

УДК 574.5

## ДИНАМИКА МАССЫ ТЕЛА В СРАВНИТЕЛЬНО-ВИДОВОМ И ПОПУЛЯЦИОННОМ АСПЕКТАХ

© 2006 Л.В. Полищук

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва

В работе выделены два аспекта изучения динамики массы тела – сравнительно-видовой и внутривидовой (популяционный). В первом случае рассматриваются совокупности многих видов, а масса тела выступает как независимая переменная при построении регрессионных зависимостей. Во втором случае масса тела тоже может рассматриваться как независимая переменная (тогда речь идет об изменении тех или иных характеристик в зависимости от массы в процессе роста и индивидуального развития), а может – и это представляется более интересным – как зависимая переменная, когда изменение массы является ответом на изменение условий среды. Основным инструментом при изучении сравнительно-видовых зависимостей является регрессионный анализ. Получение «хороших» (с высоким  $r^2$ ) сравнительно-видовых зависимостей связано, по-видимому, с большим диапазоном изменчивости массы тела при межвидовых сравнениях и обусловлено как эволюционными, так и чисто статистическими эффектами. На внутривидовом уровне регрессионных зависимостей от массы (или массы – от факторов среды) обычно не строят. Для изучения динамики массы тела в этом случае предлагается новый метод – анализ вкладов. По материалам предшествующих работ автора приведены примеры сравнительно-видовых и внутривидовых зависимостей – вероятность оказаться под угрозой вымирания при изменении массы тела у млекопитающих и изученная методом вкладов динамика массы тела ветвистоусого рака *Daphnia galeata* в ответ на изменение пищевых условий.

Масса тела – одна из важнейших характеристик живых организмов, поскольку ее величина определяет общие размеры тела и энергию жизнедеятельности (скорость обмена, или темп потребления кислорода) [5], а они в свою очередь связаны с широким спектром экологических характеристик, включая максимальную удельную скорость роста численности [31] и средний уровень численности (плотности населения) вида [9, 27], конкурентное преимущество (гипотеза конкурентного преимущества крупных видов зоопланктона) [24], уязвимость жертв для хищников (соотношение размеров хищников и жертв) [18] и, следовательно, положение вида в трофических цепях, «склонность» к вымиранию (преимущественное вымирание крупных видов в филогенетических рядах) [22] и вероятность оказаться под угрозой вымирания [14, 37], видовое разнообразие сообществ [2] и многое другое [20, 36]. Некоторые из этих зависимостей носят дискуссионный характер (например, гипотеза конкурентного преиму-

щества крупных видов зоопланктона была серьезно скорректирована Ю.Э. Романовским и И.Ю. Феневой [41], зато другие демонстрируют высокую степень постоянства не только в качественном, но и в количественном отношении. Так, темп потребления кислорода увеличивается как масса тела взрослой особи  $W$  в степени 0,75, характерная продолжительность жизни – как  $W^{0.25}$ , плотность популяции уменьшается как  $W^{-0.75}$ , а максимальная удельная скорость роста численности – как  $W^{0.25}$ . Комбинация этих зависимостей может приводить к важным инвариантам. Например, комбинация первой и третьей зависимостей дает правило энергетической эквивалентности [27, 28], согласно которому поток энергии через популяцию (за единицу времени на единицу площади) примерно одинаков у видов с разной массой тела. Это следует из того, что поток энергии равен произведению скорости метаболизма особи на количество особей на единице площади, а это произведение пропорционально  $W^{0.75} W^{-0.75} =$

$W^0$ , т.е. не зависит от массы тела.

Зависимости экологических характеристик от массы тела могут характеризовать как отдельные виды (популяции), так и совокупности видов; в последнем случае они называются сравнительно-видовыми [32]. В свою очередь сравнительно-видовые зависимости (к ним относится большинство представленных выше примеров) также неоднородны. Некоторые из них опираются на характеристики отдельных особей; таково, например, соотношение между темпом потребления кислорода и массой тела. Коэффициенты этих зависимостей, прежде всего показатель степени при массе, с эволюционной точки зрения представляют собой решение, в ходе эволюции и в результате отбора, некоторой задачи оптимизации [47]. Другие же сравнительно-видовые зависимости опираются не на индивидуальные, а на групповые характеристики. Например, на средние характеристики видов, полученные путем усреднения на больших пространствах; обычно говорят о пространстве, сравнимом по размерам с размерами континента [23]. Между первыми и вторыми нет непроходимой границы; в частности, мы попытались вывести зависимость средней численности от массы тела (с показателем степени -0,75) из зависимости между числом потомков, произведенных самкой за время жизни, и относительной массой новорожденной особи (с показателем степени -1; [16]. Тем не менее разница все-таки имеется и, как полагают, столь существенная, что сравнительно-видовой подход, оперирующий средними характеристиками видов в масштабе «больших регионов», получил в недавнее время название макроэкологии [25]. К макроэкологии, в частности, относятся сравнительно-видовые зависимости от массы, включающие среднюю численность вида и нелокальные (относящиеся не к данной конкретной популяции, а к виду в целом) характеристики вымирания.

