ЭКОЛОГИЯ, 2004, № 1, с. 13–20

УДК 576.75: 575–181

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МАКСИМАЛЬНЫЙ И МИНИМАЛЬНЫЙ ПРЕДЕЛЫ УДЕЛЬНОЙ МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ МОЩНОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

© 2004 г. А. М. Макарьева*, В. Г. Горшков*, Б.-Л. Ли, К. С. Лосев*****

**Петербургский институт ядерной физики им. Б.П. Константинова РАН*
188300 г. Гатчина, Ленинградская обл.
***Риверсайд, Калифорнийский университет, Отделение ботаники*
CA 92521-0124, США
****Всероссийский институт научной и технической информации*
125315 Москва, А-315, ул. Усиевича, 20

Поступила в редакцию 21.10.2002 г.

Показано, что наблюдаемые характеристики биоэнергетики растений (независимость продуктивности от размеров растения, пропорциональность роста диаметра древесных растений массе растения и др.) и животных не связаны предполагаемой универсальной линейной зависимостью между метаболической мощностью организма и массой тела в степени 3/4. Эта зависимость не выполняется для растений и эндотермных животных. Наблюдаемые характеристики биоэнергетики данных организмов объясняются простыми биологическими и физическими закономерностями, в частности существованием минимального и максимального пределов удельной метаболической мощности живой материи.

Ключевые слова: метаболическая мощность, размер тела, индекс листовой поверхности, температура, аллометрия, млекопитающие.

1. ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время вновь появился большой интерес к проблеме изменения метаболической мощности организмов B в зависимости от массы тела M, которое традиционно описывается в виде аллометрической связи: $B = B_0M^{\alpha}$. Во многих работах делаются попытки теоретически обосновать значение $\alpha = 3/4$, в течение многих лет считавшееся верным для большинства организмов (Hemmingsen, 1960; Kleiber, 1961). Одно из объяснений $\alpha = 3/4$ основывается на предположении о нетрадиционном скейлинге поверхности (фрактальности), через которую организм обменивается энергией с окружающей средой (West et al., 1997).

Однако недавние обширные исследования (Dodds et al., 2001) показывают, что птицы и млекопитающие (всего около 800 видов), очевидно, не подчиняются "закону 3/4". Степенной показатель зависимости метаболической мощности этих организмов от массы тела близок к $\alpha = 2/3$ в соответствии с традиционным соотношением поверхность/объем. Данные по другим организмам, в частности одноклеточным и рыбам, остаются противоречивыми (см., например, Brett, Groves, 1979; Владимирова, Зотин, 1985; Prothero, 1986). Поэтому при обосновании "закона 3/4" стали рассматриваться в основном данные для растений, для которых делаются предсказания: 1) о независимости продуктивности от размера растений; 2) о росте диаметра древесных растений, пропорциональном массе растения в степени 3/8; 3) о росте полного метаболизма растения, пропорциональном массе растения в степени 3/4, и др. (Enquist et al., 1998, 1999; West et al., 1999; Enquist, Niklas, 2001, 2002).

В этой работе мы развиваем и обобщаем положения, высказанные в работе А. М. Макарьевой с соавт. (Makarieva et al., 2003), и показываем, что большинство таких предсказаний не связаны с наличием или отсутствием "закона 3/4" у растений. Они объясняются простыми биологическими и физическими закономерностями, характеризующими организацию растений и животных, в частности существованием предельных минимального и максимального значений удельной метаболической мощности живой материи. Используя эти закономерности, мы делаем предсказание об экспоненциальной зависимости между индексом листовой поверхности и значением высоты над уровнем моря, на которой расположена экосистема. На основе тех же простых закономерностей мы объясняем наблюдаемую зависимость $\alpha = 2/3$ для классов млекопитающих и птиц, отклонения от общей зависимости $\alpha = 2/3$, наблюдаемые для крупных и мелких млекопитающих, а также отсутствие подобных отклонений у птиц.

