не следует воспринимать слишком серьезно, поскольку измеряли увеличение цены локомоции, а вертикальный компонент не обязательно просто суммируется с горизонтальным.) Данные о том, что цена вертикального перемещения не зависит от размеров тела, имеют интересное следствие: мелкому животному должно быть значительно легче бежать в гору, чем крупному. Почему?

Ответ на этот вопрос прост. Удельная интенсивность метаболизма покоя у мыши примерно в 15 раз выше, чем у 1000-килограммовой лошади. Поскольку для обоих животных вертикальный компонент перемещения 1 кг веса тела в гору одинаков, увеличение интенсивности метаболизма, связанное с вертикальным компонентом, по отношению к интенсивности метаболизма покоя составит у мыши лишь $1/15$ этой величины для лошади.

Тэйлор и др. (Taylor et al., 1972) подвергли этот необычный вывод экспериментальной проверке. Мышей тренировали в тредбане с уклоном 15° , что представляет собой довольно крутую «гору». Достоверных различий в потреблении кислорода

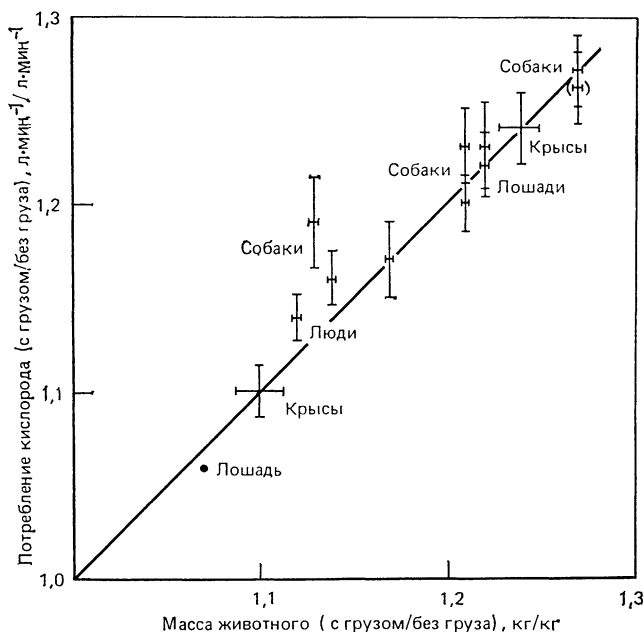


Рис. 14.4. Влияние переноски груза на энергетическую цену бега. На осях отложены отношения между измеряемыми переменными для случая с грузом и без него. Каждая точка соответствует средней из измерений, сделанных при одной скорости бега. Вертикальные линии соответствуют двойной величине стандартной ошибки (± 2) для отношения величин потребления кислорода при переноске груза к этому потреблению без груза при той же скорости. Линия регрессии (наклон 1,0) соответствует одинаковым величинам отношений на обеих осях. (Из Taylor et al., 1980.)

при беге в «гору», по ровной поверхности или под «гору» у этих мышей не наблюдалось. У шимпанзе (вес тела 17 кг) при движении в гору потребление кислорода увеличивалось почти вдвое по сравнению с перемещением по горизонтали. У лошадей увеличение потребления кислорода при движении в гору в сравнении с движением по горизонтали в несколько раз превышает потребление в состоянии покоя (точная величина прироста зависит от скорости).

Тэйлор пришел к выводу, что движение по вертикали со скоростью 2 км/ч требует от мыши 23 % -ного увеличения потребления кислорода, что выявить очень трудно. У шимпанзе прирост этого показателя составляет 189 % (т. е. почти в два раза), а у лошади 630 % — тяжелая работа. Этим объясняется легкость, с которой белка бежит вверх и вниз по стволу дерева без видимых усилий. Для животных таких размеров нет больших различий в движении вверх или вниз.

Близок к этому вопрос о цене переноса дополнительного груза. Тэйлор и др. (Taylor et al., 1980) измерили энергетическую цену переноса груза у крыс, собак, людей и лошадей (груз составлял от 7 до 27% массы тела). В этих опытах потребление кислорода животными увеличивалось прямо пропорционально величине дополнительного груза. Например, если груз составлял 10% массы тела, то потребление кислорода возрастало на 10% и т. д., как это показано на рис. 14.4.

Прямая пропорциональность между увеличением потребления кислорода и величиной дополнительного груза имеет важное следствие. Поскольку у мелких животных цена локомоции выше, чем у крупных, мелкие животные тратят относительно больше энергии при переносе данного груза на данное расстояние. Перенос груза вызывает увеличение потребления кислорода на одинаковую долю как у мелких, так и у крупных животных, но в абсолютном выражении цена оказывается относительно выше у мелких животных.

Масштабы и прыжки

Анализ перемещения животного по вертикали будет неполным, если мы не рассмотрим прыжки. Остановимся на двух интересных вопросах. Один касается влияния размеров тела на высоту прыжка животного, а другой — необходимости изменения конструкции при уменьшении размеров тела.

Блоха длиной менее 2 мм может прыгнуть на высоту, в 100 раз превышающую длину ее тела. Даже самый лучший спортсмен не может прыгнуть намного выше высоты собственного роста. Однако если мы рассмотрим несколько простых масштабных правил, то кажущиеся невысокими показатели спортсмена окажутся не ниже, чем у блохи.

В качестве простого примера рассмотрим двух изометрических животных, у которых все линейные размеры увеличиваются в одной и той же пропорции. Как такое увеличение скажется на высоте, которую более крупное животное может преодолеть в прыжке? Ответ таков: независимо от размеров тела мелкие и крупные животные должны быть способны прыгать на одинаковую высоту.

Сделаем вполне реалистическое допущение, что мышцы, участвующие в прыжках, составляют одинаковую долю массы тела у обоих животных. Сила мышцы пропорциональна площади ее поперечного сечения, а укорочение пропорционально ее исходной длине. Умножая площадь поперечного сечения на длину мышцы, получаем ее объем, а энергетический выход одиночного сокращения есть произведение силы на расстояние. Следовательно, развиваемая энергия пропорциональна массе мышц и в свою очередь массе тела.

При прыжке животное осуществляет одиночное сокращение соответствующих мышц, и энергия, необходимая для толчка и создания ускорения, находится, следовательно, в таком же отношении к массе тела. Одно и то же количество энергии на единицу массы может поднимать тело на одну и ту же высоту и не выше. На основе этого можно сделать вывод, что геометрически подобные животные разной массы должны прыгать на одинаковую высоту при условии, что их мышцы сокращаются с одинаковой силой.

Когда дело доходит до реальных животных, то ситуация оказывается близкой к теоретической. Высота прыжков, зарегистрированная у четырех очень разных животных, приведена в табл. 14.2. Мы рассматриваем только прыжки с места, поскольку при прыжках с разбега высота прыжка увеличивается за счет кинетической энергии бега. Человек в прыжке с места может взять высоту 1,6 м. Однако его центр тяжести при этом поднимается на меньшую высоту, поскольку в момент прыжка он расположен не на уровне земли, а примерно на высоте 1 м. Следовательно, высота прыжка с места для человека составляет только 60 см. Массы тела животных в табл. 14.2 различаются более чем в 100 миллионов раз, но тем не менее высоты их прыжков различаются не более чем в три раза.

Таблица 14.2. Прыжки у четырех видов животных, различающихся по размерам тела более чем в 100 миллионов раз

	Блоха (<i>Pulex</i>)	Жук-щелкун (<i>Athous</i>)	Саранча (<i>Schistocerca</i>)	Человек (<i>Homo</i>) ¹⁾
Масса тела	0,49 мг	40 мг	3 г	70 кг
Высота прыжка	20 см	30 см	59 см	60 см
Расстояние ускорения	0,075 см	0,077 см	4 см	40 см
Скорость при отрыве	190 см/с	240 см/с	340 см/с	343 см/с
Время отрыва	0,00079 с	0,00064 с	0,00235 с	0,233 с
Ускорение ²⁾	245 g	382 g	15 g	1,5 g

¹⁾ Оценки основаны на следующих показателях: расположение центра масс над землей в начале прыжка 60 см; ускорение при отрыве на участке 40 см (от 60 до 100 см); высота прыжка 160 см. Мировой рекорд для прыжка с места составляет 165 см.

²⁾ g — ускорение свободного падения.

Блоха на самом деле прыгала бы выше, если бы не мешало сопротивление воздуха. Из-за малых размеров этого животного (высокое отношение поверхности тела к его объему) сопротивление воздуха влияет на него очень сильно, и если бы то же количество энергии было сообщено блохе в вакууме, ее прыжок был бы вдвое выше.

Для мелких животных сопротивление воздуха очень существенно. Придание блохе обтекаемой формы не повлияет на

сопротивление воздуха из-за пограничного слоя, прилежащего к телу, который увлекается вместе с телом. Однако сопротивление воздуха меняется со скоростью, а следовательно, и с высотой прыжка (поскольку при более высоком прыжке начальная скорость выше). По этой причине невозможно установить только роль сопротивления воздуха, однако в опытах, в которых насекомых подбрасывали вертикально с помощью пружинного устройства (Bennet-Clark, Alder, 1979), было получено много интересных данных. Отношение между достигнутой высотой в воздухе и высотой, которую можно достичь в вакууме в отсутствие сопротивления воздуха, можно назвать эффективностью прыжка. Если теоретически блоха может прыгнуть в вакууме на высоту 2 м, а в воздухе она прыгает только на 0,53 м, то эффективность ее прыжка составляет 0,27. В этом случае сопротивление воздуха поглощает $\frac{3}{4}$ энергии, используемой для прыжка (табл. 14.3).

Таблица 14.3. Характеристики прыжков, вычисленные для трех животных разного размера. Высота прыжка в вакууме принята за 2 м. Эффективность прыжка представляет собой отношение высоты прыжка в воздухе (h_a) к высоте прыжка в вакууме ($h_{\text{вак}}$). (Bennet-Clark, Alder, 1979.)

Животное	Масса	Высота прыжка в воздухе (h_a), м	Эффективность прыжка ($h_a/h_{\text{вак}}$)
Блоха	0,3 мг	0,53	0,27
Кузнечик	440 мг	1,48	0,74
Галаго	200 г	1,93	0,97

Кузнечик с массой тела 440 мг и эффективностью прыжка 0,74 расходует на сопротивление воздуха только $\frac{1}{4}$ энергии, затрачиваемой на прыжок. У галаго (небольшой полуобезьяны), являющегося, видимо, мировым рекордсменом по прыжкам, так как с места он может прыгнуть вертикально вверх на 2 м, эффективность прыжка составляет 0,97. Другими словами, на преодоление сопротивления воздуха у него уходит только 3% энергии, необходимой для прыжка. У более крупных животных сопротивление воздуха при прыжке практически не играет никакой роли.

Почему галаго с места может прыгнуть выше, чем спортсмен? В хорошо контролируемых условиях галаго прыгал на 2,25 м (Hall-Craggs, 1965). Маловероятно, что его мышцы развивают большую силу на 1 см² поперечного сечения, чем у других животных, и такие высокие показатели можно объяс-

нить только большей массой мышц, вовлекаемых в прыжок (больше энергии для сокращения при отрыве), и, возможно, более удачной механической структурой конечностей.

У галаго мышцы, вовлекаемые в прыжок, действительно велики и составляют около 10% массы тела (Alexander, 1968); это вдвое больше, чем у человека. Если суммарно все механические приспособления у этого животного, высокоспециализированного в отношении прыжков, могут обеспечить 50% его показателей, то это в комбинации с удвоенной массой мышц может объяснить 3-кратное превышение показателей для галаго по сравнению с показателями для человека. Поскольку речь идет о прыжке с места, это производит большее впечатление, чем прыжок блохи. Однако следует помнить, что галаго — это высокоадаптированное теплокровное животное, совершающее большие прыжки в естественных условиях обитания.

Запасание упругой энергии

На высоту прыжка накладывается ограничение, которое у мелких животных можно преодолеть только в результате изменения конструкции, с помощью которой осуществляется прыжок. Рассуждение несложно: чем мельче животное, тем короче расстояние, на котором оно развивает соответствующее ускорение (табл. 14.2). Для достижения необходимой скорости при отрыве, которая теоретически должна быть такой же, как у крупного животного, телу мелкого животного необходимо придать значительно большее ускорение. Время, за которое должен произойти отрыв, очень невелико (табл. 14.2), и мышцы не могут сокращаться так быстро.

Блоха развивает ускорение на расстоянии меньше 1 мм, а время отрыва меньше 1 мс. Среднее ускорение во время отталкивания от земли должно, следовательно, превышать 200g. Следует на минуту задуматься, что означает подобное ускорение? Оно означает, что на животное действует сила, в 200 раз превышающая его вес (любое млекопитающее было бы полностью раздавлено такой силой), а скелет и внутренние органы насекомого должны переносить такие ускорения.

Если блоха для развития ускорения использовала бы только силу сокращения мышц, то она не могла бы прыгнуть совсем. Проблема решается использованием принципа катапульты. Энергия запасается в эластичном веществе — резилине, расположенном в основании задних конечностей. Мышцы сжимают резилин, который, будучи каучукоподобным веществом, при включении спускового механизма отдает энергию почти со 100%-ной эффективностью. Упругая отдача очень похожа на принцип работы рогатки и дает блохе необходимое большое

ускорение. Принцип запасаения энергии в упругой системе используется для прыжков и у других мелких животных, например у жука-щелкуна. У более крупных животных, таких, как млекопитающие, необходимое ускорение сообщается непосредственно мышечным сокращением, поскольку время отрыва у них достаточно велико.

Анализ принципов осуществления прыжка у разных животных дает превосходный пример положительных сторон и ограниченности рассуждений о влиянии размеров. Простые рассуждения приводят нас к тому, что все животные независимо от их размеров должны быть способными прыгнуть на одну и ту же высоту. Для более мелких животных ограничением является сопротивление воздуха, поскольку у них велико отношение площади поверхности тела к его массе. При бездумном применении соображений о влиянии размеров можно, однако, не заметить ограничений, накладываемых возможностями конструкции и выявляющихся у очень мелких животных. Без реконструкции механизма прыжка, в настоящем случае с использованием запасаения упругой энергии, прыжок блохи был бы невозможен.

15. Плавание и полет

У бегающих по земле животных под ногами твердая опора. Животные, которые плавают или летают, перемещаются в жидкой среде и не имеют твердой опоры. Их поддерживает та среда, в которой они движутся. Плотность рыб близка к плотности воды, а энергия, которую они тратят на перемещение, идет на преодоление сопротивления среды. Летящая птица также должна преодолевать сопротивление среды, но, помимо этого, она должна удерживаться в воздухе и не падать на землю, т. е. она должна развивать подъемную силу, равную весу ее тела.

Рыбы

Поскольку рыбы почти нейтрально плавучи, на поддержание своего тела в воде они либо не тратят энергии, либо тратят ее очень мало. Однако для преодоления сопротивления среды энергия им необходима. Чтобы преодолеть сопротивление, рыба должна развивать тягу, равную ему по величине. На рыбу, движущуюся в воде, действуют два компонента сопротивления — один, связанный с давлением, а другой — с трением.

Сопротивление трения можно представить как действие его на тонкую пластинку, которая движется в жидкости параллельно своей плоскости. *Влияние давления* можно представить как давление на пластинку, если ее перемещать в жидкости перпендикулярно ее плоскости.

Влияние давления трудно оценить точно. Оно возникает вследствие того, что во время движения вперед необходимо смещать воду, и определяется плоскостью миделя (т. е. проекцией тела на плоскость, нормальную по отношению к направлению движения) и формой тела. На хорошо обтекаемое тело, такое, как у рыбы, давление влияет меньше, чем, скажем, на шар.

Сопротивление трения — это сила, которая нужна для преодоления вязкости жидкости. Жидкость, которая непосредственно контактирует с поверхностью движущегося тела (пограничный слой), увлекается его движением, и это создает слой сдвига (т. е. появляется градиент скорости) в тонком слое жидкости, прилегающем к движущемуся телу. Сила, необходимая для

преодоления вязкости, известна под названием сопротивления трения.

Сопротивление трения $D_{\text{тр}}$ можно вычислить из уравнения

$$D_{\text{тр}} = \frac{1}{2} \rho S U^2 C_{\text{тр}},$$

где ρ — плотность жидкости, S — площадь поверхности, U — скорость, $C_{\text{тр}}$ — коэффициент сопротивления трения.

Это уравнение основано на известном утверждении, что сопротивление трения растет как квадрат скорости, что предполагает постоянство коэффициента трения. Это не так, поскольку $C_{\text{тр}}$ варьирует в зависимости от числа Рейнольдса, которое нам и следует ввести. Число Рейнольдса не имеет размерности, оно представляет собой отношение сил инерции к силам вязкости. Для ламинарного пограничного слоя $C_{\text{тр}}$ изменяется обратно пропорционально квадратному корню из числа Рейнольдса (Re), которое в свою очередь прямо зависит от скорости U . Если остальные переменные остаются неизменными, то с увеличением числа Рейнольдса (и скорости) коэффициент сопротивления трения уменьшается до минимального значения. Если при высоких скоростях пограничный слой турбулентный, то коэффициент сопротивления также изменяется, на этот раз обратно пропорционально корню пятой степени из числа Рейнольдса.

Сопротивление давления и сопротивление трения выражаются сложными функциями, поэтому вычислить теоретически мощность, которую должны развивать рыбы разных размеров, плывущие с разными скоростями, исключительно трудно. Для хорошо обтекаемой рыбы общий коэффициент сопротивления C_D будет примерно равен $1,2 C_{\text{тр}}$ (Webb, 1978).

Какова энергетическая цена такого сопротивления? Конечно, нам хотелось бы знать величину этой энергии в единицу времени, т. е. метаболическую мощность или интенсивность метаболизма. Мощность — это сила (в данном случае тяга), умноженная на скорость. Сопротивление — это сила и имеет размерность MLT^{-2} . Скорость имеет размерность LT^{-1} . Поэтому произведение сопротивления на скорость имеет размерность ML^2T^{-3} , что представляет собой размерность мощности (работа в единицу времени), интенсивности метаболизма, или метаболической мощности.

Из предыдущего обсуждения мы знаем, что сопротивление пропорционально квадрату скорости (U^2). Умножая эту величину на скорость, мы получаем, что метаболическая мощность, идущая на плавание, увеличивается как третья степень скорости (U^3).

Это простая физика явления. Обратимся теперь к реальной рыбе.

Плывущий лосось

Наиболее подробно энергетика плавания рыб была исследована канадским ученым Дж. Бреттом. Он измерял потребление кислорода у лососей массой тела от 3 до 1400 г в широком диапазоне скоростей движения. У него были и более крупные лососи, но они не помещались в аппарат, однако даже и в таком виде его данные охватывают величины, различающиеся почти на три порядка.

Неудивительно, что более крупные лососи могут плыть быстрее мелких. С помощью уравнения, которое приводит Бретт (Brett, 1965), вычисляется скорость плавания U (см/с) по отношению к длине рыбы l (см):

$$U = 19,5 l^{0,50} = k M_T^{0,17}.$$

Другими словами, у лосося скорость плавания увеличивается как квадратный корень длины или как масса тела в степени 0,17. Это соотношение интересно нам в свете того, что мы узнаем далее о полете птиц.

Бретт измерял потребление кислорода у лосося в состоянии покоя и при плавании с разными скоростями. В качестве максимальной была выбрана такая скорость, которую рыба может поддерживать в течение 1 ч. Потребление кислорода определяли при этой скорости и при ряде более низких скоростей, составляющих $1/4$, $1/2$, $3/4$ максимальной установившейся скорости. Для сравнения определяли стандартный метаболизм или метаболизм покоя.

Уравнения, которые связывают потребление кислорода с массой тела при этих разных скоростях, приведены в табл. 15.1.

Таблица 15.1. Потребление кислорода ($\dot{V}_{O_2}$, мг $O_2 \cdot ч^{-1}$) по отношению к размерам тела (M_T , г) у лосося при плавании с разными скоростями. За максимальную принимали скорость, которую рыба могла поддерживать в течение 60 мин. Уровень стандартного метаболизма приближается к уровню метаболизма покоя. Все измерения проводились при 15 °C. (Brett, 1965.)

	Потребление кислорода
Стандартный метаболизм	$\dot{V}_{O_2} = 49,3 M_T^{0,775}$
1/4 максимальной скорости	$\dot{V}_{O_2} = 103,5 M_T^{0,846}$
1/2 максимальной скорости	$\dot{V}_{O_2} = 205,6 M_T^{0,890}$
3/4 максимальной скорости	$\dot{V}_{O_2} = 358,9 M_T^{0,928}$
Максимальная поддерживаемая скорость	$\dot{V}_{O_2} = 724,6 M_T^{0,970}$

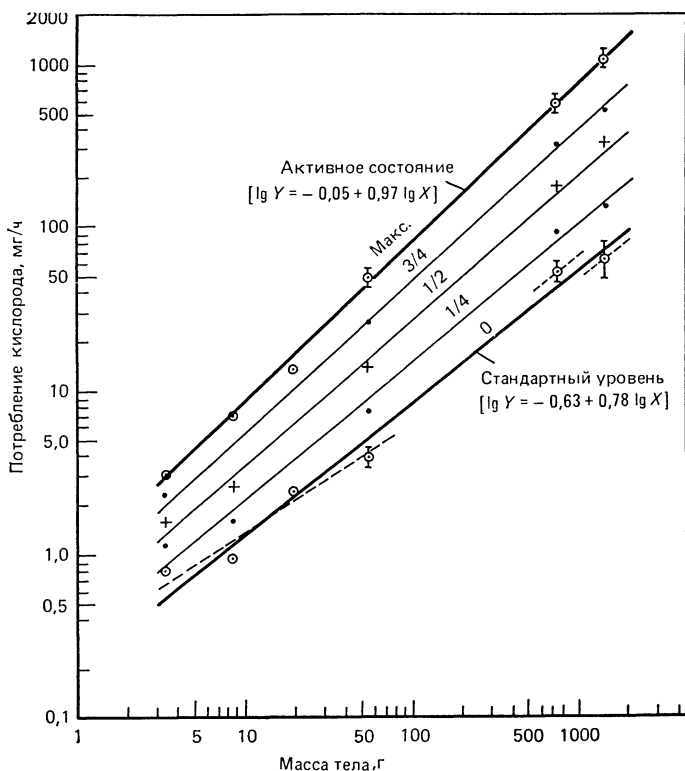


Рис. 15.1. Связь между потреблением кислорода и массой тела у лосося, плывущего с разными скоростями. Максимальной считали скорость, которую рыба могла поддерживать в течение 60 мин, а более низкие скорости выражены как доли максимальной (Из Brett, 1965).

При 500-кратном изменении размеров тела стандартный уровень потребления кислорода изменялся пропорционально массе в степени 0,775. Этот показатель степени сходен с показателями, равными примерно 0,8, многих других определений, проделанных для рыб. Вместе с тем потребление кислорода при максимальной установившейся скорости увеличивается почти точно пропорционально массе тела (показатель степени равен $0,97 \pm 0,05$, что находится в пределах 95%-ного доверительного интервала для 1,0).

Поскольку потребление кислорода при максимальной активности увеличивается с увеличением размеров тела быстрее, чем стандартное потребление кислорода, у более крупной рыбы должен быть больше диапазон изменений метаболизма, чем у более мелкой. Отношение наиболее высокой интенсивности ме-

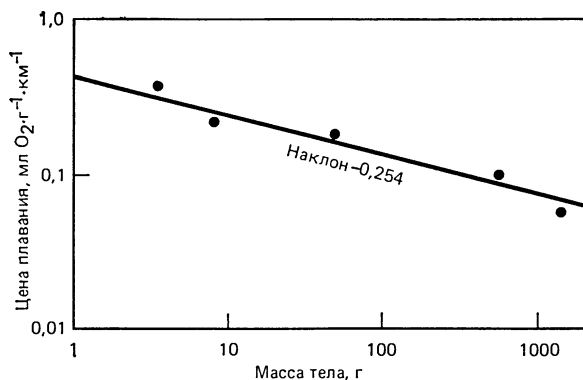


Рис. 15.2. Цена плавания у лососей разных размеров. Уравнение линии регрессии: $\text{цена} = 0,426 M^{-0,254 \pm 0,017SE}$ (цена выражена в $\text{мл O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{км}^{-1}$ и масса тела в граммах). Вычислено на основе данных, полученных Бреттом. (Из Brett, 1965). Для сравнения с бегом наземных млекопитающих см. табл. 14.1.

таболизма к стандартной (метаболический диапазон) для самой мелкой рыбы было равно 4,0. У самого крупного лосося это отношение увеличивалось до 16, т. е. интенсивность установившегося метаболизма в 16 раз превышала стандартную.

Эти соотношения представлены также на рис. 15.1 (Brett, 1965). С первого взгляда может показаться, что линии регрессии почти не отличаются друг от друга, но это главным образом потому, что величины по оси ординат даются в логарифмическом масштабе. Однако величина метаболического диапазона увеличивается от 4 для самой мелкой рыбы до 16 для самой крупной. Эти изменения наклона, представляющиеся нашему взгляду как небольшие, соответствуют на нашем графике значительным различиям, связанным с 500-кратным изменением размеров.

Можно ли данные, собранные Бреттом, использовать для расчета цены локомоции, как мы это делали, рассматривая бег животных? Цена бега была линейно связана с его скоростью, и, следовательно, наклон линии регрессии можно было использовать непосредственно как меру цены локомоции.

У плывущей рыбы потребление кислорода не связано со скоростью плавания линейной зависимостью, поэтому огромное количество данных, полученных Бреттом, нам надо анализировать по-другому. Возможно, следует выбрать скорость, равную $\frac{3}{4}$ максимальной скорости (поддерживаемой лососем в течение 1 ч), но это даст нам возможность определить только изменение цены локомоции с изменениями размеров тела. Если мы разделим потребление кислорода ($\text{мл O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) на скорость плава-

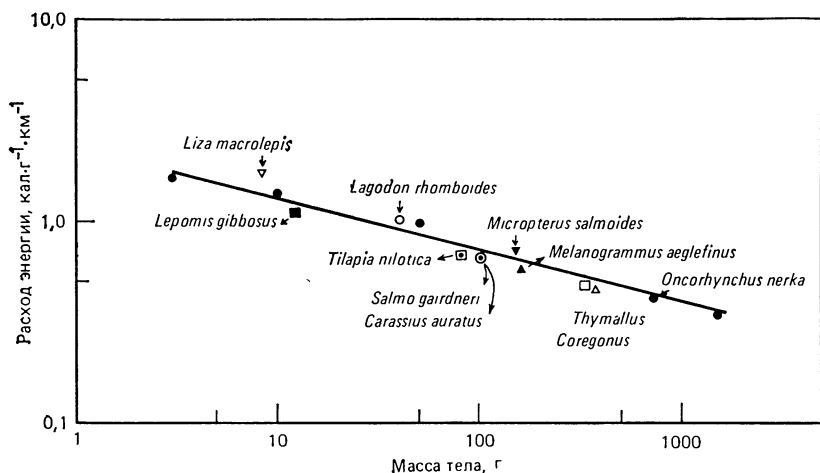


Рис. 15.3. Энергетическая цена плавания в зависимости от размеров тела для различных рыб. (Из Beamish, 1978).

ния ($\text{км} \cdot \text{ч}^{-1}$), то получим цену плавания в единицах, которыми мы пользовались ранее при рассмотрении бега у млекопитающих ($\text{мл } \text{O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{км}^{-1}$). График на рис. 15.2 построен по этим данным, а наклон линии регрессии равен примерно $-0,25$. При других скоростях плавания получим другие линии, однако наклон у всех будет отрицательным и приблизительно одинаковым. Они показывают, что крупной рыбе перемещение 1 г веса тела на данное расстояние обходится дешевле.

Данные, представленные на рис. 15.2, относятся только к лососю, виду, у которого крупные и мелкие рыбы имеют одинаковую форму. Интересно, однако, что данные по многим другим видам рыб попадают примерно на эту же линию регрессии, построенную для лосося (рис. 15.3). В этом случае наклон линии регрессии равен примерно $-0,3$, что не сильно отличается от наклона для всего размерного диапазона у лосося.

Удивительно, что с графиком, построенным для лосося, совпадают не только данные, полученные на рыбах, сходных с лососем по форме, но и на других видах (таких, как рыба-игла и тилапия), хотя их форма сильно отличается от способного к быстрому плаванию лосося. Даже угри дают результаты, которые в общем попадают в тот же ряд, хотя способ плавания у них совсем иной. Их перемещение в воде обусловлено движениями всего тела (угреобразное движение), тогда как другие рыбы используют для этого хвостовую часть тела (скомброидное движение). Несмотря на эти различия в форме тела и способах плавания, энергетическая цена движения в воде, по-ви-

димому, одинакова, если она рассчитывается для движения в воде одной единицы массы тела на одну единицу расстояния. Следующая задача — сравнить эти данные с данными по другой большой группе животных, движущихся в жидкой среде, — птицам.

Летающие животные

Науке известно около 8 или 9 тысяч видов птиц. Некоторые из них не способны к полету, однако большинство прекрасно летают. Размеры птиц варьируют от 3 г до 10 кг, т. е. более чем на 3 порядка. Все самые крупные птицы не летают. Зависать на одном месте довольно долго могут только мелкие птицы, в особенности колибри, однако к довольно быстрому поступательному полету способны почти все.

Из более 1 миллиона описанных видов животных по крайней мере три четверти — крылатые насекомые, большинство из которых пользуются трепещущим и медленным, а не быстрым поступательным полетом. Диапазон размеров насекомых составляет 6 и более порядков, от менее чем 25 мкг до более чем 25 г. Этот ряд столь же широк, как и ряд наземных млекопитающих, у которых размеры тела варьируют в пределах шести порядков (от 3 до 3 000 000 г).

Птицы

Мы располагаем огромным количеством данных относительно птиц и их морфологических признаков. Что же касается физиологии, и в особенности энергетики полета, наши сведения недостаточны. Главная причина состоит в том, что исследование птиц в полете технически очень трудно проводить. Обычно это делают в аэродинамических трубах, что требует длительного предварительного приучения птиц и сложного исследовательского оборудования. Хорошие данные по энергетике полета у птиц получены только по нескольким видам, варьирующим по размеру от 30 до 300 г. (У нас имеются данные по трепещущему полету колибри, однако энергетические требования к такому полету сильно отличаются от требований, предъявляемых к быстрому поступательному полету.)

Скудная информация по птицам значительно менее удовлетворительна, чем то, что нам известно по многим исследованным видам млекопитающих. Наше понимание полета птиц вследствие этого в большой степени основано на теоретических положениях аэродинамики и технических достижениях в самолето- и вертолетостроении.

Строение птиц

В великолепной работе Гринуолта (Greenewalt, 1962) собрано огромное количество сведений по летательному аппарату птиц. Следующие уравнения дают представление о некоторых из наиболее важных параметров, приводимых Гринуолтом:

$$\begin{aligned} \text{Длина крыла} &\sim M_T^{0,33}, \\ \text{Площадь крыла} &\sim M_T^{0,67}, \\ \text{Большая грудная мышца} &= 0,155 M_T^{1,0}, \\ \text{Малая грудная мышца} &= 0,016 M_T^{1,0}. \end{aligned}$$

Хотя существует значительная индивидуальная изменчивость, в целом эти цифры свидетельствуют о том, что птицы как группа удивительно близки к изометричности. Длина крыла и площадь крыла пропорциональны соответственно l и l^2 (колибри, видимо, отличаются от других птиц тем, что у них длина крыла скорее пропорциональна $M_T^{0,67}$, что несомненно связано с главной особенностью их полета — способностью к зависанию).

Интересен еще один вопрос — создание мощности для полета в летательных мышцах. Большие грудные мышцы составляют примерно 15,5% массы тела независимо от размеров птицы, а малые грудные мышцы примерно в 10 раз меньше. Примечательно, что это соотношение справедливо и для крошечного короля, и для лебедя-шипуна. У обычных птиц все летательные мышцы составляют в среднем около 17% массы тела. Доминирование размеров больших грудных мышц позволяет предполагать, что мощность для полета обеспечивается целиком взмахом крыльев, направленным вниз. Имеются и систематические отклонения, например у хищных птиц малые грудные мышцы обычно имеют меньшие размеры.

У колибри картина иная. Большие и малые грудные мышцы в сумме составляют у них 25—30% массы тела, причем отношение масс больших и малых грудных мышц равно примерно 2:1, тогда как у остальных птиц оно равно 10:1. Большой размер малых грудных мышц у колибри наводит на мысль, что мощность для полета обеспечивается у них взмахами крыльев, совершаемыми в обоих направлениях — и вверх, и вниз. Результаты киносъемок подтвердили это предположение.

Скорость полета

Оценивать скорость полета птицы по отношению к земле имеет мало смысла, поскольку мы обычно не знаем скорости движения воздуха на высоте ее полета. Ввиду этого мы не можем использовать большое количество данных, имеющихся в литературе.

Такер и Шмидт-Кениг (Tucker, Schmidt-Koenig, 1971) провели исследование с использованием точной триангуляции и с коррекцией на скорость движения воздуха. У 22 видов птиц они обнаружили двукратные различия в скорости — от 10,8 до 20,7 м/с. Эти различия не были очевидным образом связаны с размерами птиц — от краснокрылого трупяла до канадской казарки, — различающихся на два порядка. Однако особенности полета были неодинаковы: например, у уток (быстролетающие) и цапель (медленнолетающие) характер движений крыльев различен. Возможно, что такие различия могут маскировать любые возможные систематические изменения скорости полета в зависимости от размеров тела.

Масштабные соображения, развитые Лайтхиллом (Lighthill, 1974) на основе аэродинамической теории, показывают, что характерная для летящей птицы скорость должна варьировать как $l^{0,5}$ или $M_T^{0,17}$. При 100-кратных различиях в размерах это дает различия в крейсерской скорости примерно в два раза, однако двукратные различия могут оказаться ниже уровня «шума» в системе, обусловленного существованием разных способов полета у разных птиц.

Сходную с теоретической зависимость получил Гринуолт (Greenewalt, 1975b). Из его данных следует, что скорость полета должна быть пропорциональна нагрузке на крылья в степени 0,55. Нагрузка на крылья (вес на единицу площади крыла) в свою очередь пропорциональна l , и, следовательно, скорость полета для птиц должна быть

$$U \sim l^{0,55} \sim M_T^{0,18}.$$

Это фактически соответствует принципам аэродинамической теории.

В большом теоретическом исследовании полета птиц Такер (Tucker, 1973) показал, что ожидаемые скорости полета, при которых цена транспорта минимальна, определяются как

$$U = 14,6 M_T^{0,20},$$

где U выражено в м/с, а M_T — в килограммах. Коэффициент пропорциональности (14,6) будет ниже (13,1) при большем (на 20%) размахе крыльев и выше (16,7) при меньшем (на 20%) размахе. Для птицы массой 100 г усредненное уравнение дает скорость полета 9,2 м/с, а для 3-килограммовой птицы — 18,2 м/с, т. е. скорости будут различаться в два раза, что примерно соответствует диапазону измерений Такера и Шмидт-Кенига (Tucker, Schmidt-Koenig, 1971).

Хорошее «согласие» между птицами и учеными позволяет предположить, что птицы достаточно хорошо знают аэродинамическую теорию.

Сопротивление и цена полета

Как и рыбы, птицы движутся в жидкой среде и испытывают те же виды сопротивления, связанного с трением и с давлением. Однако если рыбу среда поддерживает, то птице, чтобы не падать, требуется постоянно создавать подъемную силу. При горизонтальном полете подъемная сила должна быть равна весу. Необходимость создавать подъемную силу воспринимается как сопротивление, которое называется *индуктивным сопротивлением*. Подъемная сила крыла пропорциональна плотности воздуха (ρ), площади крыла (S), приблизительно квадрату скорости движения в воздухе (U) и коэффициенту подъемной силы (C_L):

$$L = \frac{1}{2} \rho S U^2 C_L.$$

И подъемная сила, и сопротивление изменяются при изменении формы крыла, и особенно угла атаки, причем очень по-разному. Подъемная сила увеличивается пропорционально U^2 , однако индуктивное сопротивление обратно пропорционально U^2 , что делает полет с низкой скоростью очень дорогостоящим. Эти взаимоотношения очень затрудняют точное предсказание ожидаемой цены полета у птиц.

Теория для расчетов зависимости между мощностью, необходимой для полета, и размерами тела разработана Пенникуиком (Pennycuik, 1969) на основе аэродинамики полета вертолета. Эту работу продолжил Такер (Tucker, 1973), включив в теоретический анализ имевшиеся данные по метаболической мощности у птиц, полученные в аэродинамической трубе. В работу были включены данные по птицам от волнистых попугайчиков (35 г) до смеющейся чайки (322 г), включая также рыбную ворону (275 г), а также по двум видам летучих мышей, из которых большая — летучая лисица — весила 780 г.

В подробном анализе полета птиц Такер привел упрощенные уравнения для определения метаболической мощности (интенсивности метаболизма), которая прямо пропорциональна массе тела:

$$P_{\text{м.м.}} = 84,7 M_T^{1,0},$$

где $P_{\text{м.м.}}$ — метаболическая мощность в ваттах, M_T — масса тела в килограммах.

Максимальные размеры птицы, способной летать

Если необходимая для полета метаболическая мощность увеличивается пропорционально массе тела, а располагаемая мощность увеличивается с несколько меньшей скоростью, то из это-

го следует, что должны существовать максимальные размеры тела, выше которых активный машущий полет будет невозможен. Одна из самых крупных способных к полету птиц — африканская дрофа (*Ardeotis kori*), весящая около 13 кг. Она живет на земле, летает редко и на очень небольшие расстояния. Грифы и альбатросы в основном используют парение в ветре или в восходящих потоках термического происхождения.

У крупных птиц не делали прямых измерений метаболизма в полете, а измерения метаболизма покоя мало полезны, поскольку нам неизвестен диапазон изменений метаболизма. В отсутствие более подходящей информации вышеприведенные рассуждения можно представить в виде простого графика (рис. 15.4).

Рассуждения относительно максимального размера тела, при котором еще возможен полет, использовал Уилки (Wilkie, 1959) для оценки возможности полета человека с помощью собственной мышечной силы. Уилки пришел к выводу, что хорошо тренированный спортсмен сможет поддерживать в воздухе очень маленький самолет. Позднее его вывод подтвердился, когда был успешно осуществлен полет «Госсамера Альбатроса» — самолета, движимого мышцами человека. Этот самолет

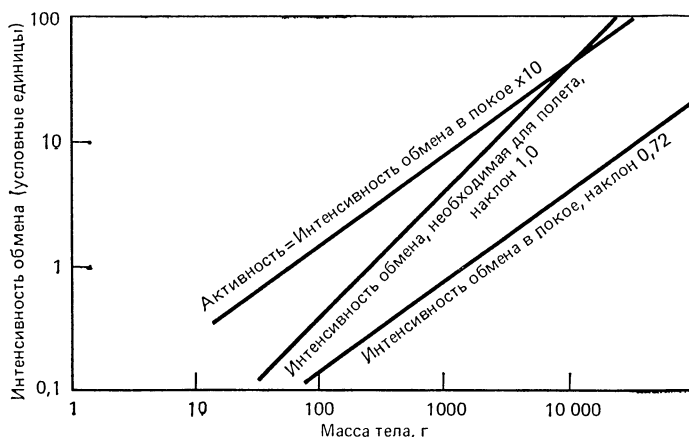


Рис. 15.4. Мощность, необходимая для полета птицы, в сравнении с располагаемой мощностью. Линия регрессии для метаболизма покоя проведена с наклоном 0,72. Вторая линия имеет такой же наклон, но относится к величинам, в 10 раз большим (фактически диапазон изменений может быть и выше). Третья линия с наклоном в 1,0 соответствует рассчитанной мощности, потребной для полета. Эта линия пересекается с линией регрессии для мощности в состоянии активности в точке, соответствующей массе тела 10 кг, что приблизительно соответствует размеру тела наиболее крупных летающих птиц. Линии показывают, что потребная для полета мощность растет быстрее, чем располагаемая мощность, и это ставит пределы максимальных размеров для способной к полету птицы.

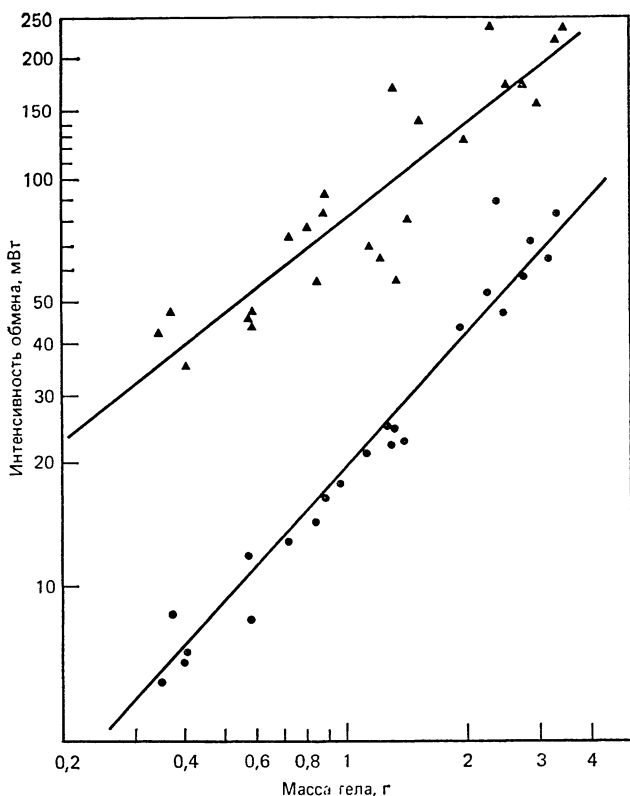


Рис. 15.5. Метаболическая мощность у бражников в трепещущем полете в зависимости от массы тела (верхняя кривая) и аэродинамическая мощность, потребная для трепещущего полета (нижняя кривая). Если продолжить обе линии регрессии, то они пересекутся в точке, соответствующей величине массы тела, равной 100 г. (Из Casey, 1981).