2. МИНИМАЛЬНЫЙ И МАКСИМАЛЬНЫЙ ПРЕДЕЛЫ УДЕЛЬНОЙ МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ МОЩНОСТИ

Все организмы потребляют энергию из окружающей среды через какую-то часть поверхности своего тела, а расходуют эту энергию во всем объеме тела V. Мощность расхода энергии организмом, т.е. мощность метаболизма (или обмена веществ), будем ниже называть метаболизмом. Если принять, что поток энергии f через единицу поверхности S постоянен, то удельный метаболизм (т.е. метаболизм на единицу объема или массы) будет равен $b = fS/V \propto l^{\sigma - \upsilon} \equiv l^{\mu}$, где l – характерный линейный размер тела, $\mu \equiv \sigma - \upsilon$, σ и υ – степенные показатели зависимости площади поверхности тела S и объема V от линейного размера l. В случае геометрического подобия $\sigma = 2$, $\upsilon = 3$ и $b \propto l^{-1}$, $\mu = -1$, что соответствует $\alpha = 2/3$ для зависимости полного метаболизма тела B от массы или объема тела, $B \equiv bV \propto l^{-1}l^3 \propto V^{2/3}$.

Таким образом, с увеличением размера тела метаболизм b на единицу массы или объема падает. Естественно предположить, что существует минимальное значение удельного метаболизма b_{min}, характеризующее минимальное количество энергии, необходимое для поддержания биохимических процессов, составляющих сущность жизни. Это значение определяет минимальный поток энергии, необходимый для поддержания высокоупорядоченной организации живой материи и предотвращения ее спонтанного распада.

При заданном значении потока энергии через единицу поверхности тела f минимальное значение b_{min} определяет максимальный размер, которого может достичь организм. Установлено (Горшков, 1981), что для различных таксономических групп организмов, характеризующихся разными значениями f, значения b_{min} совпадают. Это является естественным проявлением универсальной биохимической организации жизни.

Аналогично должен существовать максимальный уровень потребления энергии на единицу массы живого вещества b_{max}, определяющий минимальный размер организма в заданной таксономической группе. Прямые измерения показывают, что биохимический предел b_{maxBCH} также является универсальным для самых разных организмов. Так, расход энергии на единицу живой массы при максимальных зафиксированных скоростях деления бактерий (Горшков, 1981), расход энергии на единицу мышцы при максимальных прыжках насекомых (Katz, Gosline 1993) и млекопитающих (Alexander, 1975) характеризуются одним и тем же порядком величины. Очевидно, что максимальный метаболизм существования b_{max} должен быть меньше b_{maxBCH}, который достигается только в отдельных тканях при особых условиях.

3. ЭНЕРГЕТИКА ЭНДОТЕРМНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Проанализируем, какие выводы относительно зависимости полного метаболизма B от массы тела M у эндотермных животных можно сделать, основываясь на существовании максимального и минимального порогов метаболизма на единицу массы тела – b_{max} и b_{min}.

Эндотермные организмы (млекопитающие, птицы) поддерживают постоянную температуру тела, примерно одинаковую для всех видов. Поэтому они могут быть в среднем охарактеризованы одинаковым потоком энергии через единицу поверхности: $f_{энд}$ = const. Таким образом, имеем $B = f_{энд}S \propto V^{2/3} \propto M^{2/3}$, где S – площадь поверхности тела, V – объем.

В самом обширном на сегодняшний день исследовании зависимости $B \propto M^{\alpha}$ у млекопитающих (391 вид) (Heusner, 1991) было показано, что в среднем для всего класса $\alpha = 0.678 \approx 2/3$. Было также показано, что показатель α возрастает для самых крупных млекопитающих. П. Доддс с соавт. (Dodds et al., 2001) проанализировали данные А. Хеузнера (Heusner, 1991) и нашли, что показатель α существенно превышает среднее значение $\alpha = 0.68$ также и для самых мелких млекопитающих, с массой, не превышающей 32 г, $\alpha = 0.79$ (81 вид).

В случае геометрического подобия, т.е. когда $S \propto l^2$, $V \propto l^3$ и $\alpha = 2/3$ (l – характерный линейный размер тела), удельный метаболизм b уменьшается обратно пропорционально l. Это очевидно из условия сохранения теплового баланса. С увеличением размера тела значение b приближается к минимальному значению b_{min}, соответствующему определенному максимальному размеру тела l_1. При достижении максимального размера дальнейшее уменьшение b становится невозможным.

Построение организмов с размерами, большими l_1, при сохранении $\alpha = 2/3$ невозможно из-за опасности перегрева организма. Действительно, выделяемое организмом количество энергии становится равным $b_{min}V$, т.е. пропорционально l^3, в то время как теплоотдача возрастает лишь как $f_{энд}S$, т.е. пропорционально l^2. Поэтому существование крупных млекопитающих возможно лишь при изменении соотношения поверхность/объем. В предельном случае, при $b = b_{min}$ = const для $l > l_1$, крупные млекопитающие должны иметь максимально возможную эффективную поверхность, растущую пропорционально объему: $S \propto V$ (Dodds et al., 2001), соответствующий $\alpha_{max} = 1$ и $\mu_{max} = \alpha_{max} \times 3 - 3 = 0$. Это наблюдается, в частности, для китообразных (Kasting et al., 2001).

В реальности происходит более плавное изменение соотношения поверхность/объем S/V. При приближении l к l_1 падение удельного метаболизма b с размером замедляется, а соотношение S/V в единицах l начинает расти, что соответствует росту значений α в интервале $2/3 < \alpha < 1$. Это соответствует появлению частей тела, характеризующихся малым объемом и большой поверхностью (например, уши слона, шея жирафа, гигантский спинной плавник косатки и т.п.). Таким образом, соотношение поверхность/объем, т.е. геометрия поверхности тела, должна существенно различаться между крупными и средними млекопитающими. Такое различие наблюдается в действительности (см., например, Economos, 1982).

Как обсуждалось выше, соотношение $B \propto M^{\alpha}$ соответствует $b \propto l^{\mu}$, $\mu = 3\alpha - 3$, где l – характерный линейный размер тела животного. В двойных логарифмических координатах эта зависимость представляется как $\log_{10}b = c + \mu\log_{10}l$. Таким образом, увеличение величины $\alpha = (\mu + 3)/3$ до единицы при больших и малых l соответствует уменьшению до нуля наклона кривой $\log_{10}b$ на этих промежутках (см. рис. 1).

На рис. 1 изображено изменение удельного основного (базального, Brody, 1945) метаболизма b в зависимости от линейного размера тела организма l. Интервал изменений размера тела разбит на две области, соответствующие массам тела меньшим и большим 20 кг. Размер тела 20 кг был определен А. Экономосом (Economos, 1982) как критический размер, при превышении которого у млекопитающих начинается увеличение отношения площади поверхности тела к объему тела, обсуждавшееся выше. Для построения рис. 1 мы использовали данные, рассмотренные в работе А.М. Макарьевой с соавт. (Makarieva et al., 2003) и расширенные за счет добавления нескольких значений из других источников для увеличения статистики для крупных млекопитающих.

Для млекопитающих с массой тела менее 20 кг линейная регрессия $y \equiv \log_{10}b$ на $x \equiv \log_{10}l$ дала следующие результаты: $y_1(x) = -1.58 - 1.01\,x$, $r^2 = 0.77$, $P < 10^{-5}$, что соответствует степенному

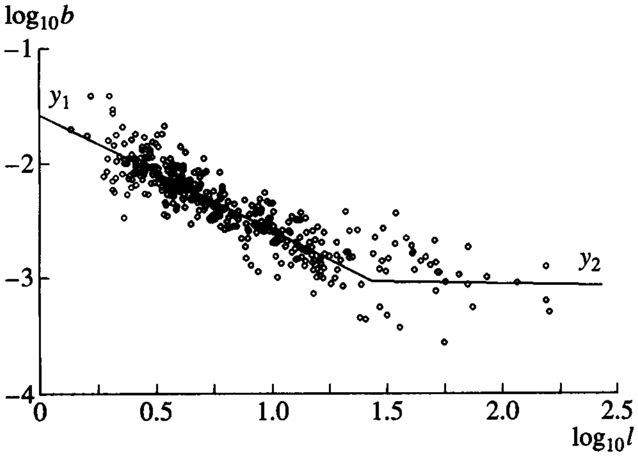

Рис. 1. Зависимость удельного основного метаболизма b (Вт г$^{-1}$) от линейного размера тела, определенного здесь пропорциональным 1/3 степени от массы тела m (г), $\log_{10}l \equiv 1/3\log_{10}m$. Большая часть данных взята из работы А.М. Макарьевой с соавт. (Makarieva et al., 2003) с добавлением нескольких значений для крупных млекопитающих ($m \geq 20$ кг) из других работ (Kasting et al., 1989; Lovegrove, 2000; Hurley, Costa, 2001). Параметры линейных аппроксимаций y_1 и y_2 приведены в тексте. Отметим, что добавление новых данных привело к улучшению корреляции в регрессии y_2 по сравнению с той, которая приведена в работе А.М. Макарьевой с соавт. (Makarieva et al., 2003).