был сконструирован с тщательным учетом всех возможностей и в 1979 г. смог пересечь Ла-Манш.

На первый взгляд может показаться маловероятным, что у насекомых существуют сходные ограничения на максимальные размеры, при которых возможно развитие мощности, необходимой для полета. Однако Кейзи (Casey, 1981), изучавший трепещущий полет ночных бабочек, обнаружил, что аэродинамическая потребная мощность растет при увеличении размеров быстрее, чем располагаемая метаболическая мощность. Аэродинамическая мощность для трепещущего полета растет как $M_T^{1,08}$, тогда как располагаемая метаболическая мощность растет как $M_T^{0,77}$ (рис. 15.5).

Если две линии на рис. 15.5 продолжить, то они пересекутся в точке, соответствующей массе тела около 100 г. Интересно, является ли чистым совпадением то, что 100 г — это предельный размер для птиц, способных зависать в воздухе дольше чем на несколько мгновений.

Трепещущий полет обходится в три раза дороже, чем машущий поступательный полет. Следовательно, максимальные размеры тела для поступательно летящей птицы должны быть в 81 раз больше максимальных размеров для птиц трепещущего полета. Эту величину мы получаем следующим образом. Если удельная метаболическая мощность снижается как $M_T^{-0.25}$, то необходимо 81-кратное увеличение размеров, чтобы уменьшить удельную мощность в три раза. По отношению к максимальным размерам (100 г) для трепещущего полета, предел размеров для поступательного полета должен быть равным примерно 8 кг, что недалеко от реальности. И в этом случае наше очень предварительное вычисление, не имеющее в действительности хорошего теоретического обоснования, просто указывает на то, что эта область нуждается в экспериментальном исследовании.

Существует ли нижний предел размеров?

Верхний предел размеров для летающих птиц убедительно показывает, что существуют масштабные ограничения, которые препятствуют беспредельному увеличению размеров. А как обстоят дела с малыми размерами? Существуют ли иные ограничения, образующие нижний порог размеров для полета?

Мы знаем, что самые мелкие птицы — колибри, они весят около 2—3 г. Они не только обладают быстрым поступательным полетом, но и способны с видимой легкостью зависать на длительное время. Колибри, по-видимому, имеют самые мелкие размеры из возможных для птиц, но никак не самые мелкие для полета. Насекомые весом в малые доли миллиграмма превосходно летают, однако тут имеются ограничения, требующие новых механизмов полета.

При малых числах Рейнольдса генерация подъемной силы путем классических движений крыла делается все менее и менее эффективной. Число Рейнольдса снижается с уменьшением скорости и с уменьшением линейных размеров, и силы вязкости начинают доминировать над инерционными силами. Крылья крошечной плодовой мушки окружены толстым пограничным слоем воздуха, который определяет низкие величины отношения подъемной силы к сопротивлению. Сопротивление возрастает, а подъемная сила, которую можно получить, становится все более недостаточной.

Эта ситуация и накладывает ограничения на малые разме-

ры. Уменьшение размеров ниже определенного предела переносит нас в мир, где действуют иные физические законы и для обеспечения подъемной силы должны, стало быть, использоваться совершенно иные механизмы. Вейс-Фог (Weis-Fogh, 1973) исследовал полет крошечной осы *Encarsia*. Это насекомое весом не более 0,03 мг, зависая при вертикальном положении тела, использует прием, который можно назвать механизмом сильных хлопков (clap-and-fling mechanism). Его крылья движутся с частотой 400 движений в 1 с, причем цикл движений начинается со смыкания крыльев за спиной. После этого крылья резко раскрываются, а в пространство между ними врывается воздух. Это резкое движение вызывает замкнутый вихрь воздуха вокруг каждого крыла, что и генерирует необходимую подъемную силу.

Масса тела *Encarsia* 0,03 мг, что на пять порядков меньше массы тела самого маленького колибри. Очевидно, что по аэродинамическим соображениям более мелкий колибри был бы осуществим, однако могут быть какие-то иные причины, определяющие нижний предел его размеров. Принципы снабжения тканей кислородом у птиц и насекомых в корне различны, и может быть именно в этом нам и следует искать объяснения. К этому вопросу мы вернемся в следующей главе, где рассматривается нижний предел размеров тела млекопитающих и птиц, равный 3 г — размер землероек и колибри. Мы будем сравнивать их с насекомыми, которые могут и поддерживать повышенную температуру тела, и летать.

Цена транспорта

Имеет ли смысл сравнивать бег и полет? Сделать это трудно, однако, несмотря на фундаментальные различия, мы можем прийти к некоторым полезным выводам.

Ранее мы видели, что потребление кислорода при беге равномерно и линейно возрастает с увеличением скорости. У птиц ситуация совсем иная. Обычно для них характерна некоторая оптимальная скорость полета, при которой потребление кислорода минимально. При более быстром и более медленном полете интенсивность метаболизма увеличивается. При очень низких скоростях индуктивное сопротивление растет очень сильно, а при высоких скоростях мощность, необходимая для преодоления сопротивления трения и сопротивления давления, увеличивается пропорционально третьей степени скорости.

Первую серьезную работу по изучению потребления кислорода при полете птиц с разными скоростями, а также при полете по восходящей и нисходящей траекториям провел Такер (Tucker, 1968). Из-за объективных трудностей столь же полные исследования были проведены только на малом числе видов

птиц. Сходные исследования Томаса (Thomas, 1975) на летучих мышах добавили к ним новые важные сведения.

Энергетическая цена полета птиц и млекопитающих, по-видимому, одинакова. Томас вывел следующее уравнение, собрав вместе все имеющиеся данные по минимальной цене транспорта у каждого вида, начиная с такеровского волнистого попугайчика (35 г) и кончая летучей лисицей (779 г):

$$P^* \sim M_T^{-0,21},$$

где P^* — удельная мощность (удельная интенсивность метаболизма), а M_T — масса тела.

Цену транспорта для летящей птицы или летучей мыши можно вычислить следующим образом: интенсивность метаболизма в полете при наиболее экономичной скорости разделим на скорость полета, в результате мы получим выражение цены в тех же единицах, которые мы использовали для обозначения перемещения одной единицы веса тела на одну единицу расстояния. Различие между птицами и млекопитающими заключается в том, что у птиц цена будет зависеть от скорости, тогда как у млекопитающих (вследствие прямолинейной связи) она не зависит от скорости. Другое различие заключается в том, что в величины, используемые для расчетов по птицам, включается величина интенсивности метаболизма, не связанная с полетом. Численная разница будет невелика, поскольку метаболизм при полете примерно в 10 раз превышает метаболизм покоя, т. е. учет метаболизма покоя вводит только небольшую ошибку.

Вернемся к нашим более ранним рассуждениям. Удельная интенсивность метаболизма (удельная мощность) при полете должна по аэродинамической теории увеличиваться пропорционально $M_T^{0,17}$. Однако в соответствии с анализом, проведенным Такером, который использовал фактические данные по измерению обмена в полете, она не должна зависеть от размеров тела (т. е. должна быть пропорциональна M_T^0). Воспользуемся на какое-то время зависимостью Такера.

Скорость полета у птиц варьирует в очень широких пределах. В соответствии с данными, приводимыми Гринуволтом (Greenewalt, 1975b), характерная скорость птицы должна изменяться как $M_T^{0,18}$ с небольшими отклонениями в той или иной группе птиц, обусловленными особенностями полета. Пенникуик (Pennycuik, 1969) использовал величину $M_T^{0,17}$ для анализа миграционных полетов птиц. Если мощность для полета по Такеру разделить на скорость, то цена перемещения должна уменьшаться с увеличением размеров согласно выражению:

$$\frac{\text{Метаболическая мощность}}{\text{Скорость}} = \text{Цена транспорта} \sim M_T^{-0,17}.$$

Гринуолт определил энергию, потребную для переноса единицы веса на единицу расстояния, и обнаружил, что цена снижается с увеличением размеров и что наклон линии регрессии равен $-0,15$ (Greenewalt, 1975b). Мы не располагаем достаточно точной информацией относительно интенсивности метаболизма у птиц, летящих с нормальной скоростью, чтобы можно было проверить эти отношения. Для небольшого числа изученных видов птиц были характерны совершенно различные способы полета (например, для ворона и смеющейся чайки), поэтому для выяснения влияния масштаба нам надо иметь больше данных.

Если учитывать и насекомых, то мы охватим значительно более широкий размерный ряд — от менее чем 1 мг до 100 г, т. е. более чем 5 порядков.

В сводке, куда были включены и насекомые, Такер дает такое уравнение для цены полета:

$$\text{Цена полета (л } \text{O}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{км}^{-1}) = 0,26 M_T^{-0,23}.$$

Из этого уравнения с очевидностью вытекает, что удельная цена транспорта при полете снижается с увеличением размеров тела, так же как и у животных, передвигающихся по земле.

У любой данной птицы цена транспорта значительно ниже, чем у бегущего животного тех же размеров. Объясняется это легко. Птицы летят значительно быстрее, чем могут бежать животные таких же размеров. У млекопитающих и птиц уровни метаболизма покоя примерно одинаковы, и у обеих групп метаболический диапазон в состоянии активности оказывается сходным и уровень метаболизма растет примерно на один порядок. Если птица при данной механической мощности движется быстрее, чем бегущее млекопитающее, то она при одинаковых метаболических затратах покрывает большее расстояние. Из этого следует, что цена транспорта у птиц пропорционально меньше.

Итак, влияние размеров тела при плавании и полете оказывается в нескольких отношениях сходным. Это может показаться удивительным, поскольку вода и воздух различаются по своим физическим свойствам, а между рыбами, птицами и насекомыми имеются четко выраженные различия в строении.

16. Температура тела и терморегуляция

Птицы и млекопитающие поддерживают более или менее постоянную температуру тела, независимую от изменений температуры окружающей среды. Для этого необходимо выполнение одного требования: скорость теплопотерь должна быть равна скорости теплопродукции. Это простое положение — основа для всех рассуждений о терморегуляции¹.

И теплопродукция, и теплопотери могут изменяться в результате действия различных физиологических механизмов. Большинство млекопитающих и птиц способны успешно поддерживать такое равновесие и сохранять внутреннюю температуру тела на почти постоянном уровне лишь с небольшими отклонениями. Одна из регулярных флуктуаций — это изменение температуры тела в течение суток, когда у дневных животных температура ночью снижается на два градуса по сравнению с дневной, а у ночных, наоборот, дневная температура на два градуса ниже ночной. Температура тела повышается также при физической нагрузке, но эти отклонения нас сейчас не интересуют.

Что мы понимаем под температурой тела? Это отнюдь не простой вопрос, поскольку разные части организма имеют разную температуру. За температуру тела млекопитающего и птицы принимается обычно температура глубоко расположенных внутренних органов, ее иногда называют *внутренней температурой* (core temperature), а измеряют часто как глубокую ректальную.

Влияние размеров на теплопотери

Ранее было отмечено, что для различных групп теплокровных позвоночных характерны пределы внутренней температуры тела без всякой очевидной связи с размерами тела (табл. 16.1). В каждой из групп температура тела колеблется в пределах

¹ Часть метаболической энергии может идти на выполнение внешней работы, однако эта часть не входит в уравнение теплового баланса организма. Если же расчет теплопродукции делать на основе потребления кислорода, то величина всей внешней работы должна быть известна и ее нужно вычесть.

Таблица 16.1. Приблизительные величины внутренней температуры тела у главных групп млекопитающих и птиц. Внутри каждой из групп температура тела независима от размеров тела

Группа животных	Внутренняя температура
Однопроходные (ехидна, утконос)	30—31 °C
Сумчатые млекопитающие	34—36 °C
Плацентарные млекопитающие	36—38 °C
Птицы	39—41 °C

нескольких градусов как независимая от размеров тела переменная.

Отсутствие очевидной связи между температурой и размерами тела и четкая зависимость теплопродукции (интенсивности метаболизма) от размеров (см. гл. 6) заставляют нас рассмотреть влияние размеров тела на теплопотери. Очевидно, что если теплопродукция зависит от размеров, то и теплопотери также должны от них зависеть. Кроме того, интуитивно ясно, что если у крупных и мелких животных поддерживается одинаковая температура тела, то более крупное животное теряет больше тепла.

При обсуждении теплопотерь мы будем пользоваться очень упрощенным понятием: теплопроводностью животного. Это понятие заменит нам исключительную по сложности полную картину потерь тепла у живого организма. Теплота, образующаяся внутри тела животного, частично проводится к поверхности через ткани, но главным образом переносится с кровью путем конвекции. С поверхности кожи теплота проводится через шерсть и перья и уходит во внешнюю среду, где на процессы теплообмена влияют такие факторы, как температура воздуха, конвекция и излучение, образующие очень сложные зависимости.

Обратимся теперь к определению общей теплопроводности (C), которое означает, что скорость потери тепла ($\dot{H}$) пропорциональна разности температур тела (T_r) и окружающей среды T_c :

$$\dot{H} = C (T_r - T_c).$$

Сразу обращает на себя внимание тот факт, что если теплопродукция и температура тела постоянны, то C должно изменяться с изменением T_c . Повышение T_c , т. е. уменьшение разности между температурой воздуха и температурой тела, требует

увеличения C для поддержания постоянной скорости теплового потока. И наоборот, более низкая температура воздуха (увеличение $T_a - T_c$) требует для поддержания баланса более низкой теплопроводности. Теплопроводность можно изменять только в определенных пределах, в первую очередь путем изменения притока крови к поверхности тела и увеличения обращенных наружу участков тела (вытягивание конечностей и открывание частей тела, покрытых редкой шерстью).

Теплопроводность нельзя снизить ниже определенной величины. Ее можно представить как величину, обратную изолирующим свойствам тела. Снижение притока крови к коже уменьшает поток тепла от внутренних отделов тела к поверхности; взъерошивание шерсти или перьев увеличивает теплоизоляцию от внешней среды; сворачивание тела в клубок уменьшает его открытую поверхность и потери тепла. Однако эти контрмеры также имеют пределы эффективности, и когда температура воздуха падает ниже определенного предела (нижней критической температуры), животное может поддерживать свою температуру только путем увеличения теплопродукции. При нижней критической температуре (НКТ) теплопроводность сведена к минимуму насколько это возможно, а при более низких температурах должна увеличиваться теплопродукция. Нам знакома такая ситуация: когда мы дрожим на холоде, то тем самым увеличиваем теплопродукцию, если изолирующих механизмов оказывается недостаточно¹.

Минимальный уровень теплопроводности, т. е. теплопроводности при НКТ или ниже ее, должен варьировать в зависимости от размеров тела животных. Обусловлено это двумя объективными причинами: во-первых, более крупные животные имеют относительно меньшую поверхность тела и, во-вторых, у крупных животных мех обычно гуще, чем у мелких. Это означает, что крупные животные находятся в более благоприятном положении как из-за своей относительно меньшей поверхности, так и из-за лучшей теплоизоляции. (Забудем на минуту о самых крупных тропических млекопитающих, у которых нет шерсти, — слонах, носорогах и некоторых других.)

Если сравнивать теплопроводность и теплопродукцию (интенсивность метаболизма), то обе эти величины удобно выразить как отношения к массе тела. Таким образом, мы будем сравнивать удельную теплопроводность (C^* — поток тепла на единицу массы тела) с удельной интенсивностью метаболизма

¹ В этом рассуждении не учитывается испарение воды, которое при высоких температурах является важным способом отдачи тепла. При низких температурах на испарение приходится малая доля общей теплопотери, и поэтому мы его отдельно не рассматриваем.

(Н*). Далее мы рассмотрим только минимальную теплопроводность.

Херрейд и Кессел (Herreid, Kessel, 1967) собрали и проанализировали значительный материал по теплопроводности у птиц и млекопитающих. Вслед за этим появилось несколько других сводок по зависимости теплопроводности от размеров тела. Некоторые из полученных уравнений приведены в табл. 16.2. Все эти уравнения пересчитаны в одних и тех же единицах, выражающих теплопроводность в миллилитрах кислорода на 1 кг веса тела в 1 ч и на один градус (°C) разности температур. Кислород выбран для оценки потому, что исходно все данные были основаны на потреблении кислорода у этих

Таблица 16.2. Теплопроводность в зависимости от размеров тела у млекопитающих и птиц, полученная из уравнения $C^* = aM_T^b$, где C^* — удельная теплопроводность [мл O_2 (кг·ч·°C)⁻¹], M_T — масса тела (кг)

Группа животных	Число видов	Диапазон размеров, кг	a	b
Плацентарные млекопитающие ¹⁾	24	0,003—0,598	31,2	—0,505
Плацентарные млекопитающие ²⁾	24	0,003—0,598	30,2	—0,52
Плацентарные млекопитающие ³⁾	192	0,0035—150,0	40,1	—0,426
Сумчатые ²⁾	12	0,0072—5,050	37,3	—0,463
Птицы ¹⁾	31	0,0106—2,755	23,6	—0,536

¹⁾ Herreid, Kessel, 1967

²⁾ MacMillen, Nelson, 1969.

³⁾ Bradley, Deavers, 1980.

животных. Можно легко вычислить коэффициент для перевода в другие единицы, приравнивая 1 мл кислорода к 4,8 кал, или 1 л кислорода в 1 ч к 5,579 Вт.

Есть ли между этими уравнениями существенные различия? Рассмотрим первые три, относящиеся к плацентарным млекопитающим. В них различны показатели степени (b) при величине массы тела и коэффициенты. Однако линии регрессии, которые они описывают, пересекаются, и для массы тела 0,1 кг уравнения дают фактически одинаковые значения теплопроводности. Отметим, что большая часть экспериментальных точек расположена именно вокруг этого размерного диапазона и, кроме того, что выборки относятся к разным популяциям. Таким образом, на основе имеющейся информации мы не обнаруживаем никаких биологических различий. Данные собраны из самых разнообразных источников, и, попросту говоря, даже статистически достоверные различия в этом случае, видимо, не будут иметь биологического смысла.

Сумчатые не отличаются заметным образом от плацентарных млекопитающих, однако когда дело доходит до птиц, мы видим, что у них теплопроводность значительно ниже.

В исходных уравнениях Херрейда и Кессела (Herreid, Kessel, 1967) коэффициенты пропорциональности для птиц и млекопитающих не различались, однако в этих уравнениях масса тела выражалась в граммах, т. е. в таких единицах массы, которые полностью выходят за пределы размеров любой взрослой птицы и любого млекопитающего. Все, что у нас есть, — это две линии регрессии, сходящиеся в точке, соответствующей размерам тела 1 г, а при больших размерах тела линия регрессии для птиц идет значительно ниже линии для млекопитающих.

Таблица 16.3. Теплопроводность у млекопитающих и птиц, измеренная в состоянии покоя, но в период их нормальной суточной активности (α -период) и в период суточного покоя (ρ -период). Единицы измерения, как в табл. 16.2. (Aschoff, 1981.)

Группа животных	Число видов	Диапазон размеров	a	b
Плацентарные млекопитающие (α)	27	0,079--6,660	43,3	-0,517
Плацентарные млекопитающие (ρ)	59	0,004--4,440	28,3	-0,519
Воробьиные птицы (α)	28	0,006--1,130	35,0	-0,463
Воробьиные птицы (ρ)	26	0,0103--0,360	23,8	-0,461
Неворобьиные птицы (α)	39	0,0027--2,430	33,4	-0,484
Неворобьиные птицы (ρ)	11	0,040--2,020	16,9	-0,583

Представление о теплопроводности критически оценил Ашофф (Aschoff, 1981), рассмотревший смысл термина «проводимость» и давший оценку большого числа наблюдений, сделанных и на млекопитающих, и на птицах. Как и авторы, работавшие до него, Ашофф обнаружил, что удельная теплопроводность варьирует как $M^{-0,5}$ (табл. 16.3). Вместе с тем он отметил, что между измерениями, сделанными на одном и том же животном в период нормальной активности и в период нормального покоя, имеется заметная разница. Хотя все определения проводились на животных в состоянии покоя, у дневных животных уровень метаболизма в дневные часы (их нормальный период активности, или α -период) был всегда выше, чем ночью. И наоборот, значения, полученные для ночных животных, были выше ночью (их α -период), а днем (ρ -период для ночных животных) ниже. Отметим, что независимо от того, в какой период проводились измерения (α или ρ), животные находились в состоянии покоя.