показателю $\mu_1 = -1.01$ в зависимости $b \propto l^{\mu}$ и степенному показателю $\alpha_1 = (\mu_1 + 3)/3 = 0.67 \approx 2/3$ – в зависимости $B \propto M^{\alpha}$. Естественно предположить, что кривая $b(l)$ является непрерывной в классе млекопитающих. Согласно этому предположению, аппроксимацию логарифмической зависимости $y \equiv \log_{10}b$ от $x \equiv \log_{10}l$ мы искали в виде прямой $y_2(x) = y_1(1.43) + \mu_2(x - 1.43)$ с единственным параметром μ_2. Здесь значение $x = = 1.43$ соответствует массе 20 кг. Такая аппроксимация дала $\mu_2 = 0.04 \pm 0.02$ для крупных животных, что соответствует $\alpha_2 = 1.01$ и находится в согласии с теоретически предсказываемыми значениями $\alpha_{max} = 1$ и $\mu_{max} = 0$, обсуждавшимися выше.

Максимальные размеры птиц более чем на порядок меньше максимальных размеров млекопитающих. Это связано с ограничениями, накладываемыми энергетикой полета (Горшков, 1983). Иными словами, птицы в среднем не достигают области критических размеров. Поэтому для птиц не наблюдается выполаживания логарифмической кривой $y(x)$ ($y \equiv \log_{10}b$, $x \equiv \log_{10}l$) с увеличением размера, подобно наблюдаемому у млекопитающих (см. рис. 1). Для 398 видов птиц $\alpha = 0.66 \approx 2/3$ (Dodds et al., 2001). Это служит дополнительным аргументом в пользу существования универсального метаболического предела b_{min}.

4. ЭНДОТЕРМНЫЕ ОРГАНИЗМЫ С МАЛЫМИ РАЗМЕРАМИ ТЕЛА

С уменьшением размера тела метаболизм на единицу объема возрастает, приближаясь к максимально возможному b_{max}. В предельном случае, при достижении минимального размера l_2, соответствующего b_{max}, дальнейшее увеличение b становится невозможным. Построение организмов с размерами, меньшими l_2, при сохранении $\alpha = 2/3$ невозможно из-за опасности переохлаждения. Иными словами, скорость теплоотдачи уменьшается медленнее (пропорционально l^2), чем количество энергии, выделяемое организмом (пропорциональное l^3). Поэтому построение самых мелких млекопитающих также возможно лишь при изменении соотношения поверхность/объем. Мелкие млекопитающие должны минимизировать теплоотдачу, т.е. соотношение поверхность/объем. Это достигается посредством сфероподобной геометрии тела, при которой отсутствуют части тела с большим отношением поверхность/объем. Такое изменение геометрии тела также соответствует увеличению α по сравнению со значением 2/3 для неизменной геометрии. Иными словами, с уменьшением размера тела по отношению к среднему размеру тела млекопитающих площадь поверхности уменьшается быстрее, чем l^2. Это объясняет высокое значение $\alpha = 0.79 > 2/3$, наблюдаемое у мелких млекопитающих (81 вид) с массами, не превышающими 32 г (Dodds et al., 2001).

5. МИНИМАЛЬНЫЙ УДЕЛЬНЫЙ МЕТАБОЛИЗМ РАСТЕНИЙ

Энергетической основой существования растений является солнечная энергия, поток которой на единицу поверхности определяется широтой местности и альбедо (т.е. отражательной способностью) земной поверхности. При заданном коэффициенте усвоения энергии η, определяемом биохимическими свойствами живой материи и температурой, поток энергии $f_{раст}$, усваиваемый растением на единице площади, постоянен. Иными словами, растения, так же как и эндотермные животные, хотя и по другой причине, могут быть охарактеризованы постоянным потоком энергии через единицу площади. Именно поэтому первичная продуктивность растений на единицу площади, которая пропорциональна потребляемой энергии, не зависит от размера растения (Горшков, 1995). Для объяснения этого факта не требуется никаких предположений о фрактальной организации транспорта веществ внутри растений, вопреки утверждаемому в работе B.J. Enquist et al. (1998).

Для характеристики метаболизма растений введем эффективный линейный размер l_{eff}, равный толщине слоя, который получится, если всю метаболически активную массу растения распределить равномерно плотно по площади, занимаемой всем растением. Поскольку большая часть массы древесных растений является метаболически неактивной, характерные величины размера l_{eff} для деревьев не превышают 2 мм (Горшков, 1995). При увеличении метаболически активной массы растений на единицу площади, т.е. с ростом l_{eff}, метаболизм единицы объема $b_{раст}$ растений падает обратно пропорционально l_{eff}, так как поток энергии на единицу площади $f_{раст}$ остается постоянным при прочих равных условиях. При достижении минимального значения $b_{min} = f_{раст}/l_{eff\,max}$ дальнейшее увеличение толщины вертикального слоя метаболически активной биомассы становится невозможным. Дальнейшее увеличение метаболически активной массы индивидуального растения возможно только за счет его роста в горизонтальном направлении, т.е. в ширину, а не в высоту.

Метаболически активные части (листва, камбий, поверхность корней) охватывают всю поверхность растения. Поэтому высота H растительного покрова и эффективная толщина метаболически активных частей l_{eff} жестко скоррелированы друг с другом. Например, в лесах $H = kl_{eff}$, где $k \sim 10^3$–10^4 (Горшков, 1995). Универсальность значения b_{min} для различных растений приводит к тому, что характерная высота H растительного покрова уменьшается от экватора к полюсам (Лархер, 1978). Иными словами, мы имеем $H > l_{eff} = f_{раст}/b_{min} \propto f_{раст}$, где $f_{раст}$ определяется среднегодовым потоком радиации и средней температурой вегетационного периода, уменьшающимися от экватора к полюсам. На заданной территории значение b_{min} определяет вертикальный размер лесных экосистем.

Очевидно, что при условии фиксации максимального значения l_{eff} дальнейшее увеличение метаболически активной массы растения может происходить только в горизонтальном направлении, являясь, таким образом, эффективно двумерным. Иными словами, $m \propto l^2$, где l – характерный линейный размер растения в горизонтальном направлении, например диаметр ствола $l \equiv D$. Хорошей аппроксимацией метаболически активной массы является масса листьев m_{leaf}, для которой предсказываемая нами зависимость $m_{leaf} \propto D^2$ согласуется с имеющимися экспериментальными данными (Enquist, Niklas, 2002).

Однако двумерность роста метаболически активной массы может наблюдаться только для взрослых растений, достигших или почти достигших максимального размера l_{eff}. В согласии с этим предсказанием зависимость $m_{leaf} \propto D^2$, приводимая в работе B. Enquist, K. Niklas (2002), получена для взрослых деревьев, для которых диаметр мог быть измерен "на высоте груди". На начальных стадиях роста растения, т.е. при малых значениях l_{eff} и, соответственно, далеких от b_{min} значений метаболизма на единицу метаболически активной массы ($b > b_{min}$), не существует препятствия для трехмерного роста метаболически активной биомассы, что соответствует $m_{leaf} \propto D^3$. В соответствии с этим данные для молодых растений противоречат предсказанию подхода Г. Веста с соавт. (West et al., 1997), согласно которому зависимость $m_{leaf} \propto D^2$ должна быть справедлива в течение всего периода роста растений (Enquist, Niklas, 2002).

Для метаболически неактивной части растения (древесина ствола) ограничения на пространственную размерность роста отсутствуют, так как увеличение метаболически неактивной массы не связано непосредственно с изменениями удельного метаболизма b. Иными словами, метаболически неактивная масса растения может расти как двумерно, так и трехмерно. Это приводит к тому, что показатель степени в зависимости $D \propto M^{\varepsilon}$ где M – полная масса растения, D – диаметр, должен быть заключен в интервале $1/3 < \varepsilon < 1/2$, к которому принадлежит и значение 3/8, приводимое в работе G. West et al. (1997).

Вновь отметим, что при выводе зависимости $m_{leaf} \propto D^2$ использовано единственное предположение о существовании минимального предела метаболической мощности на единицу метаболически активной массы растения. Поэтому данная зависимость может реализовываться при любом соотношении $B \propto M^{\alpha}$, где B – полный метаболизм индивидуального растения, M – полная масса растения, и не следует из соотношения $\alpha = 3/4$, вопреки утверждаемому в работе Enquist, Niklas (2002). Причина этого в том, что, по определению, метаболически неактивная масса растения, составляющая большую часть биомассы древесных растений, не участвует напрямую в потреблении энергии растением, которое осуществляется только метаболически активными частями растения. Основные функции метаболически неактивных частей ствола и древесины – опора в поле тяжести и транспорт растворенных биогенов – могли бы выполняться и неорганическими сосудистыми конструкциями, подобно, например, искусственным заменителям костной ткани и искусственным кровеносным сосудам, применяющимся в современной хирургии. В этом смысле расчет метаболизма на полную массу растения является столь же мало осмысленным, как и расчет метаболизма млекопитающих на метаболически неактивные части тела (пух, перья, шерсть, когти и т.п.) или расчет метаболизма птиц на массу их гнезд.