Роль шерстного покрова

У крупных животных волосяной покров толще, чем у мелких. Мышь или лемминг просто не могли бы двигаться, если бы их шерсть была такой же длинной, как у лисицы или медведя. Толстый волосяной покров менее теплопроводен, поэтому крупные животные лучше защищены от потерь тепла. Могут ли эти различия быть прямо связаны со снижением теплопроводности при увеличении размеров тела?

Потери тепла у животных происходят главным образом с внешней поверхности, а у крупных животных относительная площадь поверхности меньше. Рассмотрим, как это связано с уменьшением теплопроводности при увеличении размеров тела. Мы располагаем следующими параметрами:

Удельная теплопроводность, $C^* \sim M_T^{-0,50}$,

Относительная площадь поверхности тела, $S^* \sim M_T^{-0,33}$.

Значения показателей степени при величине массы тела в этих двух выражениях свидетельствуют о том, что при увеличении размеров тела теплопроводность уменьшается быстрее, чем относительная поверхность тела. Иными словами, у крупных животных теплоизоляция лучше. Если мы, не задумываясь, предположим, что изменение теплопроводности целиком связано с увеличением длины меха, то придем к следующему выводу. Разделив одно уравнение на другое, мы получим, что теплопроводность на единицу площади снижается как масса тела в степени $-0,17$, или что теплоизоляция увеличивается как масса тела в степени $0,17$.

То, что мы знаем относительно толщины шерстного покрова и его изолирующих свойств, недостаточно для точной оценки влияния на него размеров. Согласно имеющимся у нас данным, изолирующие свойства увеличиваются с увеличением размеров тела до 10 кг, а у более крупных животных не наблюдается четкой зависимости изменения изолирующих свойств при изменении размеров тела. Эта тенденция выявилась в работах Сколандера (Scholander, 1950b), исследовавшего шерстный покров у 15 видов млекопитающих. В более поздней работе, проведенной на 10 видах млекопитающих от 20-граммового оленьего хомячка до 430-килограммового полярного медведя, обнаружилась та же тенденция: при увеличении размеров тела до 10 кг густота меха регулярно увеличивается, а выше этой границы четкой связи с размерами тела не выявляется (Hart, 1956). Линии регрессии зависимости изолирующих свойств меха от размеров тела при величинах массы ниже 10 кг имеют показатели наклона от 0,15 до 0,20 (по данным обеих работ). В рабо-

те Харта было показано, что зимний мех всегда имеет более высокие теплоизолирующие свойства, чем летний мех того же животного, однако в обоих случаях теплоизоляция изменяется как масса тела в степени 0,20.

Было бы слишком поспешным делать вывод, что снижение теплопроводности с увеличением размеров тела определяется только толщиной шерстного покрова. Однако для сравнительно небольших животных, массой ниже 10 кг, толщина шерстного покрова играет очень важную роль. Существенную роль могут играть и другие моменты, например толщина подкожного слоя жира, которая у крупных животных бывает довольно значительной.

Теплопроводность и устойчивость к холоду

Какие последствия имеет более низкая теплопроводность у крупного животного? В этом отношении показательно сравнение теплопроводности и теплопродукции, поскольку теплопроводность снижается с увеличением размеров тела быстрее, чем удельная теплопродукция. Это отражено в показателях степени следующих уравнений:

$$\text{Удельная теплопроводность, } C^* \sim M_T^{-0,50},$$

$$\text{Удельная интенсивность метаболизма, } \dot{H}^* \sim M_T^{-0,25}.$$

Тот факт, что более крупные животные лучше защищены от потерь тепла, просто означает, что критическая температура среды, ниже которой для сохранения теплового баланса теплопродукция должна увеличиваться, у крупных животных оказывается ниже. Вернемся к определению теплопроводности:

$$\dot{H}^* = C^* (T_T - T_C) = C^* \Delta T,$$

откуда имеем

$$\Delta T = \frac{\dot{H}^*}{C^*} \sim \frac{M_T^{-0,25}}{M_T^{-0,50}} \sim M_T^{0,25}.$$

Из этого уравнения следует, что, поскольку с увеличением размеров тела удельная теплопроводность (C^*) снижается быстрее, чем удельная теплопродукция ($\dot{H}^*$), ΔT , которую животное может поддерживать без увеличения теплопродукции, должна увеличиваться с размерами как масса тела в степени 0,25. Вывод ясен: у крупных животных критическая температура ниже, чем у мелких. Это стало хорошо известно современ классической работы Сколандера и др. (Scholander et al., 1950a).

Существует однако примечательное следствие рассогласования между теплопродукцией и теплопроводностью при увеличении размеров тела. Чем крупнее животное, тем труднее избавиться ему от метаболического тепла. Даже если у очень крупного млекопитающего удалить всю шерсть, то теплопродукция у него будет непропорционально большой относительно поверхности, через которую может теряться тепло. Общая теплопродукция увеличивается как $M_T^{0,75}$, а площадь поверхности — только как $M_T^{0,67}$. Это значит, что очень крупные животные, например слоны или носороги, по-видимому, не должны иметь шерсти. В противном случае для сохранения в тропическом климате теплового баланса потеря тепла будет недостаточной. Однако в холодном климате даже такое млекопитающее, как мамонт, размеры которого были сравнимы с размерами слона, нуждалось в шерстном покрове.

Теперь мы можем подвести предварительный итог влияния размеров на проблемы теплообмена у так называемых теплокровных позвоночных — птиц и млекопитающих.

Температура тела не зависит от размеров тела, хотя между главными группами млекопитающих, такими, как сумчатые и плацентарные, имеются характерные различия. Иначе говоря, температура тела — это переменная, не зависящая от масштаба.

Что касается снижения потери тепла, то у крупных животных имеется двойное преимущество: относительная площадь поверхности у них уменьшается с увеличением размеров и, кроме того, у них лучше теплоизоляция. С увеличением размеров тела теплопроводность снижается быстрее, чем удельная теплопродукция, в результате чего крупным животным легче переносить низкие температуры.

Теплокровные динозавры?

А как обстоят дела с гигантскими динозаврами? Были ли они теплокровными? Этот вопрос обсуждался очень оживленно. На самом же деле тут заключено два вопроса. Первый — могла ли у динозавров поддерживаться более или менее постоянная температура тела, подобно тому как это имеет место у млекопитающих, и второй — был ли у них достаточно высок уровень метаболизма, сравнимый с уровнем у млекопитающих, или он был ниже, т. е. как у пресмыкающихся?

Рассмотрим сначала второй вопрос. Если бы интенсивность метаболизма у динозавров была как у современных млекопитающих и ее величина попадала бы на продолжение линии регрессии для млекопитающих, то динозавры столкнулись бы с определенными, возможно даже для них непреодолимыми, трудностями, связанными с удалением тепла, выделяющегося при

метаболизме. При этом они могли бы свариться, или, выражаясь более научно, они бы вымерли.

Теперь вопрос о температуре тела. Сам по себе объем тела очень крупного животного может способствовать смягчению, сглаживанию колебаний температуры тела. Поскольку речь идет о размерах динозавров, то их огромный объем мог обеспечить поддержание почти постоянной внутренней температуры в течение нескольких дней, даже если для них был характерен низкий, как и у других пресмыкающихся, уровень метаболизма. Спотила и др. (Spotila et al., 1973) предложили модель, которая предсказывает, что такое животное диаметром 1 м должно было иметь температурную временную константу, равную 48 ч. Это означает, что в устойчивом теплом климате это животное могло оставаться по сути дела «теплокровным». Однако такой температурной инерции было недостаточно, чтобы сгладить сезонные изменения температуры среды.

Само собой разумеется, что температуру динозавра мы не можем измерить непосредственно, однако мы можем толковать интересные, но противоречивые косвенные данные. Сводку доводов сторонников обеих точек зрения можно найти в увлекательной книге — трудах симпозиума с весьма подходящим заглавием «Холодный взгляд на теплокровных динозавров» (Thomas, Olson, 1980). Рекомендуем эту книгу тем, кто хотел бы сам оценить данные за и против того, что динозавры были теплокровными.

Самые мелкие птицы и млекопитающие

Мы видели, что чем мельче животное, тем труднее ему сбалансировать теплопродукцию с растущей теплопроводностью. Самые мелкие млекопитающие — землеройки — и самые мелкие птицы — колибри — имеют примерно одинаковые размеры — 2 и 3 г. Является ли простым совпадением то обстоятельство, что предельные размеры птиц и млекопитающих одинаковы, или же размеры землеройки и колибри близки к пределу для теплокровного животного? И не потому ли это, что еще более мелкое животное не в состоянии настолько увеличить теплопродукцию, чтобы она соответствовала теплопотерям?

Мы знаем, что это не так, поскольку многие насекомые могут поддерживать высокую температуру тела в холодной среде. Крупные ночные бабочки, жуки, а также различные пчелы и шмели в периоды активности являются в сущности теплокровными. Их летательные мышцы должны быть теплыми, чтобы обеспечивать достаточную для полета мощность. В холодную погоду эти насекомые не могут летать, пока у них не образуется достаточно тепла для разогрева. Летательные мышцы распо-

ложены в грудном отделе. С помощью процесса, похожего на дрожь млекопитающих, в этих мышцах производится тепло до тех пор, пока они достаточно не разогреются для взлета. У бражника, например, температура мышц должна быть не ниже 35°C , а если она ниже, то скорость их сокращения оказывается слишком низкой для поддержания полета. Тем не менее бражники могут летать и кормиться при температуре воздуха, доходящей до 10°C . Это оказывается возможным вследствие разогрева мышц перед полетом. Сохранению тепла способствует и то обстоятельство, что грудь бражника покрыта длинными волосовидными чешуйками, помогающими удерживать образующееся при разогреве тепло (Heinrich, Bartholomew, 1971).

Когда эти насекомые неактивны, их температура сравнивается с температурой воздуха и они становятся по сути дела гетеротермными. Из-за малого размера они быстро остывают, что также выгодно с точки зрения экономии энергии. Эти насекомые весят от долей грамма до нескольких граммов. Преимуществом таких мелких размеров оказывается то, что и разогрев, и охлаждение протекают быстро. Все это обеспечивает им большую гибкость в изменении температуры тела.

У колибри мы видим ту же картину. Когда колибри активны, температура тела у них высока — $38\text{--}40^{\circ}\text{C}$, но ночью, когда они не могут кормиться, температура тела у них снижается. Это очень гибкая стратегия, поскольку интенсивность метаболизма у этих птиц столь высока, что «горючего», которое они в состоянии запастись за день, могло бы оказаться недостаточно, чтобы протянуть всю ночь в случае, если бы температура тела оставалась высокой. Эта стратегия удивительно напоминает стратегию терморегуляции крупных насекомых.

Теперь нам ясно, что насекомые, которые значительно мельче колибри и землероек, в случае необходимости могут сохранять тепло и что такая стратегия терморегуляции аналогична стратегии колибри. На основе этого мы можем заключить, что нижний предел размеров у теплокровных животных не определяется размером тела как таковым. Быть может, у насекомых иные условия потери тепла? На это следует отрицательный ответ. Бартоломью и Эптинг (Bartholomew, Epting, 1975) сравнили теплопроводность у крупных ночных бабочек, птиц и млекопитающих. Исследователи рассчитывали теплопроводность на основе веса грудного отдела насекомых, где располагаются органы, генерирующие тепло (летательные мышцы). Оказалось, что данные по крупным ночным бабочкам попали на прямое продолжение линии регрессии, построенной для птиц и млекопитающих (рис. 16.1). Наклон линии регрессии для бражников составил $-0,47$, что находится посередине между этими величинами для млекопитающих и птиц (табл. 16.2).

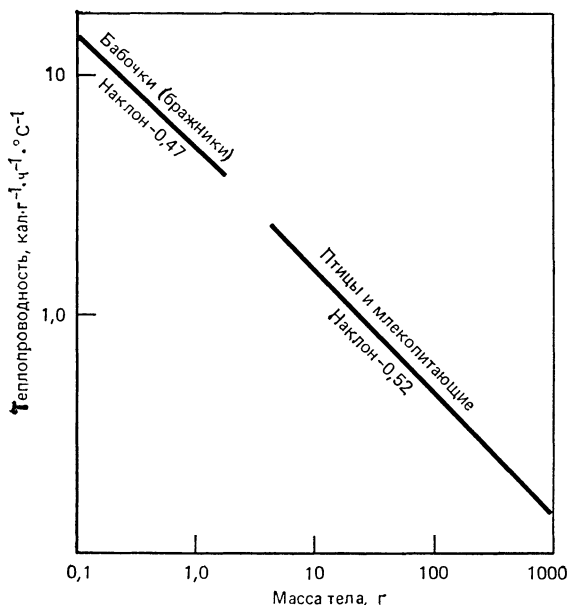


Рис. 16.1. Удельная теплопроводность у крупных ночных бабочек (бражников), а также птиц и млекопитающих. Наклон линии регрессии для бабочек попадает в доверительные пределы линии для птиц и млекопитающих. Обе линии имеют одинаковые коэффициенты пропорциональности. Обратите внимание, что видимый крутой ход линий определяется различным масштабом, использованным для разных осей. (Из Bartholomew, Epting, 1975.)

Эти результаты показывают, во-первых, что функционально теплокровные животные могут быть значительно мельче, чем самые мелкие птицы и млекопитающие. Во-вторых, у таких животных теплопроводность и размеры тела связаны той же зависимостью, что у птиц и млекопитающих. Мы должны заключить, что конечный нижний предел размеров тела у птиц и млекопитающих не может определяться только соображениями терморегуляции.

Есть ли еще причины, по которым птицы и млекопитающие не могут иметь более мелкие размеры? Для генерации тепла нам необходимы горючее и кислород. Колибри, как и крупные ночные бабочки, получают большую часть энергии из нектара. Таким образом, маловероятно, чтобы ограничение было связано с особенностью снабжения горючим. Вместе с тем системы снабжения кислородом у позвоночных и насекомых имеют радикальные различия. Для переноса кислорода от легких к тканям у позвоночных используется система конвекции, т. е. перекачивание крови сердцем. Насекомые обеспечивают себя кис-

лородом через наполненные воздухом трубочки, откуда кислород диффундирует прямо в ткани, где он и используется. Кроме того, движение воздуха в этих трубочках обычно усиливается активным накачиванием. Даже у таких насекомых, как плодовая мушка (*Drosophila*), несмотря на ее малый размер, имеется сложная система накачивания воздуха в трахеи.

Эти различия в способе снабжения кислородом вполне могут объяснить существование ограничений на минимальный размер у птиц и млекопитающих. Максимальная частота сердечных сокращений у землероек и колибри находится в пределах 1200—1300 ударов в мин. Длительность одного удара составляет 40—50 мс. За это короткое время сердце должно совершить полный цикл — наполниться венозной кровью, сократиться и выбросить кровь в русло, расслабиться и быть готовым к следующему циклу наполнения. Маловероятно, что сердце млекопитающего могло бы в силу своего строения наполняться и проходить весь цикл за более короткое время. Если нельзя повысить частоту сокращения, то единственный путь увеличить сердечный выброс — это увеличить размеры сердца и, следовательно, ударного объема. Ясно, что это решение уже было реализовано у землероек и колибри, у которых сердце в два или три раза крупнее, чем этого следовало бы ожидать на основе масштабных закономерностей у млекопитающих и птиц (см. гл. 11). И у землероек, и у колибри ограничение на увеличение частоты сердечных сокращений явным образом компенсируется увеличением размеров сердца.

Еще один возможный путь увеличения количества кислорода, которое переносит кровь, — это увеличение кислородной емкости крови, т. е. повышение содержания гемоглобина. И землеройки, и колибри достигли в этом отношении предела: у них содержание гемоглобина в крови выше, чем у всех остальных животных. Однако у этого пути решения проблемы есть строгое ограничение, поскольку увеличение числа эритроцитов в кровяном русле (увеличение гематокрита) чрезмерно повышает вязкость крови.

Параметры, связанные с ограничениями, о которых шла речь (время сокращения сердца, размеры сердца, вязкость крови), у землероек и колибри, очевидно, отодвинуты настолько далеко, насколько это представляется возможным физиологически. У насекомых способ обеспечения кислородом совсем иной, и это позволяет таким функционально теплокровным животным иметь значительно меньшие размеры тела, чем самые маленькие из известных нам птиц и млекопитающих.

Хотя и колибри, и крупные ночные бабочки питаются нектаром, между ними есть заметное различие в снабжении горючим высокоактивных летательных мышц. Кровь насекомых не пере-

носит кислорода, однако она должна транспортировать горячее к органам, производящим тепло. Возможно, этим объясняется то, что в крови насекомых концентрация углеводов значительно выше, чем у птиц и млекопитающих. У млекопитающих содержание глюкозы в крови составляет около 1 г на 1 л, а у многих насекомых, в особенности у очень активно летающих, содержание сахара в крови часто в 10—20 раз выше. Этого достаточно, чтобы обеспечить горячим ткани без увеличения скорости кровообращения.

В заключение мы можем с определенностью сказать, что минимальный размер птиц и млекопитающих определяется не тем, насколько маленьким может быть животное и при этом сохранять тепло. Видимо, непосредственное ограничение кроется в устройстве системы снабжения кислородом и в возможностях сердца как насоса.

17. Некоторые важные концепции

Предыдущие главы этой книги были посвящены структурам и функциям и тому, как они связаны с размерами тела. Мы рассмотрели кости и мышцы, энергетический метаболизм и снабжение кислородом, почему для мыши и слона время имеет разное значение и т. д. Мы рассмотрели перемещение животных (бег, прыжки, плавание и полет) и влияние размеров тела на энергетическую цену локомоции. Это важно, поскольку реальные животные не сидят на месте, ничего не делая. Они тратят на перемещение и активность много времени. Очевиден один важный факт: хотя сравнение животных в состоянии покоя может дать очень много ценной информации, пределы и ограничения различных функций, объединенных в целом организме, мы можем найти, только исследуя активное животное.

Исследуя функции живого организма, мы видим, что размеры животного имеют важное значение и что изменение размеров влечет за собой необходимость подгонки разных функций или их изменений. Подгоняться должны самые различные функции, причем изменения должны соответствовать требованиям изменений масштаба.

Некоторые переменные остаются независимыми от размеров. Например, нельзя изменить физические и химические константы. Это означает, что животные должны находить лучшие из возможных решений в рамках существующих ограничений и правил, определяемых реальностью физического мира. Когда возникают ограничения, ставящие предел дальнейшего изменения масштаба, проблема решается изменением конструкции. Эти вопросы необходимо кратко обсудить в дополнение к тому, что говорилось в предыдущих главах.

Не связанные с масштабом и не зависящие от масштаба переменные

Существуют факторы, с которыми животные ничего не могут сделать. Они не могут изменить физических законов, гравитационного поля, свойств воды, законов термодинамики и т. п. Об этих и многих других сущностях можно сказать, что они *не*

связаны с масштабом, поскольку они остаются неизменными и не варьируют в связи с размерами животных. Например, сила, связанная с гравитацией, — физическая константа, которая одинакова для мыши и слона. Только писатель-фантаст может свободно манипулировать силой земного притяжения, а современная техника может временно избавлять от ее непосредственного влияния лишь нескольких избранных космонавтов. Для животных, обитающих на Земле, земное притяжение есть реальный факт, от которого им никуда не уйти.

К сущностям, которые несопоставимы с масштабными преобразованиями, относятся все виды физических и химических констант, такие, как размеры атомов и молекул. Вода является универсальным растворителем, и ее свойства не связаны с масштабными преобразованиями. Это относится к ее плотности, вязкости, теплоте испарения, поверхностному натяжению, удельной теплоемкости и т. п. Сходным образом не связаны с масштабом такие физические константы, как коэффициент диффузии в воздухе и в воде, т. е. они не зависят от размеров тела. Однако в некоторой степени ими можно управлять. Например, диффузия кислорода в тканях значительно ускоряется вследствие присутствия гемоглобина. К этому вопросу мы вернемся, когда будем говорить о том, как можно обойти некоторые ограничения, изменяя конструкцию и создавая таким образом прерывистость.

Переменные, независимые от масштабных преобразований, иные. Например, свойства некоторых биологических материалов у крупных и мелких животных одинаковы, такова физическая прочность костей и сухожилий. Про такие величины говорят, что они независимы от масштаба, причем это утверждение основывается на эмпирических наблюдениях, а не на каких-либо общих соображениях, по которым они должны были бы быть не связаны с масштабом подобно физическим константам.

Мы видели, что в мышцах млекопитающих диаметр филаментов, длина саркомера, перекрывание филаментов и, следовательно, сила, которую может развивать мышца, независимы от размеров. Мышцы мыши и слона развивают одинаковую силу на единицу площади поперечного сечения, т. е. сила мышц независима от масштаба. Это опять-таки эмпирическое наблюдение, а не фундаментальное свойство мышц, так как мышцы многих беспозвоночных обладают несколько иными свойствами, обусловленными разной длиной и структурой филаментов.

Не обладают ли мышцы насекомых во много раз большей силой, чем наши мышцы? Муравей может тащить в челюстях добычу, которая во много раз тяжелее его собственного веса. Так, может быть, его мышцы необычайно сильны? Однако измерения показывают, что мышцы насекомых развивают такую же

силу на единицу площади поперечного сечения, как и у позвоночных. То, что позволяет муравью казаться таким сильным, это просто следствие влияния размеров. С уменьшением размеров объем или масса животного уменьшается пропорционально третьей степени L , а площадь поперечного сечения мышц (которая определяет развиваемую силу) уменьшается лишь как квадрат L . Таким образом, сила, развиваемая мышцами относительно массы, увеличивается пропорционально уменьшению L . Именно по этой причине кажется, что мышцы муравья несравненно сильнее, хотя сила, развиваемая мышцей, независима от масштаба.

Независимы от масштаба многие другие структуры и функции. Из предыдущих глав мы узнали, что объем легких относительно размеров тела у млекопитающих постоянен и, таким образом, независим от масштаба. То же относится к объему крови, концентрации гемоглобина, размерам эритроцитов и многим другим переменным. Размер сердца, по-видимому, относится к той же категории величин, независимых от масштаба, за исключением того, что самые мелкие птицы и млекопитающие преодолевают ограничение на максимальную частоту сердечных сокращений путем относительного увеличения размеров сердца по сравнению с размерами его у соответствующей группы в целом. Частота сокращений сердца не может превышать определенного предела (примерно 1300 ударов в 1 мин), поэтому увеличить сердечный выброс, так чтобы он соответствовал потребности в кислороде, землеройки и колибри могут единственным путем — увеличением размеров сердца и, следовательно, ударного объема.

Оптимальная конструкция

В этой книге многие утверждения основаны на допущении, что конструкция животного оптимальна. Использование избыточного материала для постройки ненужных структур дорого и бесполезно. Структуры следует строить так, чтобы они отвечали максимальным запросам, однако нет необходимости заходить за пределы разумной безопасности. Это ведет к оптимизации без расточительства и излишеств. То же относится и к энергии: мы предполагаем, что необходимые функции выполняются с максимальной экономией, и любой избыток — это расточительство не только бесполезное, но и вредное.

Живые организмы — это правильно функционирующие системы, в которых и строительные материалы, и химическая энергия используются экономно. В пределах ограничений, налагаемых физическими законами, мы можем предположить, что животные насколько это возможно устроены оптимально, по-

сколько эволюция немедленно устраняет все неэкономичное и расточительное. Каждый организм можно рассматривать как оптимальную для своих размеров и типа устройства конструкцию.

Вполне возможно, однако, что конструкция, оптимальная в одном отношении, не оптимальна в другом. Например, требование экономии материала может вступить в противоречие с требованиями, предъявляемыми к прочности структуры. Это означает, что разные требования должны быть сбалансированы, и для того, чтобы получить оптимальное решение, нам надо оптимизировать не каждый процесс в отдельности, а некоторую комбинацию двух процессов, которая может иметь единственное решение (Rashevsky, 1960). Фактически это аналогично концепции оптимизации в современной теоретической экономике.

Следующий шаг — это осознание того, что нужно не просто сбалансировать две переменные. Общее число возможных взаимосвязей в живых организмах ошеломляюще велико. Достаточно только вспомнить о множестве этапов в снабжении кислородом, которые все должны соответствовать интенсивности метаболизма. Структура и функция взаимосвязаны: дыхание, размеры и площадь легких, расстояния диффузии, поток крови, сердце, функция гемоглобина, капилляры, митохондрии, концентрация ферментов и т. д. — кажущаяся бесконечной цепь взаимозависимых переменных. Недостаток наших знаний не позволяет нам создать общую картину взаимосвязанных процессов даже для простейших организмов. И при наших слишком ограниченных знаниях мы можем учитывать эффект различий в размерах тела только на самом упрощенном уровне. Тем не менее, имеющиеся у нас данные относительно размеров и их влияния уже дали нам много для понимания возможностей и ограничений, существующих в отношении влияния размеров тела.

Ограничения и прерывистость конструкции

Очень маленький организм, скажем амеба, получает кислород путем диффузии, которая обеспечивает поступление кислорода во все отделы животного с необходимой скоростью. Для более крупных организмов этого недостаточно, поскольку диффузия на большое расстояние требует большего времени. Это ограничение в снабжении кислородом можно обойти, используя для перемещения кислорода перенос массы — конвекцию. Только путем диффузии воздух в легких обновиться не может, поэтому при вентиляции легких используется принцип конвекции. Сходным образом кислород не может поступать к разным частям

тела путем диффузии, и к потребляющим кислород клеткам он доставляется с помощью тока крови. Эти процессы нам настолько знакомы, что мы не думаем о них, как о перерывах в конструкции, т. е. как о нововведениях, предназначенных для преодоления ограничений, накладываемых медленным ходом диффузии на большие расстояния.

Еще один пример, когда ограничения в связи с медленным характером диффузии преодолеваются путем введения новой конструкции, — резкое увеличение скорости диффузии кислорода в ткани, содержащие гемоглобин. По-видимому, это основная функция обнаруживаемого в красных мышцах гемоглобина (миоглобина).

Ограничения, накладывающиеся на скорость передачи возбуждения в нервах, точно так же могут быть преодолены путем формирования новой конструкции. В общем скорость проведения импульса растет с увеличением диаметра волокна, как это иллюстрируется примером гигантских аксонов кальмара и некоторых других беспозвоночных. Высокая скорость проведения возбуждения связана в данном случае с механизмом быстрой реакции. Сильное сокращение мышц мантии позволяет кальмару делать быстрый рывок, чтобы избежать опасности или поймать добычу. Для одновременного сокращения мышц мантии нервные импульсы должны приходить ко всем ее отделам без задержки, из чего следует необходимость быстрого проведения возбуждения и наличия гигантских аксонов.

Управление мышцами позвоночных, напротив, осуществляется нервами, в состав которых входят сотни и тысячи одиночных аксонов. Если бы для обеспечения быстрого проведения возбуждения они состояли из гигантских аксонов, то толщина нервных стволов была бы непомерно большой. Ограничение на скорость проведения возбуждения в нервах позвоночных было преодолено с появлением новой конструкции, которая основывалась на использовании изолирующего вещества (миелина). Миелин позволяет осуществлять очень быстрое проведение импульсов, известное под названием *сальтаторного проведения*.

Эти примеры показывают, что некоторые ограничения и пределы можно преодолевать с помощью введения различного рода новшеств. Это снова возвращает нас к вопросу о том, являются ли собой самые крупные и самые мелкие животные истинные пределы возможностей? Этот вопрос мы уже рассматривали в гл. 1, где в табл. 1.1 перечислялись организмы с очень разными размерами. Существуют убедительные доводы в пользу того, что приведенные в этом списке самые мелкие и самые крупные организмы представляют собой некие пределы возможных размеров организмов в условиях, преобладающих на нашей планете. Остается, однако, без ответа вопрос о предельных

размерах млекопитающих. Мы не можем ответить и на вопрос: каковы пределы размеров самого крупного наземного млекопитающего? Точно так же мы не смогли с определенностью установить, могут ли теплокровные позвоночные быть мельче, чем 2—3-граммовые землеройки и колибри. Иной принцип снабжения тканей кислородом, например такой, как у насекомых, видимо, дает возможность поддерживать и хорошо контролируемую температуру тела таким мелким животным, как ночные бабочки и шмели. Стало быть, эти животные являются по сути дела теплокровными, но мы не можем сказать точно, имеются ли ограничения, препятствующие существованию таких же мелких птиц и млекопитающих.

Экологические приложения

Что же можно узнать относительно размеров животных и их биологического значения помимо того, что было уже выяснено нами в книге? До сих пор мы говорили о целых животных или о частях их организма, но ничего не говорили об окружающей среде, в которой они живут. В основных разделах книги внимание было сосредоточено на интенсивности энергетического метаболизма, связанных с ним структурах и функциях, таких, как легкие, кровь, сердце и т. д. Это, видимо, объясняется, во-первых, тем, что энергетический обмен изучен лучше, чем многие другие физиологические функции и, во-вторых, что мы склонны рассматривать метаболизм как некое фундаментальное свойство, определяющее множество других процессов.

Мы понимаем, что интенсивность метаболизма определяет частоту приема пищи, выделение и многие другие процессы. Для того чтобы сохранять стационарное состояние энергетического обмена и обмена питательных веществ, животное должно уравнивать эти процессы, поглощая пищу. Если использовать экологическую терминологию, то эти процессы можно приравнять к *потоку энергии*, который рассматривается как центральная проблема экологии.

Потребность в притоке энергии, или необходимая скорость поглощения пищи, — это определяющий фактор обилия и плотности популяций животных. В экологии хорошо известно, что плотности популяций животных как травоядных, так и хищных связаны с размерами тела обратной зависимостью. Это имеет важные последствия для распределения животных и для аллометрического описания площади индивидуальных участков. Получение пищи из окружающей среды сложным образом связано с использованием ресурсов и оптимизацией плотности популяций, т. е. с теми взаимоотношениями, которые лежат в самой основе современной экологии.

В пределах науки о влиянии размеров, видимо, наиболее важной проблемой после проблем, относящихся к метаболизму, является учет энергии, связанной с локомоцией. Ясная и четкая зависимость использования энергетических источников для передвижения от размеров тела имеет экологические следствия, которые нелегко классифицировать. В гл. 14 мы видели, что перемещение 1 кг массы тела на данное расстояние крупному животному обходится дешевле, чем мелкому. Очевидно, выгоднее быть крупным, ему лучше! Однако в поисках пищи лошади надо перемещаться на большее расстояние, чем мыши. И если, как почти всегда бывает, пищевые ресурсы ограничены, то у отдельной мыши преимущество в том, что ей нужно меньше пищи, чем лошади. Гектар луга может прокормить гигантскую популяцию полевых мышей, но не более чем одну или две лошади. Очевидно, лучше быть маленьким! Итак, ответ на этот вопрос не прост и размеры животного — это сложный предмет фундаментальной важности для общих экологических принципов.

У нас нет возможности более подробно обсуждать экологические следствия различий в размерах животных. Эти вопросы рассматриваются в недавно вышедшей монографии, в которой затрагиваются и такие проблемы, как рост и размножение, масса и поток энергии, численность животных и другие экологические вопросы с точки зрения размеров животных и влияний масштаба (Peters, 1983).

Всякий биолог, интересующийся проблемами размеров тела, должен знать несколько основных работ. Я упомяну некоторые, хотя другие могут быть столь же важными, а многие уже цитировались в предыдущих главах. Первая из них — превосходно написанная книга «On growth and form» Д'Арси Томпсона (D'Arcy-Thompson, 1961, впервые издана в 1917 г.), читать которую очень легко и приятно. Часто цитируется классическая книга Клейбера «The Fire of Life» (Kleiber, 1961). Общебиологический интерес представляет обзор S. Gould, 1966. И наконец, я хотел бы упомянуть об очень интересном симпозиуме, труды которого изданы под редакцией Педли (Pedley, 1977). Все эти авторы рассматривают различные и важные аспекты увлекательной области биологии — науки о роли размеров и масштаба.

Приложения

А. Используемые обозначения

- a — коэффициент пропорциональности
 b — показатель степени, аллометрический показатель, наклон
 A — площадь, площадь поверхности
 F — сила
 f — частота
 H — теплота
 l, L — длина
 M — масса
 M_{τ} — масса тела
 P — мощность, уровень (интенсивность) метаболизма
ОПСМ — остаточный показатель степени при массе
 S — площадь поверхности
 T — температура
 t — время
 U — скорость
 V — объем
 $\dot{V}_{O_2}$ — скорость потребления кислорода
 w — вес
 W — работа
* — удельная величина (деленная на массу), например, удельная мощность
 P^* — мощность на единицу массы
MLT — размерности массы, длины, времени
Другие обозначения определены в тексте там, где они приводятся.

Б. Аллометрическое уравнение

Аллометрическое уравнение в общем виде записывается так: $y = ax^b$; или в логарифмической форме: $\lg y = \lg a + b \lg x$.

В вопросах влияния масштаба, где структуры и функции связаны с размером тела животного, обычно принято рассматривать размеры тела как независимую переменную (x).

Пусть M_{τ} обозначает массу тела в аллометрическом уравнении

$$y = aM_{\tau}^b.$$

В этом уравнении показатель степени b называется *показателем степени при величине массы тела*. Это то же самое, что наклон прямой линии, выражающей аллометрическое уравнение на графике в логарифмических координатах.

Коэффициент пропорциональности a идентичен пересечению линии регрессии при массе тела, равной единице, или $M_T=1$. Объясняется это тем, что число 1, возведенное в любую степень, равно 1, что дает $y=a$.

Компьютер может обрабатывать данные и строить графики для расчета статистических параметров и линий регрессии. Многие из таких графиков имеют серьезные недостатки или неудобства вследствие того, что масштабы обеих осей разные. При использовании разных масштабов по двум осям наклон линии регрессии искажается, и с первого взгляда его труда оценить. Так, например, если на графике, выданном машиной, ось y непропорционально удлинена по отношению к оси x , то линия регрессии будет выглядеть значительно круче, чем это есть на самом деле. Если компьютер растягивает или сжимает обе оси в разной степени, то результатом бывает сбивающий с толку внешний вид линий регрессии. Примером может служить рис. 16.1. Для графика любой регрессии можно рекомендовать, чтобы обе оси имели деления равной величины, тогда истинный наклон линии регрессии будет очевидным.

Масса тела или вес тела традиционно откладываются по оси абсцисс (оси x). Это делается не потому, что массу тела можно определить с большей точностью, чем многие другие переменные, но главным образом потому, что нам интересно, как некая функция, например интенсивность метаболизма, меняется с изменением размеров тела. Нелепо рассматривать изменения веса тела как функцию интенсивности метаболизма. Таким образом, при изучении масштабных закономерностей размеры тела всегда откладываются по оси абсцисс.

При регистрации массы или веса тела следует соблюдать некоторые предосторожности. Например, является ли содержимое желудочно-кишечного тракта (у копытных до 20—25% веса тела) частью веса тела? Можно ли считать большие жировые отложения, характеризующиеся очень низкой интенсивностью метаболизма, составной частью метаболизирующего тела? Что принимать в качестве массы тела у двусторчатого моллюска с толстой тяжелой раковиной, которая весит в несколько раз больше, чем живая часть животного? Как определять массу тела медузы, состоящую в основном из воды и имеющей очень мало метаболически активных тканей?

На эти вопросы нет простых ответов. Попытка найти единую основу для сравнений сделана при использовании общего содержания белка в организме. В этом есть свои преимущества, но

если брать для оценки содержания белка количество азота, то у нас будут затруднения с такими животными, как акулы, у которых в целях регулирования осмотического давления в железах содержится значительное количество растворов азотистых веществ. В настоящее время можно только сказать, что сравнение следует проводить между группами подобных животных, что следует руководствоваться здравым смыслом и что ответы на все вопросы мы не получим.

В. Пересчет уравнений в соответствии с единицами, используемыми для массы тела

Массу тела можно выразить в граммах или килограммах, или даже в других единицах. Переход от одной системы единиц к другой вызывает изменение численной величины коэффициента пропорциональности (a).

Если в данном уравнении M_T выражена в граммах, то пересчет M_T в килограммы будет состоять в следующем. Правую сторону уравнения надо умножить на $1000^b/1000^b$ (что равно единице и поэтому не изменяет уравнения, но позволяет дальнейшие преобразования).

Заменяем граммы на килограммы:

$$\begin{aligned} y &= ax^b \cdot \frac{1000^b}{1000^b} \\ &= (a \cdot 1000^b) \frac{x^b}{1000^b} \\ &= a \cdot 1000^b \left(\frac{x}{1000} \right)^b. \end{aligned}$$

Иными словами, численное значение x делится на 1 000, а численное значение a умножается на $1\,000^b$.

При переходе от килограммов к граммам соответствующая операция будет состоять в следующем:

$$y = \frac{a}{1000^b} (1000x)^b.$$

Г. Алгебраические правила для действий с выражениями, содержащими степени и корни

$$\begin{aligned} x^a \cdot x^b &= x^{a+b}, \\ \frac{x^a}{x^b} &= x^{a-b}, \\ (x^a)^b &= x^{ab}, \end{aligned}$$

$$x^{-a} = \frac{1}{x^a},$$

$$x^{\frac{1}{a}} = \sqrt[a]{x},$$

$$x^{\frac{a}{b}} = \sqrt[b]{x^a},$$

$$x^0 = 1,$$

$$\text{если } y = x^a, \quad \text{то } x = \sqrt[a]{y}.$$

Д. Формулы размерностей некоторых часто употребляемых физических величин в системе MLT

М — это обозначение размерности массы; L — длины; Т — времени. Символы размерностей можно умножать и делить, но нельзя складывать и вычитать.

Скорость LT^{-1}

Ускорение LT^{-2}

Частота T^{-1}

Плотность ML^{-3}

Импульс силы MLT^{-1}

Сила MLT^{-2}

Энергия, работа ML^2T^{-2}

Мощность ML^2T^{-3}

Давление, механическое напряжение $ML^{-1}T^{-2}$

Вязкость (динамическая) $ML^{-1}T^{-1}$

Литература

- Alexander R. McN. *Animal Mechanics*, Seattle: University of Washington Press, 346 pp., 1968.
- Alexander R. McN., Jayes A. S., Maloiy G. M. O., Wathuta E. M. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*), *J. Zool., Lond.*, **189**, 305—314, 1979a.
- Alexander R. McN., Jayes A. S., Maloiy G. M. O., Wathuta E. M. Allometry of the leg muscles of mammals, *J. Zool., Lond.*, **194**, 539—552, 1981.
- Alexander R. McN., Maloiy G. M. O., Hunter B., Jayes A. S., Nturibi J., Mechanical stresses in fast locomotion of buffalo (*Syncerus caffer*) and elephant (*Loxodonta africana*), *J. Zool., Lond.*, **189**, 135—144, 1979b.
- Altman P. L., Dittmer D. S. *Blood and Other Body Fluids*, Washington, D. C., Federation of American Societies for Experimental Biology, 539 pp., 1961.
- Altman P. L., Dittmer D. S. *Biology Data Book*, Washington, D. C., Federation of American Societies for Experimental Biology, 633 pp., 1964.
- Altman P. L., Dittmer D. S. *Metabolism*, Bethesda, Federation of American Societies for Experimental Biology, 737 pp., 1968.
- Altman P. L., Dittmer D. S. *Respiration and Circulation*, Bethesda, Federation of American Societies for Experimental Biology, 930 pp., 1971.
- Andersen H. T. (ed.) *The Biology of Marine Mammals*, New York, Academic Press, 511 pp., 1969.
- Anderson J. F. Metabolic rates of spiders, *Comp. Biochem., Physiol.*, **33**, 51—72, 1970.
- Anderson J. F. Responses to starvation in the spiders *Lycosa lenta* Hentz and *Filistata hibernalis* (Hentz), *Ecology*, **55**, 576—585, 1974.
- Anderson J. F., Rahn H., Prangle H. D. Scaling of supportive tissue mass, *Quart. Rev. Biol.*, **54**, 139—148, 1979.
- Ar A., Paganelli C. V., Reeves R. B., Greene D. G., Rahn H. The avian egg: water vapor conductance, shell thickness and functional pore area, *Condor*, **76**, 153—158, 1974.
- Ar A., Rahn H., Paganelli C. V. The avian egg: mass and strength, *Condor*, **81**, 331—337, 1979.
- Aschoff J. Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase, *Comp. Biochem. Physiol.* **69A**, 611—619, 1981.
- Aschoff J., Günther B., Kramer K. *Energiehaushalt und Temperaturregulation*, Munich, Urban & Schwarzenberg, 196 pp., 1971.
- Aschoff J., Pohl H. Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergrösse, *J. Ornithol.*, **111**, 38—48, 1970a.
- Aschoff J., Pohl H. Rhythmic variations in energy metabolism, *Fed. Proc.* **29**, 1541—1552, 1970b.
- Bainbridge R. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat, *J. Exp. Biol.*, **35**, 109—133, 1958.
- Bakker R. T. Locomotor energetics of lizards and mammals compared, *Physiologist*, **15**, 76, 1972.
- Ballard F. J., Hanson R. W., Kronfeld D. S. Gluconeogenesis and lipogenesis in tissue from ruminant and nonruminant animals, *Fed. Proc.*, **28**, 218—231, 1969.