Подобным же образом не является уникальным предсказанием "закона 3/4" утверждение, что скорость роста растения пропорциональна диаметру ствола и не зависит от плотности древесины (Enquist et al., 1999). При соотношении $m_{leaf} \propto D^2$ и $B \propto D^2$ этот результат получается сразу же из естественного предположения, что скорость роста R пропорциональна метаболизму растения: $R \propto B \propto D^2$.

6. ИЗМЕНЕНИЕ ИНДЕКСА ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ С ВЫСОТОЙ МЕСТНОСТИ

На основании информации о существовании минимального предела удельной метаболической мощности для растений можно также сделать предсказания об изменении индекса листовой поверхности с высотой местности. Безразмерная величина индекса листовой поверхности d выражает отношение суммарной площади листовых пластинок растительного покрова к площади почвы. Предполагая, что листья составляют основную часть метаболически активных тканей растения, можно приближенно положить $l_{eff} = dh$, где h – средняя толщина листа.

Поток поглощаемой растением энергии на единицу площади $f_{раст}$ может быть записан в виде $f_{раст} = \eta I$, где I – поток солнечной радиации на единицу земной поверхности, η – коэффициент усвоения солнечной энергии. В этом случае значение l_{eff}, задаваемое b_{min}, равно $l_{eff} = \eta I / b_{min}$, откуда для индекса листовой поверхности $d = l_{eff}/h$ получаем

$$d = \eta I / b_{min} h. \qquad (1)$$

Поглощение солнечной энергии растением сопряжено с переводом энергии безмассовых световых фотонов в энергию молекул органических соединений, синтезируемых из неорганических соединений. При этом происходит высокоорганизованный транспорт неорганических и органических молекул внутри растения, обусловливаемый сложной системой биохимических реакций внутри растения. Поэтому коэффициент усвоения солнечной энергии η должен экспоненциально зависеть от температуры окружающей среды T: $\eta \propto e^{E/k_B T}$, где E – средняя энергия активации для биохимических реакций растения, T – абсолютная температура, измеренная в градусах Кельвина, k_B – постоянная Больцмана. Для относительно небольших изменений температуры: $T = T_0 + t$, $t \ll T_0$

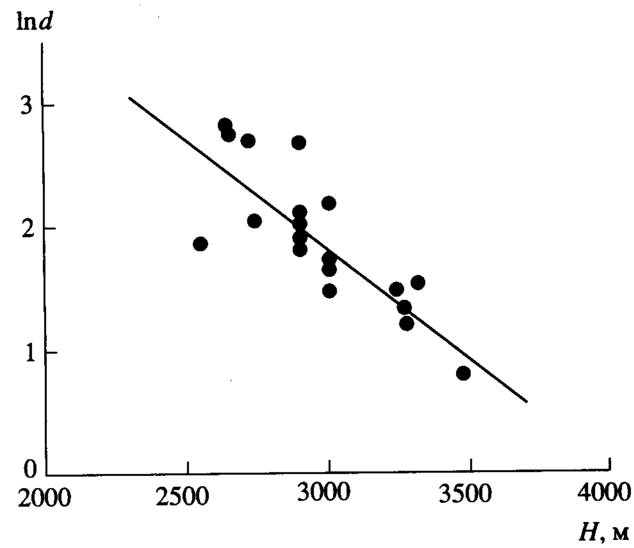

Рис. 2. Зависимость индекса листовой поверхности d от высоты местности над уровнем моря H для 27 биомов, расположенных на широте от 31° до 40° с.ш. в Китае и США (не все точки различимы из-за перекрывания некоторых значений). Параметры линейной регрессии см. в тексте.

получаем $\eta \propto e^{At}$, где $A \equiv -E/(k_B T_0^2)$. Поскольку в среднем температура нижних слоев атмосферы падает с высотой H с постоянным градиентом G = = 6.6°C км$^{-1}$, $T(H) = T_0 - GH$, из уравнения (1) можно заключить, что при фиксированном значении I (т.е. на заданной широте) индекс листовой поверхности должен экспоненциально падать с высотой:

$$d \propto \eta \propto e^{-AGH}, \quad \text{или} \quad \ln d = C - \frac{E}{kT_0^2}GH, \qquad (2)$$

где C – константа, не зависящая от высоты H.