- Banchero N., Grover R. F., Will J. A.* Oxygen transport in the llama (*Lama glama*), *Resp. Physiol.*, **13**, 102—115, 1971.
- Barlow G. W.* Intra- and interspecific differences in rate of oxygen consumption in gobiid fishes of the genus *Gillichthys*, *Biol. Bull.*, **121**, 209—229, 1961.
- Bartels H.* Comparative physiology of oxygen transport in mammals, *Lancet*, 1964, 599—604, 1964.
- Bartels H.* Aspekte des Gastransports bei Säugetieren mit hoher Stoffwechselrate, *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 1980, 188—201, 1980.
- Bartels H.* Metabolic rate of mammals equals the 0,75 power of their body weight, *Exp. Biol. Med.*, **7**, 1—11, 1982.
- Bartolomew G. A., Epling R. J.* Allometry of post-flight cooling rates in moths: a comparison with vertebrate homeotherms, *J. Exp. Biol.*, **63**, 603—613, 1975.
- Bartholomew G. A., Tucker V. A.* Size, body temperature, thermal conductance, oxygen consumption, and heart rate in Australian varanid lizards. *Physiol. Zool.*, **37**, 341—354, 1964.
- Baudinette R. V.* Scaling of heart rate during locomotion in mammals, *J. Comp. Physiol.*, **127**, 337—342, 1978.
- Beamish F. W. H.* Respiration of fishes with special emphasis on standart oxygen consumption. II. Influence of weight and temperature of several species, *Can. J. Zool.*, **42**, 177—188, 1964.
- Beamish F. W. H.* Swimming capacity. In: *Fish Physiology*, vol. 7 (W. S. Hoar, D. J. Randall, eds.), pp. 101—187. New York, Academic Press, 1978.
- Beamish F. W. H., Mookherjee P. S.* Respiration of fishes with special emphasis on standart oxygen consumption. I. Influence of weight and temperature on respiration of goldfish, *Carassius auratus* L., *Can. J. Zool.*, **42**, 161—175, 1964.
- Benedict F. G.* Die Oberflächenbestimmung verschiedener Tiergattungen. *Ergeb. Physiol.*, **36**, 300—346, 1934.
- Benedict F. G.* *Vital Energetics: A Study in Comparative Basal Metabolism.* Washington D. C.: Carnegie Institute of Washington, 215 pp., 1938.
- Bennet-Clark H., Adler G. M.* The effect of air resistance on the jumping performance of insects. *J. Exp. Biol.*, **82**, 105—121, 1979.
- Bennett A. F., Dawson W. R.* Metabolism, In: *Biology of Reptilia*, *Physiology A*, vol. 5 (C. Gans and W. R. Dawson, eds.), New York, Academic Press, pp. 127—223, 1976.
- Berger M., Hart J. S.* Physiology and energetics of flight, in: *Avian Biology*, vol. 4 (D. S. Farner and J. R. King, eds.), pp. 415—477, New York, Academic Press, 1974.
- Bergmann C.* Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Grösse, *Göttinger Studien*, pp. 595—708, 1847.
- Bertalanffy L. von, Pirozynski W. J.* Tissue respiration and body size, *Science*, **113**, 599—600, 1951a.
- Bertalanffy L. von, Pirozynski W. J.* Tissue respiration and body size, *Science*, **114**, 306—307, 1951b.
- Biewener A. A.* Bone strenght in small mammals and bipedal birds: Do safety factors change with body size? *J. Exp. Biol.*, **98**, 289—301, 1982.
- Biewener A. A.* Locomotory stresses in the limb bones of two small mammals: the ground squirrel and chipmunk, *J. Exp. Biol.*, **103**, 131—154, 1983.
- Bland D. K., Holland R. A. B.* Oxygen affinity and 2,3-diphosphoglycerate in blood of Australian marsupials of differing body size, *Resp. Physiol.*, **31**, 279—290, 1977.
- Bradley S. R., Deavers D. R.* A re-examination of the relationship between thermal conductance and body weight in mammals, *Comp. Biochem. Physiol.*, **65A**, 465—476, 1980.
- Brett J. R.* The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon, *J. Fish Res. Bd. Canada*, **21**, 1183—1226, 1964.

- Brett J. R. The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerca*), J. Fish. Res. Bd. Canada, 22, 1491—1497, 1965.
- Bridgman P. W. Dimensional Analysis, New Haven, Yale University Press, 113 pp., 1937.
- Brody S. Bioenergetics and Growth, with Special Reference to the Efficiency Complex of Domestic Animals, New York, Reinhold, 1023 pp. (reprinted 1964, Darien, CT, Hafner), 1945.
- Brody S., Elting E. C. Growth and development with special reference to domestic animals. II. A new method for measuring surface area and its utilization to determine the relation between growth in surface area and growth in weight and skeletal growth in dairy cattle, Univ. Missouri Agric. Exp. Sta. Bull., 89, 1—18, 1926.
- Brody S., Procter R. C., Ashworth U. S. Basal metabolism, endogenous nitrogen, creatinine and neutral sulphur excretions as functions of body weight, Univ. Missouri Agric. Sta. Res. Bull., 220, 1—40, 1934.
- Burke J. D. Vertebrate blood oxygen capacity and body weight, Nature, 212, 46—48, 1966.
- Burstein A. H., Currey J. D., Frankel V. H., Reilly D. T. The ultimate properties of bone tissue: the effects of yielding, J. Biomechanics, 5, 35—44, 1972.
- Butler P. J., West N. H., Jones D. R. Respiratory and cardiovascular responses of the pigeon to sustained, level flight in a wind-tunnel, J. Exp. Biol., 71, 7—26, 1977.
- Butler P. J., Woakes A. J. Heart rate, respiratory frequency and wing beat frequency of free flying barnacle geese *Branta leucopsis*, J. Exp. Biol., 85, 213—226, 1980.
- Calder W. A. Respiratory and heart rates of birds at rest, Condor, 70, 358—365, 1968.
- Calder W. A. Aging in vertebrates: allometric considerations of spleen size and lifespan, Fed. Proc., 35, 96—97, 1976.
- Calder W. A., King J. R. Thermal and caloric relations of birds, in: Avian Biology, vol. 4 (D. S. Farner and J. R. King, eds.), pp. 259—413, 1974.
- Calder W. A., Schmidt-Nielsen K. Panting and blood carbon dioxide in birds, Amer. J. Physiol., 215, 477—482, 1968.
- Carey F. G., Teal J. M. Heat conservation in tuna fish muscle, Proc. Natl. Acad. Sci., 56, 1464—1469, 1966.
- Carey F. G., Teal J. M. Regulation of body temperature by the bluefin tuna, Comp. Biochem. Physiol., 28, 205—213, 1969.
- Carrel J. E., Heathcote R. D. Heart rate in spiders: influence of body size and foraging energetics, Science, 193, 148—150, 1976.
- Casey T. M. A comparison of mechanical and energetics estimates of flight cost for hovering sphinx moths, J. Exp. Biol., 91, 117—129, 1981.
- Clark A. J. Comparative Physiology of the Heart, New York, Macmillan, 157 pp., 1927.
- Cohen Y., Robbins C. T., Davitt B. B. Oxygen utilization by elk calves during horizontal and vertical locomotion compared to other species, Comp. Biochem. Physiol., 61A, 43—48, 1978.
- Colbert E. H., The weights of dinosaurs, Amer. Mus. Novitates, 2076, 1—16, 1962.
- Crile G., Quiring D. P. A record of the body weight and certain organ and gland weight of 3690 animals, Ohio J. Sci., 40, 219—259, 1940.
- Currey J. D. The failure of exoskeletons and endoskeletons, J. Morphol. 123, 1—16, 1967.
- Czopek J. Quantitative studies on the morphology of respiratory surfaces in amphibians, Acta Anat., 62, 196—323, 1965.

- Dawson T. J., Hulbert A. J.* Standart metabolism, body temperature, and surface areas of Australian marsupials, *Amer. J. Physiol.*, **218**, 1233—1238, 1970.
- Dedrick R. L., Bischoff K. B., Zaharko D. S.* Interspecies correlations of plasma concentration history of methotrexate (NSC-740), *Cancer Chemother. Rep.*, **54**, 95—101, 1970.
- Dhindsa D. S., Hoversland A. S., Metcalfe J.* Respiratory functions of armadillo blood, *Resp. Physiol.*, **13**, 198—208, 1971.
- Dmi'el R.* Relation of metabolism to body weight in snakes, *Copeia*, 1972, 179—181, 1972.
- Dosse G.* Vergleichende Gewichtsuntersuchungen am Vogelskelett, *Zool., Jahr. Anat.*, **63**, 299—350, 1937.
- Drabkin D. L.* The distribution of the chemoproteins, hemoglobin, myoglobin and cytochrome c, in the tissues of different species, and the relationship of the total content of each chromoprotein to body mass, *J. Biol. Chem.*, **182**, 317—333, 1950.
- Drorbaugh J. E.* Pulmonary function in different animals. *J. Appl. Physiol.*, **15**, 1069—1072, 1960.
- Dunaway P. B., Lewis L. L.* Taxonomic relation of erythrocyte count, mean corpuscular volume and body-weight in mammals, *Nature*, **205**, 481—484, 1965.
- Economos A. C.* Gravity, metabolic rate and body size of mammals, *Physiologist*, **22** (Suppl.): S—71, 1979.
- Edwards N. A.* Scaling of renal functions in mammals, *Comp. Biochem. Physiol.*, **52A**: 63—66, 1975.
- Edwards R. R. C., Finlayson D. M., Steele J. H.* The ecology of 0-group plaice and common dabs in Loch Ewe. II. Experimental studies of metabolism, *J. Exp. Mar. Ecol.*, **3**, 1—17, 1969.
- Emmett B., Hochachka P. W.* Scaling of oxidative and glycolytic enzymes in mammals, *Resp. Physiol.*, **45**, 261—272, 1981.
- Fedak M. A., Pinshow B., Schmidt-Nielsen K.* Energy cost of bipedal running, *Amer. J. Physiol.*, **227**, 1038—1044, 1974.
- Fedak M. A., Seeherman H. J.* Reappraisal of energetics of locomotion shows identical cost in bipeds and quadrupeds including ostrich and horse, *Nature*, **282**, 713—716, 1979.
- Feduccia A.* The Age of Birds, Cambridge, Harvard University Press, 196 pp., 1980.
- Feldman H. A., McMahon T. A.* The $3/4$ mass exponent for energy metabolism is not a statistical artifact, *Resp. Physiol.*, **52**, 149—163, 1983.
- Field J., II, Belding H. S., Martin A. W.* An analysis of the relation between basal metabolism and summated respiration in the rat, I. The post-pubertal albino rat, *J. Cell. Comp. Physiol.*, **14**, 143—157, 1971.
- Folkow B., Neil E.* Circulation, New York, Oxford University Press, 593 pp., 1971.
- Fry F. E.* The aquatic respiration of fish, in: *The Physiology of Fishes*, Vol. 1 (M. E. Brown, ed.), pp. 1—63, New York, Academic Press, 1957.
- Galilei G.* Dialogues Concerning Two New Sciences (translated by H. Crew and A. De Salvio), New York, Macmillan, 1914, 300 pp., 1637.
- Galvão P.-E., Tarasantchi J., Guertzenstein P.* Heat production of tropical snakes in relation to body weight and body surface, *Amer. J. Physiol.*, **209**, 501—506, 1965.
- Gehr P., Mwangi D. K., Ammann A., Maloiy G. M. O., Taylor C. R., Weibel E. R.* Design of the mammalian respiratory system. V. Scaling morphometric pulmonary diffusing capacity to body mass: wild and domestic mammals, *Resp. Physiol.*, **44**, 61—86, 1981.
- Gould S. J.* Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* **41**, 587—640, 1966.

- Grafe E. Probleme der Gewebsatmung, *Deutsch Med. Wochenschr.*, **51**, 640—642, 1925.
- Grafe E., Reinwein H., Singer. Studien über Gewebsatmung. II. Mitteilung: Die Atmung der überlebenden Warmblüterorgane, *Biochem. Zeitschr.*, **165**, 102—117, 1925.
- Graham J. B. Heat exchange in the black skipjack and the blood-gas relationship of warm-bodied fishes, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **70**, 1964—1967, 1973.
- Graham J. M. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*, *Can. J. Res.*, **27** (Section D), 270—288, 1949.
- Grande F., Taylor H. L. Adaptive changes in the heart, vessels and patterns of control under chronically high loads, In: *Handbook of Physiology*, Sec. 2: Circulation, vol. 3 (W. F. Hamilton and P. Dow, eds.), pp. 2615—2677, Washington, D. C., American Physiological Society, 1965.
- Granger W., Gregory W. K. A revised restoration of the skeleton of *Baluchitherium*, gigantic fossil rhinoceros of central Asia, *Amer. Mus. Novitates*, **787**, 1—3, 1935.
- Gray I. E. Comparative study of the gill area of marine fishes. *Biol. Bull.*, **107**, 219—225, 1954.
- Greenewalt C. H. Dimensional relationships for flying animals. *Smithsonian Misc. Collections*, **144**, 1—46, 1962.
- Greenewalt C. H. Could pterosaur fly? *Science*, **188**, 676, 1975a.
- Greenewalt C. H. The flight of birds. The significant dimensions, their departure from the requirements of dimensional similarity, and the effect on flight aerodynamics of that departure, *Trans. Amer. Phil. Soc.*, **65** (4), 1—67, 1975b.
- Gregory W. K. *Evolution Emerging. A Survey of Changing Patterns from Primal Life to Man*, Vols. 1 and 2. New York: Macmillan, 736 and 1013 pp., 1951.
- Grubb B. Allometric relations of cardiovascular function in birds. *Amer. J. Physiol.*, **245**, H 567—572, 1983.
- Hall F. G. Minimal utilizable oxygen and oxygen dissociation curve of blood of rodents, *J. Appl. Physiol.*, **21**, 375—378, 1966.
- Hall F. H., Dill D. B., Barron E. S. G. Comparative physiology in high altitudes, *J. Cell. Comp. Physiol.*, **8**, 301—313, 1936.
- Hall-Craggs E. C. B. An analysis of the jump of the lesser galago (*Galago senegalensis*). *J. Zool.*, **147**, 20—29, 1965.
- Hart J. S. Seasonal changes in insulation of the fur, *Can. J. Zool.*, **34**, 53—57, 1956.
- Hart J. S., Roy O. Z. Respiratory and cardiac responses to flight in pigeons, *Physiol. Zool.*, **39**, 291—305, 1966.
- Hartman F. A. Heart weight in birds, *Condor*, **57**, 221—238, 1955.
- Heglund N. C., Taylor C. R., McMahon T. A. Scaling stride frequency and gait to animal size: mice to horses, *Science*, **186**, 1112—1113, 1974.
- Heinrich B., Bartholomew G. A. An analysis of pre-flight warm-up in the sphinx moth, *Manduca sexta*, *J. Exp. Biol.*, **55**, 223—239, 1971.
- Hemmingsen A. M. The relation of standart (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms, *Rep. Steno Mem. Hosp. (Copenhagen)*, **4**, 1—58, 1950.
- Hemmingsen A. M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution, *Rep. Steno Mem. Hosp. (Copenhagen)*, **9**, 1—110, 1960.
- Herreid C. F., II, Kessel B. Thermal conductance in birds and mammals *Comp. Biochem. Physiol.*, **21**, 405—414, 1967.
- Heusner A. A. Energy metabolism and body size. I. Is the 0,75 mass exponent of Kleiber's equation a statistical artifact? *Resp. Physiol.*, **48**, 1—12, 1982.

- Heusner A. A. Body size, energy metabolism, and the lungs, *J. Appl. Physiol. (Resp. Environ. Exercise Physiol.)*, **54**, 867—873, 1983.
- Hill A. V. The dimensions of animals and their muscular dynamics. *Proc. Roy. Inst. G. B.*, **34**, 450—471, 1950.
- Hills B. A., Hughes G. M. A dimensional analysis of oxygen transfer in the fish gill, *Resp. Physiol.*, **9**, 126—140, 1970.
- Hinds D. S., Calder W. A. Tracheal dead space in the respiration of birds, *Evolution*, **25**, 429—440, 1971.
- Holt J. P., Rhode E. A., Kines H. Ventricular volumes and body weight in mammals, *Amer. J. Physiol.*, **215**, 704—715, 1968.
- Hughes G. M. The dimensions of fish gills in relation to their function, *J. Exp. Biol.*, **45**, 177—195, 1966.
- Hughes G. M., Gray I. E. Dimensions and ultrastructure of toadfish gills. *Biol. Bull.*, **143**, 150—161, 1972.
- Hughes G. M., Morgan M. The structure of fish gills in relation to their respiratory function, *iBiol. Rev.*, **48**, 419—475, 1973.
- Hutchison V. H., Whiteford W. G., Kohl M. Relation of body size and surface area to gas exchange in anurans, *Physiol. Zool.*, **41**, 65—85, 1968.
- Huxley J. S. On the relation between egg-weight and body weight in birds, *J. Linnean Soc., Zoology*, **36**, 457—466, 1927.
- Irving L., Krog J. Body temperatures of arctic and subarctic birds and mammals., *J. Appl. Physiol.*, **6**, 667—680, 1954.
- Iversen J. A. Basal energy metabolism of mustelids, *J. Comp. Physiol.*, **81**, 341—344, 1972.
- Jansky L. Working oxygen consumption in two species of wild rodents (*Microtus arvalis*, *Clethrionomys glareolus*), *Physiol. Bohemoslov.*, **8**, 472—478, 1959.
- Jansky L. Total cytochrome oxidase activity and its relation to basal and maximal metabolism, *Nature*, **189**, 921—922, 1961.
- Jansky L. Body organ cytochrome oxidase activity in cold- and warm-acclimated rats, *Can. J. Biochem. Physiol.*, **41**, 1847—1854, 1963.
- Jensen T. F., Holm-Jensen I. Energetic cost of running in workers of three ant species, *Formica fusca* L., *Formica rufa* L. and *Camponotus herculeanus* L. (Hymenoptera, Formicidae), *J. Comp. Physiol.*, **137**, 151—156, 1980.
- Jerison H. J. Brain evolution and dinosaur brains, *Amer. Natur.*, **103**, 575—588, 1969.
- Jerison H. J. Gross brain indices and the analysis of fossil endocasts, in: *Advances in Primatology*, vol. 1: The Primate Brain (C. R. Noback, W. Montagna, eds.), pp. 225—244, New York, Appleton-Century Crofts, 1970.
- Job S. V. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. *Publ. Ontario Fish Res. Lab.*, **73** (Univ. Toronto Studies, Biol. Ser., No. 61), 1—39, 1955.
- Jürgens K. D., Bartels H., Bartels R. Blood oxygen transport and organ weights of small bats and small nonflying mammals, *Resp. Physiol.*, **45**, 243—260, 1981.
- Kinnear J. E., Brown G. D. Minimum heart rates of marsupials, *Nature*, **215**, 1501, 1967.
- Kleiber M. Body size and metabolism, *Hilgardia* **6**, 315—353, 1932.
- Kleiber M. Body size and metabolism of liver slices in vitro. *Proc. Soc. Biol. Med.*, **48**, 419—423, 1941.
- Kleiber M. *The Fire of Life. An Introduction to Animal Energetics*. New York, Wiley, 454 pp., 1961.
- Krebs H. A. Body size and tissue respiration. *Biochim. Biophys. Acta*, **4**, 249—269, 1950.
- Krogh A. *The Anatomy and Physiology of Capillaries* (ed. 2), New Haven, Yale Univ. Press, 1929.