Антропогенное освоение естественных экосистем суши во многих случаях приводит к значительному изменению индекса листовой поверхности. Например, сведение тропических лесов ведет к искусственному опустыниванию местности и падению листового индекса. Поэтому эмпирическая проверка соотношения (2) должна проводиться для ненарушенных территорий. Поскольку антропогенное освоение естественных экосистем сосредоточено в основном в нижнем высотном поясе (не более 1–2 км над уровнем моря), проверку соотношения (2) естественно проводить для экосистем, расположенных на больших высотах.

Другим источником возможного нарушения соотношения (2) на небольших высотах являются слишком высокие, неблагоприятные для развития растительного покрова значения температуры земной поверхности. Так, например, если у подножия горы расположена пустыня с характерными температурами + 40…+50°C, естественно предположить, что индекс листовой поверхности будет увеличиваться с высотой по мере того, как температура поверхности будет приближаться к оптимальным для растений значениям. Однако с дальнейшим увеличением высоты и падением температуры индекс листовой поверхности вновь должен начать уменьшаться в соответствии с формулой (2).

Используя базу данных (Scurlock et al., 2001) для индекса листовой поверхности различных экосистем, мы проверили соотношение (2) для 27 биомов, расположенных на высотах от 2500 до 3500 м в Китае и США между 31° и 40° с. ш. Как видно из рис. 2, имеющиеся данные достаточно хорошо аппроксимируются полулогарифмической прямой (2). Линейная регрессия $\ln d$ = = $aH + b$ дала следующие результаты: $a = -(1.8 \pm \pm 0.3) \times 10^{-3}$ м$^{-1}$, $b = 7.1 \pm 0.8$, $r^2 = 0.64$, $P < 0.00001$. Аналогичные результаты были получены при анализе экосистем Альп, расположенных на высоте от 1500 до 3000 м над ур. м. (Makarieva et al., 2003). Используя значения $a \equiv -1.8 \times 10^{-3}$ м$^{-1}$, $T_0 \approx$ ≈ 288 K и G = 6.6 K км$^{-1}$, можно оценить энергию активации как $E/k_B = -a(T_0)^2/G \approx 2.2 \times 10^4$ K. Полученная оценка по порядку величины находится в хорошем согласии с независимыми оценками величин $E/k_B \sim (1.2–1.5) \times 10^4$ K для биохимических реакций (Gillooly et al., 2001), что является дополнительным аргументом в пользу правильности соотношения (2).

7. ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, наблюдаемые закономерности поведения энергетических характеристик растений и эндотермных животных в зависимости от размера тела легко объясняются в предположении а) постоянного потока энергии на площадь поверхности организма (у растений – это поток солнечной радиации, у эндотермных организмов – поток теплоотдачи, задаваемый постоянной температурой тела) и б) существования максимального и минимального пределов удельного метаболизма b, приходящегося на единицу массы организма. Все расчеты при этом должны производиться на единицу метаболически активной массы.

Мы согласны с мнением А. Хеузнера (Heusner, 1991), что наибольший научный интерес представляют не значения степенного показателя α или μ в зависимости метаболизма от размера тела, а характерные для различных организмов значения потока f через единицу поверхности тела. Абсолютные значения метаболических скоростей будут определяться именно значениями f. Можно предположить, что при одинаковом размере активно передвигающиеся и неподвижные организмы будут характеризоваться принципиально разными метаболическими скоростями. Например, можно ожидать различий в значениях f между одноклеточными организмами, оснащенными специальными органами, которые могут использоваться для увеличения потока питательных веществ, и более пассивными одноклеточными организмами того же размера, использующими для питания только диффузионные потоки. Можно предположить, что за время эволюции было открыто некоторое конечное число способов увеличения f. Исследование группирования организмов Земли по значениям f было предпринято ранее одним из авторов этой работы (Горшков, 1981).

Представляется, что в основе успешного подхода к объяснению зависимости энергетических характеристик организмов от размера должно лежать рассмотрение потребления энергии организмом, что является первичной основой энергетики, а не сопряженный с ним транспорт веществ, который происходит, когда энергия уже потреблена. Это особенно ярко просматривается на примере растений. В естественных экосистемах растения сами регулируют концентрации нужных им биогенов (Gorshkov et al., 2000), но принципиально не могут изменить внешний поток потребляемой солнечной энергии, к которому, таким образом, с необходимостью подстраиваются все жизненные процессы растений, включая транспорт биогенов. Потребление растениями биогенов (неорганических питательных веществ) из почвы нельзя сравнивать с питанием животных, которые вместе с органической пищей потребляют и энергию. Растения потребляют энергию безмассовых солнечных фотонов, в то время как неорганические биогены энергии не содержат. Поэтому, как показано в данной работе, именно рассмотрение характеристик процесса потребления энергии (а именно, постоянство приходящей энергии на единицу площади) полностью определяет энергетические свойства растений в зависимости от их размера.

Работа А.М. Макарьевой частично финансировалась персональной стипендией губернатора Ленинградской области и грантом РФФИ № 00-1596610.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Владимирова И.Г., Зотин А.И. Зависимость скорости дыхания простейших от температуры и веса тела // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. С. 165–173.

Горшков В.Г. Распределение потоков энергии по организмам разных размеров // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. С. 417–429.

Горшков В.Г. Мощность и скорость передвижения животных разных размеров // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. С. 661–678.

Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНИТИ, 1995. 470 с.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 185 с.

Alexander R.McN. Biomechanics // Outline Studies in Biology Series. Chapman and Hall, 1975.

Brett J.R., Groves T.D.D. Physiological energetics // Fish Physiology. Vol. VIII. Bioenergetics and Growth. Eds. W.S. Hoar, D.J. Randall. New York: Acad. Press, 1979. P. 279–344.

Brody S. Bioenergetics and growth. Darien, Connecticut: Hafner Press, 1945.

Dodds P.S., Rothman D.H., Weitz J.S. Re-examination of the "3/4-law" of metabolism // J. theor. Biol. 2001. V. 209. P. 9–27.

Economos A.C. On the origin of biological similarity // J. theor. Biol. 1982. V. 94. P. 25–60.

Enquist B.J., Brown J.H., West G.B. Allometric scaling of plant energetics and population density // Nature. 1998. V. 395. P. 163–165.

Enquist B.J., Niklas K.J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities // Nature. 2001. V. 410. P. 655–660.

Enquist B.J., Niklas K.J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants // Science. 2002. V. 295. P. 1517–1520.

Enquist B.J., West G.B., Charnov E.L., Brown J.H. Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants // Nature. 1999. V. 401. P. 907–911.

Gillooly J.F., Brown J.H., West G.B., Savage V.M., Charnov E.L. Effects of size and temperature on metabolic rate // Science. 2001. V. 293. P. 2248–2251.

Gorshkov V.G., Gorshkov V.V., Makarieva A.M. Biotic Regulation of the Environment: Key Issue of Global Change // Springer-Praxis Series in Environmental Sciences. London: Springer-Verlag, 2000. 367 p.

Hemmingsen A. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution // Rep. Steno. Mem. Hosp. 1960. V. 9. P. 1–110.

Heusner A.A. Size and power in mammals // J. exp. Biol. 1991. V. 160. P. 25–54.

Hurley J.A., Costa D.P. Standard metabolic rate at the surface and during trained submersions in adult California sea lions (*Zalophus californianus*) // J. exp. Biol. 2001. V. 204. P. 3273–3281.

Kasting N.W., Adderley S.A.L., Safford T., Hewlett K.G. Thermoregulation in beluga (*Delphinapterus leucas*) and killer (*Orcinus orca*) whales // Physiol. Zool. 2001. V. 62. P. 687–701.

Katz S.L., Gosline J.M. Ontogenetic scaling of jump performance in the African desert locust (*Schistocerca gregaria*) // J. exp. Biol. 1993. V. 177. P. 81–111.

Kleiber M. The Fire of Life. An Introduction to Animal Energetics. New York: Wiley, 1961.

Lovegrove B.G. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate // Am. Nat. 2000. V. 156. P. 201–219.

Langman V.A., Roberts T.J., Black J., Maloiy G.M.O., Heglund N.C., Weber J.-M., Kram R., Taylor C.R. Moving cheaply: Energetics of walking in the African elephant // J. exp. Biol. 1995. V. 198. P. 629–632.

Makarieva A.M., Gorshkov V.G., Li B.-L. A note on metabolic rate dependence on body mass in plants and animals // J. theor. Biol. 2003. V. 221. P. 301–307.

Prothero J. Scaling of energy metabolism in unicellular organisms: A re-analysis // Comp. Biochem. Physiol. 1986. V. A 83. P. 243–248.

Scurlock J.M.O., Asner G.P., Gower S.T. Global Leaf Area Index Data from Field Measurements, 1932–2000. Data set // Available on-line [http://www.daac.ornl.gov] from the Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A. 2001.

West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems // Nature. 1999. V. 400. P. 664–667.

West G.B., Enquist B.J., Brown J.H. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // Science. 1997. V. 276. P. 122–126.