- Kunkel H. O., Spalding J. F., de Franciscis G., Futrell M. F.**, Cytochrome oxidase activity and body weight in rats and in three species of large animals, *Amer. J. Physiol.*, **186**, 203—206, 1956.
- Lahiri S.** Blood oxygen affinity and alveolar ventilation in relation to body weight in mammals, *Amer. J. Physiol.*, **229**, 529—536, 1975.
- Langman V. A., Baudinette R. V., Taylor C. R.** Maximum aerobic capacity of wild and domestic canids compared, *Fed. Proc.*, **40**, 432 (abstract 1142), 1981.
- Larimer J. L.** Hemoglobin concentration and oxygen capacity of mammalian blood, *J. Elisha Mitchell Sci.*, **75**, 174—177, 1959.
- Lasieviski R. C.** Body temperatures, heart and breathing rate and evaporative water loss in hummingbirds, *Physiol. Zool.*, **37**, 212—223, 1964.
- Lasieviski R. C., Calder W. A. Jr.** A preliminary allometric analysis of respiratory variables in resting birds. *Resp. Physiol.*, **11**, 152—166, 1971.
- Lasieviski R. C., Dawson W. R.** A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds, *Condor*, **69**, 13—23, 1967.
- Lasieviski R. C., Dawson W. R.** Calculation and miscalculation of the equations relating avian standard metabolism to body weight. *Condor*, **71**, 335—336, 1969.
- Lawson D. A.** Pterosaur from the latest Cretaceous of West Texas: discovery of the largest flying creature, *Science*, **187**, 947—948, 1975.
- Lenfant C., Sullivan K.** Adaptation to high altitude, *New Engl. J. Med.*, **284**, 1298—1309, 1971.
- Lighthill J.** Aerodynamic aspects of animal flight, *British Hydromechanics Research Association*, 5th Fluid Science Lecture, June, 1974, 30 pp., 1974.
- Lindstedt S. L., Calder W. A.** Body size and longevity in birds, *Condor*, **78**, 91—94, 1976.
- Lindstedt S. L., Calder W. A.** Body size, physiological time, and longevity of homeothermic animals, *Quart. Rev. Biol.*, **56**, 1—16, 1981.
- Lutz P. L., Longmuir I. S., Schmidt-Nielsen K.** Oxygen affinity of bird blood, *Resp. Physiol.*, **20**, 325—330, 1974.
- MacMillen R. E., Nelson J. E.** Bioenergetics and body size in dasyurid marsupials, *Amer. J. Physiol.*, **217**, 1246—1251, 1969.
- Maina J. N., Settle J. G.** Allometric comparison of some morphometric parameters of avian and mammalian lungs, *J. Physiol. (Lond.)*, **330**, 28P, 1982.
- Mallouk R. S.** Longevity in vertebrates is proportional to relative brain weight, *Fed. Proc.*, **34**, 2102—2103, 1975.
- Mallouk R. S.** Author's reply (to: Aging in vertebrates: allometric considerations of spleen size and lifespan, by W. A. Calder III), *Fed. Proc.*, **35**, 97—98, 1976.
- Margaria R.** *Biochemics and Energetics of Muscular Exercise*, Oxford, Clarendon Press. 146 pp., 1976.
- Martin A. W., Fuhrman F. A.** The relationship between summated tissue respiration and metabolic rate in the mouse and dog, *Physiol. Zool.*, **28**, 18—34, 1955.
- Martin C. J.** Thermal adjustment and respiratory exchange in monotreme and marsupials. A study in the development of homeothermism. *Phyl. Trans. Roy. Soc. London B*, **195**, 1—37, 1903.
- Mathieu O., Krauer R., Hoppler H., Gehr P., Lindstedt S. L., Alexander R. McN., Taylor C. R., Weibel E. R.** Design of the mammalian respiratory system. VII. Scaling mitochondrial volume in skeletal muscle to body mass, *Resp. Physiol.*, **44**, 113—128, 1981.
- McMahon T.** Size and shape in biology, *Science*, **179**, 1201—1204, 1973.
- McMahon T.** The mechanical design of trees. *Sci. Amer.*, **233**(1), 92—102, 1975a.
- McMahon T.** Allometry and biomechanics: limb bones in adult ungulates, *Amer. Natur.*, **109**, 547—563, 1975b.

- McMahon T., Kronauer R. E. Tree structures: deducing the principle of mechanical design, *J. Theor. Biol.*, **59**, 443—466, 1976.
- Meeh K. Oberflächenmessungen des menschlichen Körpers, *Zeit. Biol.*, **15**, 425—458, 1879.
- Morowitz H. J. The minimum size of cells., in *Principles of Biomolecular Organization* (G. E. W. Wolstenholme, M. O'Connor, eds.), pp. 446—459, 1966, London, J. and A. Churchill.
- Morrison P. R., Ryser F. A. Weight and body temperature in mammals, *Science*, **116**, 231—232, 1952.
- Morrison P. R., Ryser F. A., Dawe A. R. Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus*, *Physiol. Zool.*, **32**, 256—271, 1959.
- Muir B. S., Hughes G. M. Gill dimensions for three species of tunny, *J. Exp. Biol.*, **51**, 271—285, 1969.
- Munro H. N. Evolution of protein metabolism in mammals, in: *Mammalian Protein Metabolism*, Vol. 3 (H. N. Munro, ed.), pp. 133—182. New York, Academic Press, 1969.
- O'Neil J., Leith D. E. Lung diffusing capacity scaled in mammals from 25 g to 500 kg, *Fed. Proc.*, **39**, 972, 1980.
- Ostrom J. H., McIntosh J. S. Marsh's Dinosaurs. The Collections from Como Bluff. New Haven: Yale University Press, 388 pp., 1966.
- Pace N., Smith A. H. Gravity, and Metabolic scale effects in mammals, *Physiologist* **24** (Suppl.), S. 37—40, 1981.
- Paganelli C. V., Olszowska A., Ar A. The avian egg: surface area, volume and density, *Condor*, **76**, 319—325, 1974.
- Paladino F. V., King J. R. Energetic cost of terrestrial locomotion: biped and quadruped runners compared. *Rev. Can. Biol.*, **38**, 321—323, 1979.
- Parrot C. Ueber die Grössenverhältnisse des Herzens bei Vögeln, *Zool. Jahr. (Syst.)*, **7**, 496—522, 1894.
- Pasquis P., Dejourn P. Consommation maximale d'oxygene chez le rat blanc et le cobaye, *J. Physiol. (Paris)*, **57**, 670, 1965.
- Pasquis A., Lacaille A., Dejourn P. Maximal oxygene uptake in four species of small mammals. *Resp. Physiol.*, **9**, 298—309, 1970.
- Pedley T. J. (ed.) *Scale Effects in Animal Locomotion*. London: Academic Press, 545 pp., 1977.
- Pennycuik C. J. The mechanics of bird migration, *Ibis* **111**: 525—556, 1969.
- Pennycuik C. J. On the running of the gnu (*Connochaetes taurinus*) and other animals, *J. Exp. Biol.*, **63**, 775—799, 1975.
- Peters R. H. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, 324 pp., 1983.
- Pough F. H. The relationship of blood oxygen affinity to body size in lizards, *Comp. Biochem. Physiol.*, **57A**, 435—441, 1977.
- Prange H. D., Anderson J. F., Rahn H. Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals, *Amer. Nat.*, **113**, 103—122, 1979.
- Price J. M. Growth and gill development in the small-mouthed black bass *Micropterus dolomieu* Lacepede. Franz Theodore Stone Laboratory Contribution No. 4. Columbus, Ohio State Univ. Press, 46 pp., 1931.
- Pritchard A. W., Florey E., Martin A. W. Relationship between metabolic rate and body size in an elasmobranch (*Squalus suckleyi*) and in a teleost (*Ophiodon elongatus*), *J. Mar. Res.*, **17**, 403—411, 1958.
- Prothero J. Heart weight as a function of body weight in mammals, *Growth*, **43**, 139—150, 1979.
- Prothero J. Scaling of blood parameters in mammals. *Comp. Biochem. Physiol.*, **67A**: 649—657, 1980.
- Rahn H., Ar A. The avian egg: incubation time and water loss, *Condor*, **76**, 147—152, 1974.
- Rahn H., Paganelli C. V., Ar A. Relation of avian egg to body weight, *Auk*, **92**. 750—765, 1975.

- Ralph R., Everson I. The respiratory metabolism of some Antarctic fish, *Comp. Biochem. Physiol.*, **27**, 299—307, 1968.
- Rashevsky N. Mathematical Biophysics. Physico-mathematical Foundations Biology, Vols. 1 and 2 (ed. 3), New York, Dover Publications, 1960.
- Reinolds W. W., Karlotski W. J. The allometric relationship of skeleton weight to body weight in teleost fishes: a preliminary comparison with birds and mammals. *Copeia*, 1977, 160—163.
- Riggs A. The nature and significance of Bohr effect in mammalian hemoglobins, *J. Gen. Physiol.*, **43**, 737—752, 1960.
- Romer A. S. Vertebrate Paleontology (ed. 3), University of Chicago Press, 468 pp., 1966.
- Rouse H. Fluid Mechanics for Hydraulic Engineers, New York, Dover 422 p., 1961.
- Royal Society, Symbols Committee (1975) Quantities, Units, and Symbols (ed. 2), London, Royal Society, 54 pp., 1975.
- Rubner M. Ueber den Einfluss der Körpergrösse auf Stoffund Kraftwechsel, *Z. Biol.*, **19**, 535—562, 1883.
- Sacher G. A. Relation of lifespan to brain weight and body weight in mammals. In Ciba Foundation Colloquium on Aging, Vol. 1 (G. E. W. Wolstenholme, ed.), pp. 115—141, 1959.
- Saltin B., Astrand P. O. Maximal oxygen uptake in athletes, *J. Appl. Physiol.*, **23**, 353—358, 1967.
- Sarrus et Rameaux. Rapport sur un mémoire adressé à l'Académie Royale de Médecine (Paris), **3**, 1094—1100, 1838—1839.
- Saunders R. L. Respiration of the Atlantic cod, *J. Fish Res. Bd. Canada*, **20**, 373—386, 1963.
- Scheid P., Piiper J. Cross-current gas exchange in avian lungs: effects of reversed parabronchial air flow in ducks, *Resp. Physiol.*, **16**, 304—312, 1972.
- Schmidt-Nielsen K. Tissue respiration and body size. *Science*, **114**, 306, 1951.
- Schmidt-Nielsen K. Desert Animals. Physiological Problems of Heat and Water, Oxford, Clarendon Press, 277 pp., 1964.
- Schmidt-Nielsen K. Energy metabolism, body size and problems of scaling. *Fed. Proc.*, **29**, 1524—1532, 1970.
- Schmidt-Nielsen K. How Animals Work, Cambridge Univ. Press, 114 pp. 1972.
- Schmidt-Nielsen K. Scaling in biology: the consequences of size, *J. Exp. Zool.*, **194**, 287—308, 1975a.
- Schmidt-Nielsen K. Recent advances in avian respiration. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **35**, 33—47, 1975b.
- Schmidt-Nielsen K. Animal Physiology. Adaptation and Environment (ed. 3), Cambridge University Press, 619 pp., 1983.
- Schmidt-Nielsen K., Dawson T. J., Crawford E. C., Jr. Temperature regulation in the echidna (*Tachiglossus aculeatus*). *J. Cell. Physiol.*, **67**, 63—71, 1966.
- Schmidt-Nielsen K., Pennycuik P. Capillary density in mammals in relation to body size and oxygen consumption, *Amer. Physiol.*, **200**, 746—750, 1961.
- Schmitt W. L. Crustaceans. Ann Arbor, University of Michigan Press, 204 pp. 1965.
- Scholander P. F., Hock R., Walters V., Johnson F., Irving L. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds, *Biol. Bull.*, **99**, 237—258, 1950a.
- Scholander P. F., Walters V., Hock R., Irving I. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds, *Biol. Bull.*, **99**, 225—236, 1950b.
- Segram N. P., Hart J. S. Oxygen supply and performance in *Peromyscus*, Metabolic and circulatory responses to exercise, *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, **45**, 531—541, 1967.
- Sheets R. G., Linder R. L., Dahlgren R. P. Burrow systems of prairie dogs in South Dakota, *J. Mammal.*, **52**, 451—453, 1971.

- Smith A. H. Physiological changes associated with long-term increase in acceleration, in: COSPAR: Life Sciences and Space Research 14 (P. H. A. Sneath, ed.), pp. 91—100, Berlin, Akademie-Verlag, 1976.
- Smith A. H. The roles of body mass and gravity in determining the energy requirements of homoiotherms, In: COSPAR: Life Sciences and Space Research 16 (R. Holmquist and A. C. Stickland, eds.), pp. 83—88, Oxford, Pergamon Press, 1978.
- Smith A. H., Pace N. Differential component and organ size relationship among whales, *Environ. Physiol.*, **1**, 122—136, 1971.
- Smith R. E. Quantitative relations between liver mitochondria metabolism and total body weight in mammals, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **62**, 403—422, 1956.
- Smith R. J. Rethinking allometry, *J. Theor. Biol.*, **87**, 97—111, 1980.
- Snell O., Das Gewicht des Gehirnes und der Hirnmantels der Säugethiere in Beziehung zu deren geistigen Fähigkeiten, *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München*, **7**, 90—94, 1891.
- Spells K. E. Comparative studies in lung mechanics based on a survey of literature data, *Resp. Physiol.*, **8**, 37—57, 1969.
- Spotila J. R., Lommen P. W., Bakken G. S., Gates D. M. A mathematical model for body temperature of large reptiles: implications for dinosaur ecology, *Amer. Nat.*, **107**, 391—404, 1973.
- Stahl W. R. Organ weight in primates and other mammals, *Science*, **150**, 1039—1042, 1965.
- Stahl W. R. Scaling of respiratory variables in mammals, *J. Appl. Physiol.*, **22**, 453—460, 1967.
- Stolpe M., Zimmer K. Der Schwirrflug des Kolibri im Zeitlupenfilm, *J. Ornithologie*, **87**, 136—155, 1967.
- Szarski H. The structure of respiratory organs in relation to body size in amphibia, *Evolution*, **18**, 118—126, 1964.
- Szarski H., Czopek G. Erythrocyte diameter in some amphibians and reptiles, *Bull. Acad. Polonaise Sci. (Cl. II)*, **14**, 433—437, 1966.
- Taylor C. R., Caldwell S. L., Rowntree V. J. Running up and down hills: some consequences of size, *Science*, **178**, 1096—1097, 1972.
- Taylor C. R., Heglund N. C., McMahon T. A., Looney T. R. Energetic cost of generating muscular force during running, *J. Exp. Biol.*, **86**, 9—18, 1980.
- Taylor C. R., Heglund N. C., Maloij G. M. O. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals, *J. Exp. Biol.*, **97**, 1—21, 1982.
- Taylor C. R., Maloij G. M. O., Weibel E. R., Langman V. A., Kamaw J. M. Z., Seeherman H. J., Heglund N. C. Design of the mammalian respiratory system. III. Scaling maximum aerobic capacity to body mass: wild and domestic mammals, *Resp. Physiol.*, **44**, 25—37, 1981.
- Taylor C. R., Rowntree V. J. Running on two or on four legs: Which consumes more energy? *Science*, **179**, 186—187, 1973.
- Taylor C. R., Schmidt-Nielsen K., Raab J. L. Scaling of energetic cost of running to body size in mammals, *Amer. Physiol.*, **219**, 1104—1107, 1970.
- Taylor C. R., Weibel E. R. Design of mammalian respiratory system. I. Problem and strategy, *Resp. Physiol.*, **44**, 1—10, 1981.
- Tazawa H., Mochizuki M., Piiper J. Blood oxygen dissociation curve of the frogs *Rana catesbiana* and *Rana brevipoda*, *J. Comp. Physiol.*, **129**, 111—114, 1979.
- Teissier G. Biometrie de la cellule. *Tabulae Biologicae* **19** (Pt. I), 1—64, 1939.
- Tenney S. M., Bartlett D., Jr. Comparative quantitative morphology of the mammalian lung: trachea, *Resp. Physiol.*, **3**, 130—135, 1967.
- Tenney S. M., Morrison D. H. Tissue gas tensions in small wild mammals, *Resp. Physiol.*, **3**, 160—165, 1967.
- Tenney S. M., Remmers J. E. Comparative quantitative morphology of the mammalian lung: diffusing area, *Nature*, **197**, 54—56, 1963.

- Tenney S. M., Tenney J. R. Quantitative morphology of cold-blooded lungs: amphibia and reptilia, *Resp. Physiol.*, 9, 197—215, 1970.
- Terroine E. F., Roche J. La respiration des tissus. I. Production calorique des Homéothermes et intensité de la respiration in vitro des tissus homologues, *Arch. Intern. Physiol.*, 24, 356—399, 1925.
- Thomas R. D. K., Olson E. C. (eds.) A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs. AAAS Selected Symposium 28, Boulder, Co, CO, Westview Press, 514 pp., 1980.
- Thomas S. P. Metabolism during flight in two species of bats, *Phyllostomus hastatus* and *Pteropus gouldii*, *J. Exp. Biol.*, 63, 273—293, 1975.
- Thomas S. P. Ventilation and oxygen extraction in the bat *Pteropus gouldii* during rest and steady flight, *J. Exp. Biol.*, 94, 231—250, 1981.
- Thompson D. W. On Growth and Form (an abridged edition edited by J. T. Bonner), Cambridge University Press, 346 pp., 1961.
- Tucker V. A. Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar, *J. Exp. Biol.*, 48, 67—87, 1968.
- Tucker V. A. Bird metabolism during flight: evaluation of a theory, *J. Exp. Biol.*, 58, 689—709, 1973.
- Tucker V. A., Schmidt-Koenig K. Flight speeds of birds in relation to energetics and wind directions, *Auk*, 88, 97—107, 1971.
- Ulrich S. P. H., Bartels H. Über die Atmungsfunktion des Blutes von Spitzmäusen, weissen Mäusen und syrischen Goldhamstern, *Pflügers Arch.*, 277, 150—165, 1963.
- Utsch G. R. A theoretical and experimental investigation of the relationships between metabolic rate, body size, and oxygen capacity, *Resp. Physiol.*, 18, 143—160, 1973.
- Utsch G. R. Gas exchange and metabolism in the sirenidæ (Amphibia: Caudata) — I. Oxygen consumption of submerged sirenids as a function of body size and respiratory surface area, *Comp. Biochem. Physiol.*, 47A, 485—498, 1974.
- Umminger B. L. Body size and whole blood sugar concentrations in mammals, *Comp. Biochem. Physiol.*, 50A, 455—458, 1975.
- Ursin E. A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration, and mortality. *J. Fish Res. Bd. Canada*, 24, 2355—2453, 1967.
- Vogel P. Energy consumption of European and African shrews, *Acta Theriol.*, 21, 195—206, 1976.
- Voit E. Die Messung und Berechnung der Oberfläche von Mensch und Tier. *Z. Biol.*, 90, 237—259, 1930.
- Wainwright S. A., Biggs W. D., Currey J. D., Gosline J. M. Mechanical Design in Organisms, London, Edward Arnold, 424 pp., 1976.
- Wangensteen O. D., Wilson D., Ranh H. Diffusion of gases across the shell of the hen's egg, *Resp. Physiol.*, 11, 16—30, 1971.
- Webb P. W. Hydrodynamics: noncombroid fish, in: *Fish Physiology*, Vol. VII (W. S. Hoar, D. J. Randall, eds.), pp. 189—237, New York, Academic Press, 1978.
- Weibel E. R. Morphometric estimation of pulmonary diffusion capacity. V. Comparative morphometry of alveolar lungs, *Resp. Physiol.*, 14, 26—43, 1972.
- Weibel E. R., Burri P. H., Claassen H. The gas exchange apparatus of the smallest mammal: *Suncus etruscus*, *Experientia*, 27, 724, 1971.
- Weibel E. R., Taylor C. R., Gehr P., Hoppeler H., Mathieu O., Maloij G. M. O. Design of the mammalian respiratory system. IX. Functional and structural limits for oxygen flow, *Resp. Physiol.*, 44, 151—164, 1981.
- Weis-Fogh T. Diffusion in insect wing muscle, the most active tissue known, *J. Exp. Biol.*, 41, 229—256, 1964.

- Weis-Fogh T. Energetics of hovering flight in hummingbirds and in *Drosophila*, J. Exp. Biol., 56, 79—104, 1972.
- Weis-Fogh T. Quick estimates of flight fitness in hovering animals including novel mechanisms for lift production, J. Exp. Biol., 59, 169—230, 1973.
- Weis-Fogh T. Dimensional analysis of hovering flight, in: Scale Effects in Animal Locomotion (T. J. Pedley, ed.), pp. 405—420, London, Academic Press, 1977.
- Wilkie D. R. The work output of animals: flight by birds and by man-power, Nature, 183, 1515—1516, 1959.
- Wohlschlag D. E. An antarctic fish with unusually low metabolism, Ecology, 44, 557—564, 1963.
- Wood S. C., Johansen K., Glass M. L., Maloiy G. M. O. Aerobic metabolism of the lizard *Varanus exanthematicus*: effects of activity, temperature and size, J. Comp. Physiol., 127, 331—336, 1978.
- Wyatt G. R. The biochemistry of sugars and polysaccharides in insects, in: Advances in Insect Physiology, vol. 4 (J. W. L. Beament, J. E. Treherne, V. B. Wigglesworth, eds), pp. 287—360, London, Academic Press, 1967.
- Young D. R., Mosher R., Erve P., Spector H. Energy metabolism and gas exchange during treadmill running in dogs, J. Appl. Physiol., 14, 834—838, 1959.
- Yousef M. K., Johnson H. D. Thyroid activity in desert rodents: a mechanism for lowered metabolic rate, Amer. J. Physiol., 229, 427—431, 1975.
- Zar J. H. Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data, BioScience, 18, 1118—1120, 1968.
- Zerbe G. O., Archer P. G., Banchemo N., Lechner A. J. On comparing regression lines with unequal slopes, Amer. J. Physiol., 242, R178—180, 1982.
- Zeuthen E. Body size and metabolic rate in the animal kingdom, Compt. Rend. Lab. Carlsberg, Ser. Chim., 17—165, 1947.
- Zeuthen E. Oxygen uptake as related to body size in organisms, Quart. Rev. Biol., 28, 1—12, 1953.

Предметный указатель

- Алгебраические правила 237
Аллометрические уравнения 29, 237
— — коэффициент пропорциональности 29, 237
— — показатель степени 29
— — правила использования 40
Альфа-период (α -период), интенсивность метаболизма у птиц 76—77
— теплопроводность 219
Амфибии, интенсивность метаболизма 80—81
— размер эритроцитов 129
- Бег в гору 192—194
— потребление кислорода у млекопитающих 184
— энергетическая цена 184—188
Безразмерные величины 27—28
Беспозвоночные, интенсивность метаболизма 82—83
Блоха, прыжок 194, 195, 196
Бражники, температура тела 224
— теплопроводность 224
— трепещущий полет 210
Baluchitherium 12—14
Brachiosaurus 11
Brontosaurus 11
- Вентиляция, скорость, аллометрическое уравнение 112, 115
— у млекопитающих 175
Вирусы 10
Водные животные, скелет 55—57
Воробьиные птицы, энергетический метаболизм 74—77, 97
Время выносливости 163—164
— метаболическое 159
— физиологическое 157
- Галаго, прыжки 196—197
Гематокрит 24, 155
Гемоглобин, концентрация в крови 126—127, 136
— сродство к кислороду 130—136
Геометрическое подобие 19—22, 57
Гидростатический скелет 49
Голец, интенсивность метаболизма 81
- Давление полунасыщения (P_{50}) 132
Деревья, законы подобия 58
Динозавры, размеры мозга 34
— теплокровность 222—223
Диффузионная способность жабр 120
— — легких 117—119
Длина шага 191
Дыхательная система, упругие свойства 112—113
— — у рыб 120—125
— — — холоднокровных позвоночных 119
Дыхательный объем аллометрическое уравнение 112, 115
Diplodocus 11
- Ехидна, терморегуляция 86
Encarsia 213
- Жабры, диффузионная способность 120
— площадь поверхности и размеры тела 122—125
Жизненная емкость легких, аллометрическое уравнение 112
Жук-щелкун, прыжок 195

- Землеройки, время оборота крови 154
 — потребление кислорода 141
 — частота сокращений сердца 140
 Змеи, интенсивность метаболизма 78—79
- Изометричность, определение 19—20
 Индуктивное сопротивление 208
- Киты, масса скелета 55
 Кожа, интенсивность метаболизма 100
 Колибри, летательные мышцы 179
 — размеры сердца 144
 — частота сердечных сокращений 144
 Кости, пределы прочности 14, 51
 — прочность 57—59
 — — у *Baluchitherium* 13—14
 Коэффициент Ми (k) 89—91
 — значения для позвоночных 90
 — сопротивления трения 200
 Кривая кислородной диссоциации у млекопитающих 130—131
 — «от мыши до слона» 65
 Кровь, время оборота 152—154
 — вязкость 127, 155
 — давление 148—149
 — концентрация глюкозы у млекопитающих 136
 — объем у млекопитающих 128, 136
 Крыло птиц, длина 206
 Кузнечики, прыжки 196
- Лама, сродство крови к кислороду 131
 Легкие, диффузионная способность 117—119
 — интенсивность метаболизма 100, 101
 — объем у млекопитающих 109, 110
 — — — птиц 115
 Летучие мыши, максимальная интенсивность метаболизма 173
 — — потребление кислорода 175
 — — размеры сердца 176
 — — характеристики дыхания 175
 — — экстракция кислорода 175
 Логарифмические функции 25
 Лосось, скорость плавания 201—202
 — — потребления кислорода 201—202
 — — цена плавания 203
 Луговая собачка, сродство крови к кислороду 132
- Масштабное копирование 15
 Метаболизм, влияние гравитации 95—96
 — интенсивность у амфибий 80—81
 — — — беспозвоночных 82—83
 — — — змей 78—79
 — — — млекопитающих 65—74, 98, 166—175
 — — — птиц 74—77, 97, 98
 — — — рептилий 77—80, 98
 — — — рыб 81
 — — — ящериц 77
 — основной 64
 — покоя 64
 — удельная интенсивность 70—72
 Метаболический диапазон 167—178, 203
 — — у гольца 176
 — — — лосося 203
 — — — *Pseudemys* 177
 Метаболическое время 159
 Мертвый объем трахеи 110—111
 Минутный объем 153
 Митохондрии, плотность в печени 107
 Млекопитающие, вязкость крови 127, 155
 — интенсивность метаболизма 65—74, 97
 — концентрация гемоглобина в крови 126
 — максимальная скорость потребления кислорода 169—174
 — масса скелета 52, 53
 — метаболический диапазон 171—172

- объем крови 128
- — легких 109, 110, 115
- плацентарные, внутренняя температура 216
- показатель степени при массе 66—74
- продолжительность жизни 160
- размеры сердца 138
- — эритроцитов 128, 129
- респираторные переменные 112, 115
- сердечный выброс 139, 153
- теплопроводность 218
- ударный объем 139
- характеристики дыхания 175
- частота дыхания 158, 160
- — сокращений сердца 139, 157
- экстракция кислорода 175
- энергетическая цена бега 187
- Модель упругого подобия Мак-Магона** 58—59, 92—95
- Мозг, интенсивность метаболизма** 100, 101
- размеры и продолжительность жизни 162—163
- — у динозавров 34
- — — позвоночных 35
- — — приматов 36
- Мышечные филаменты, длина** 180
- Мышцы грудные у птиц** 206
- интенсивность метаболизма 100, 101
- мощность 179—180
- масса у птиц 179
- Муравьи, энергетическая цена бега** 187, 188
- Mycoplasma* 9, 10
- Насекомые, дыхательная система** 18
- концентрация сахара в крови 136
- нижние пределы размеров 226
- температура тела во время полета 223—224
- Нижняя критическая температура** 217
- Ныряющие млекопитающие, объем крови** 128
- Однопроходные, внутренняя температура** 216
- интенсивность метаболизма 98
- Органы брюшной полости, интенсивность метаболизма** 100
- Остаточный показатель степени при массе (ОПСМ)** 112, 113, 114, 149
- Отклонения** 32—33
- Отношение подобия** 19
- Пауки, масса скелета** 61
- частота сокращений сердца 147
- Переменные, не зависящие от масштаба** 154—156, 228—230
- Печень, плотность митохондрий** 107
- Пища как фактор, ограничивающий размеры** 14
- Плавание рыб, потребление кислорода** 204
- Плотность капилляров в мышцах** 135
- Площадь поверхности тела, коэффициент Ми** 89—91
- — — способы измерения 89
- Поглощение кислорода, аллометрические уравнения** 112, 114, 115
- Подобие геометрическое** 19—22, 57
- статическое 57
- упругое 57, 92—95
- Позвоночные, нижние границы размеров** 223—227
- Полет, максимальные размеры животных** 174, 208—211
- метаболическая мощность 208
- механизм хлопка 213
- человека с помощью мышечной силы 209
- энергетическая цена 213—214
- Правило Бергмана** 87
- поверхности 86—91
- Пределы размеров животных** 10, 223—227
- Приматы, размеры мозга** 36

- Продолжительность жизни и размеры мозга 162—163
 — — у млекопитающих 160
 — — — птиц 161
 Прыжки 194—197
 Птерозавры, размах крыльев 36—37
 Птицы, внутренняя температура тела 216
 — давление полунасыщения 134
 — легкие 114—116
 — масса скелета 54
 — метаболический диапазон 172
 — неворобьиные, энергетический метаболизм 74—77, 97
 — объем трахеи 115
 — потребление кислорода 172, 175
 — продолжительность жизни 161
 — размеры сердца 142
 — — яиц 43. *См. также* Яйца
 — — эритроцитов 129
 — респираторные переменные 115
 — сердечный выброс 142
 — скорость полета 206—207
 — строение 206
 — теплопроводность 218
 — характеристики дыхания 175
 — частота дыхания 158
 — — сердечных сокращений 142
 — экстракция кислорода 175
 — энергетический метаболизм 74—77, 96—98
Pteranodon 36, 37
Pteropus, характеристики дыхания 175
- Размеры клеток 99
 — организмов, диапазон 10
 — тела, нижние пределы 9—14, 223—227
 Резилин 197
 Рептилии, интенсивность метаболизма 77—80, 98
 — размеры эритроцитов 129
 — энергетическая цена бега 187
 Респираторные переменные у млекопитающих 112, 115
- Ро(р)-период, интенсивность метаболизма у птиц 76—77
 — теплопроводность 219
 Рыбы, интенсивность метаболизма 81, 121
 — масса скелета 56
 — размеры сердца 146
 — — эритроцитов 129
 — скорость плавания 38, 39, 201—202
- Селезеночный фактор старения 163
 Сердце, интенсивность метаболизма 100, 101
 — работа 148—150
 — размеры у колибри 144
 — — — летучих мышей 176
 — — — млекопитающих 138
 — — — птиц 142—144
 — — — рыб 146
 — частота сокращений у млекопитающих 139, 157
 — — — — пауков 147
 — — — — птиц 142
 — — — — сумчатых 145
 Сигнал аллометрический 30—31
 — — вторичный 31
 Символы размерности 25—27, 238
 Симморфоз 117—119
 Скелет водных животных 55—57
 — гидростатический 49
 — масса у млекопитающих 52, 53
 — — — птиц 54
 — — — рыб 56
 — масштабное преобразование 49—63
 — пауков 60
 Скомброидное движение 204
 Скорлупа яйца как наружный скелет 61—63
 — — прочность 62
 Скорость обмена глюкозы 160
 — передвижения и размеры тела 191
 Слон, время оборота крови 154
 Соппротивление давления 199, 200
 — трения 199, 200

- Статистическая значимость 29
Статическое подобие 57
Стратификация 118
Суммарное тканевое дыхание 104—106
— — — у крысы 104, 105
— — — — мыши 105, 106
— — — — собаки 105, 106
Сумматые, внутренняя температура 216
— давление полунасыщения 133
— интенсивность метаболизма 72—74
— частота сердечных сокращений 145
Siren, интенсивность метаболизма 80
Температура тела 84—86, 213
— — внутренняя 215
Теплопроводность 216—219
— во время α -периода 219
— — — ρ -периода 219
— у бражников 224
— — млекопитающих 218
— — птиц 218
Тканевое дыхание суммарное 104—106
Тканевой метаболизм 99—104
Трепещущий полет 210—211
Турбулентность в сосудах 150
Угреобразное движение 204
Упругая энергия, запасание 197
Упругое подобие 57, 92—95
Уравнение Пуазейля, размерность 26—27
Утконос, терморегуляция 86
Физиологическое время 157, 159
Форель, метаболический диапазон 177—178
Частота дыхания у млекопитающих 158, 160
— шагов 191
Человек, прыжки 195
Число Рейнольдса 28, 200
— — для крови 151
— — — полета 211
Экзоскелет (наружный скелет) 49, 60—61
Экстраполяция 32—33
Эпиорнис, масса яйца 41
Эритроциты, размеры у позвоночных 128—129, 136
Эффект Бора 134
Эффективность дыхания 113
Яйца 41—48
— время инкубации 44, 45
— дыхание 41, 42
— масса 41
— механическая прочность 42, 62
— поры в скорлупе 45—47
— потери воды 47—48
— скорость прохождения газов через поры 47
Ящерицы, интенсивность метаболизма 77

Оглавление

Предисловие редактора перевода	5
Предисловие	8
1. Размеры живых существ	9
Самый маленький и самый большой	10
Гигантские динозавры: были ли они полуводными?	11
Самые крупные наземные млекопитающие	12
2. Проблемы размеров и масштаба	15
Определение понятия «масштабное копирование»	15
Ограничение можно обойти, используя новую конструкцию	17
Подобие	19
Аллометрическое изменение масштаба (scaling)	22
Размерности	25
Безразмерные величины	27
3. Использование аллометрии	29
Биологическое значение и статистическая значимость	29
Аллометрический сигнал	40
Вторичные сигналы	31
Отклонения и экстраполяция	32
Использование аллометрических уравнений	33
Были ли динозавры «глупыми»?	34
Влияние изменения размеров тела у рыб	38
4. Как измерить яйца?	41
Яйца птиц	41
Условия, которые должны выполняться	42
Размеры яйца и размеры птицы	43
Время инкубации	44
Поры в скорлупе	45
Петеро воды из яйца	47
5. Прочность костей и скелета	49
Зачем нужен скелет	49
Масштабные преобразования скелета млекопитающих	49
Как обстоит дело с реальными животными	51
Насколько легки кости птиц?	54
Легче ли скелет у водных млекопитающих?	55
Прочность костей	57
Наружный скелет: не так все просто	60
Эта непрочная яичная скорлупа	61

6. Интенсивность метаболизма и размеры тела	64
Интенсивность метаболизма у млекопитающих	65
Действительно ли «истинный» наклон составляет 0,75?	68
Удельная интенсивность метаболизма	70
Сумчатые млекопитающие	72
Птицы	74
Рептилии	77
Амфибии и рыбы	80
Беспозвоночные	82
7. Теплокровные позвоночные	84
В чем смысл уравнений регрессии метаболизма?	84
Температура тела	84
Правило поверхности	86
Изометрические или нет?	91
Модель Мак-Магона	92
Действие гравитации в качестве объяснения?	95
Метаболические сходства	96
8. Размеры органов и тканевой метаболизм	99
Тканевой метаболизм и размеры клеток	99
Суммарное тканевое дыхание	104
Метаболическое оснащение тканей	106
9. Как легкие поставляют организму достаточно кислорода	109
Легкие млекопитающих	109
Легкие птиц	114
Удивительно простая концепция симморфоза	117
Холоднокровные позвоночные	119
Жабры рыб	120
10. Кровь и перенос газов	126
Концентрация гемоглобина	126
Объем крови	128
Размеры эритроцитов	128
Поглощение кислорода и его перенос	130
Снабжение топливом	135
Выводы	
11. Сердце и кровообращение	138
Сердце млекопитающих	138
Сердце птиц	142
Сумчатые	145
Холоднокровные позвоночные	146
Беспозвоночные	147
Работа сердца	148
Турбулентность в сосудах	150
Время оборота крови	152
Переменные, не зависящие от масштаба	154
12. Значение времени	157
Время и частота: как часто бьется сердце?	157
Интенсивность метаболизма и метаболическое время	159

Жизнь: как долго, как быстро?	160
Долгая жизнь и большой мозг	162
Реальное время	163
Холодный взгляд на время	164
13. Активность животного и метаболический диапазон	166
Максимальная активность	166
Важный принцип	167
Метаболический диапазон	167
Тейлор и Вейбель	169
Птицы и летучие мыши	172
Снабжение кислородом в полете: сердце и легкие	174
Метаболический диапазон: холоднокровные животные	176
Масса мышцы и мощность мышцы	179
14. Перемещение по земле: бег и прыжки	182
Бег по земле	182
Энергетическая цена бега	184
Как быстро бегают животные	188
Бег в гору и перенос грузов	192
Масштабы и прыжки	194
Запасание упругой энергией	197
15. Плавание и полет	199
Рыбы	199
Плывущий лосось	201
Летающие животные	205
Птицы	205
Строение птиц	206
Скорость полета	206
Соппротивление и цена полета	208
Максимальные размеры птицы, способной летать	208
Существует ли нижний предел размеров?	211
Цена транспорта	213
16. Температура тела и терморегуляция	215
Влияние размеров на теплопотери	215
Роль шерстного покрова	220
Теплопроводность и устойчивость к холоду	221
Теплокровные динозавры?	222
Самые мелкие птицы и млекопитающие	223
17. Некоторые важные концепции	228
Не связанные с масштабом и не зависящие от масштаба переменные	228
Оптимальная конструкция	230
Ограничения и прерывистость конструкции	231
Экологические приложения	233

Оглавление	259
Приложения	235
А. Используемые обозначения	235
Б. Аллометрическое уравнение	235
В. Пересчет уравнений в соответствии с единицами, используемыми для массы тела	237
Г. Алгебраические правила для действий с выражениями, содержащими степени и корни	237
Д. Формулы размерностей некоторых часто употребляемых физических величин в системе MLT	238
Литература	239
Предметный указатель	251

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129820, Москва, И-110, ГСП,
1-й Рижский пер., д. 2, издательство «Мир».

Монография

Кнут Шмидт-Ниельсен

РАЗМЕРЫ ЖИВОТНЫХ:
ПОЧЕМУ ОНИ ТАК ВАЖНЫ?

Научный редактор М. Б. Николаева. Младший редактор Н. Ю. Плавинская.
Художник Ю. И. Артюхов. Художественный редактор А. Я. Мусин.
Технический редактор О. Г. Лапко. Корректор Н. А. Гиря.

ИБ 6017

Сдано в набор 13.06.86. Подписано к печати 09.12.86. Формат 60×90^{1/16}. Бумага типографская № 1. Печать высокая. Гарнитура латинская. Объем 8,25 бум. л. Усл. печ. л. 16,50: Усл. кр.-отт. 16,50. Уч.-изд. л. 16,25. Изд. № 4/4683. Тираж 25 000 экз. Зак. 385. Цена 1 р. 50 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР». 129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2.

Московская типография № 11 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 113105, Москва, Нагатинская ул., д. 1.

В издательстве «Мир»
в 1988 году выйдут в свет:

Хочачка П., Сомеро Дж.
БИОХИМИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ
Пер. с англ., М., 1988, 37 л., 4 р. 70 к.

В книге американских авторов собран и обобщен большой фактический материал, раскрывающий биохимические механизмы адаптации к различным (в том числе экстремальным) условиям существования.

Авторы уже известны советскому читателю по ранее вышедшей книге «Стратегия биохимической адаптации» (М.: Мир, 1977 г.).

Содержание: Теоретические положения (функции и основные пути биохимической адаптации). Адаптация к физической нагрузке и кислородной недостаточности. Адаптация к нырянию у рыб, черепах и млекопитающих. Переключение метаболизма при ангидробиозе и спячке. Адаптивные особенности метаболизма при эмбриональном развитии: адаптация к беременности, родам и кормлению. Дыхательные пигменты (сопоставление гемоглобинов, гемоцианина и гемоэритрина). Регуляция осмотического давления у организмов. Температурная адаптация. Адаптация к высокому давлению.

Предназначается для биохимиков и физиологов, а также специалистов-медиков, занимающихся спортивной медициной и изучением стрессовых воздействий на организм.

Кемп П., Армс К.
ВВЕДЕНИЕ В БИОЛОГИЮ

Пер. с англ., М., 1988, 50 л., 4 р. 10 к.

Великолепно иллюстрированный учебник общей биологии, написанный в живой увлекательной форме.

В книге рассматриваются основы учения об эволюции; понятия об экосистемах и популяциях; основные этапы эволюции человека; способы размножения и эволюция; жизнь клетки, ее строение и функции; происхождение жизни; генетическая информация (структура генома, синтез белка, законы наследственности, экспрессия генов); растения (морфология, анатомия и некоторые аспекты физиологии высших растений); животные (размножение и развитие, пищеварение, кровообращение, дыхание, экскреция, система иммунитета, центральная нервная система, органы чувств, проблемы поведения).

Предназначается для студентов-биологов и медиков младших курсов, преподавателей биологии в школах, школьников старших классов.

Мак-Фарленд Д.
ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ
ПСИХОЛОГИЯ, ЭТОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

Пер. с англ., М., 1988, 45 л., 3 р. 45 к.

Книга английского автора — современное, увлекательно написанное руководство по поведению животных. Отличие данной книги от других подобных изданий — в сбалансированном освещении различных аспектов поведения: зоологического, физиологического и психологического.

Содержание: Эволюция поведения (генетика; естественный отбор; эволюция и социальное поведение). Механизмы поведения (физиология и экология органов чувств; координация и ориентирование; поддержание гомеостаза; физиология и поведение в изменчивых условиях среды; научение). Сложные формы поведения (инстинкт; механизмы принятия решений; проявления рассудочной деятельности).

Предназначается для этологов, психологов, физиологов, зоологов, студентов-биологов и всех, кто интересуется проблемами высшей нервной деятельности.