Устойчивые (т.е. воспроизводимые на разных видах или на разных совокупностях видов) зависимости от массы тела, более или менее постоянные коэффициенты и инварианты имеют место в основном на межвидо-

вом уровне, при сравнении видов, сильно (на много порядков) различающихся по массе тела, а на внутривидовом (популяционном) уровне их, как правило, не наблюдается. Это обстоятельство как будто находится в противоречии с тем, что громадная изменчивость биологических объектов часто воспринимается как своего рода проклятье биологии, сближающее ее, пользуясь ироническим выражением Резерфорда, с « коллекционированием марок» [11] и мешающее ее превращению из «слабой» науки (soft science в англоязычной литературе) в «сильную» (hard science); моделью последней является, конечно, физика. На самом деле, если интересующую нас характеристику объектов («марок») можно измерить (или объекты можно хотя бы определенным образом упорядочить), то высокое разнообразие не только не мешает, но, наоборот, способствует проявлению четких и устойчивых закономерностей. Хорошим примером этого является как раз масса тела. На межвидовом уровне изменчивость массы тела организмов огромна (21 порядок, если взять весь размерный спектр живых существ – от микоплазм до синих китов, и примерно 8 порядков в пределах только млекопитающих; [20], и именно здесь мы нередко наблюдаем устойчивые зависимости от массы. Напротив, на внутривидовом уровне изменчивость массы тела вряд ли превышает двукратную (сошлемся на данные по ветвистоусым ракообразным - [8, 38, 45, 46] и млекопитающим - [21]; речь идет о разбросе массы тела только взрослых животных, поскольку при межвидовых сравнениях также имеют дело только с массой взрослых, причем у млекопитающих самцы и самки рассматриваются отдельно), а зависимостей от массы тела обычно не наблюдается. Продолжая движение по оси изменчивости в том же направлении, можно представить себе ситуацию, когда изменчивости по массе тела вообще нет. Тогда масса была бы мировой константой, и ее наличие само по себе наверняка породило бы другие константы и устойчивые зависимости. (Это предположение, конечно, фантастическое; в экологии таких констант просто нет.) Таким образом, степень устойчивости

соотношения между переменными  $Y$  и  $X$  (здесь масса тела) нелинейно (немонотонно) зависит от степени изменчивости независимой переменной  $X$ . Устойчивые зависимости возникают, по-видимому, на двух полюсах изменчивости: когда изменчивости нет вообще (случай, понятно, тривиальный) и когда изменчивость велика. Хуже обстоит дело в средней части шкалы, при промежуточном уровне изменчивости: в этом случае устойчивых соотношений обычно не возникает, и подход, основанный на построении регрессионных зависимостей, не ведет к успеху.

### Сравнительно-видовые зависимости от массы тела

Существуют по меньшей мере две причины, почему высокий размах изменчивости независимой переменной часто ведет к возникновению четких и воспроизводимых зависимостей. Одна причина не зависит от природы рассматриваемых зависимостей и является чисто статистической. Коэффициент корреляции  $r$ , по величине которого обычно судят о силе зависимости, можно представить в виде произведения:

$$r = b (s_x/s_y), \quad (1)$$

где  $b$  – коэффициент регрессии (угловой коэффициент соответствующего линейного уравнения),  $s_x/s_y$  – отношение среднего квадратического отклонения независимой переменной  $X$  к среднему квадратическому отклонению зависимой переменной  $Y$  [12] и  $X$  по-прежнему есть масса тела. То есть, чем больше диапазон изменчивости массы тела (при данном  $b$ ), тем выше коэффициент корреляции и тем «лучше» (четче) зависимость. Собственно говоря, об этом знают все, кто имел дело с регрессионными зависимостями: при небольшом диапазоне изменения независимой переменной зависимости обычно «не проявляются» (т.е. не получаются статистически достоверными), и один из способов «борьбы» с этим явлением – просто расширить диапазон изменения независимой переменной.

Заметим, что другой общеизвестный «спо-

соб борьбы» с низким коэффициентом корреляции – увеличение числа измерений – имеет отношение не к увеличению дисперсии по  $X$ , а к уменьшению дисперсии по  $Y$ ; последнее, согласно (1), также ведет к увеличению  $r$ . В самом деле коэффициент корреляции можно представить не через отношение средних квадратических отклонений, а через отношение стандартных ошибок  $SE$ :  $r = b (SE_x/SE_y)$ , где  $SE = s/vn$  и  $n$  – число измерений. Тогда полный «рецепт» получения «хороших» (с высоким  $r^2$ ) регрессионных зависимостей состоит в том, чтобы увеличивать число измерений, что ведет к уменьшению  $SE_y$ , и одновременно расширять диапазон изменения независимой переменной  $X$  так, чтобы происходило увеличение  $SE_x$  (и, естественно,  $s_x$ ) *несмотря* на увеличение  $n$ . Эта своего рода статистическая кухня раскрывает смысл известной фразы о том, что константы в экологии, в частности параметры аллометрических зависимостей, имеют статистическую природу.

К счастью, эксплуатация возможностей статистики – не единственная причина, порождающая зависимость между переменными  $X$  и  $Y$ . Другая, более важная причина связана с самой природой изучаемого явления и представляет собой действие мощного упорядочивающего или организующего фактора, который в ответ на изменение  $X$  «заставляет»  $Y$  изменяться определенным образом. В биологии такой фактор обычно действует через посредство отбора, который в случае размеров тела приводит к тому, что размеры тела организмов в филогенетических рядах часто (хотя и не всегда) увеличиваются (правило Копа; [36]). В частности, правило Копа находит подтверждение на материале млекопитающих [22]; его классическим примером является описание В.О. Ковалевским увеличение размеров тела в эволюционном ряду лошадей. (В русскоязычной научной литературе тенденцию к увеличению размера тела в филогенетических линиях нередко называют правилом Депере, а правилом Копа считают происхождение новых форм от малоспециализированных – и, заметим, обычно небольших по размерам – предков; [3]) В силу

того, что организм выступает «как целое в индивидуальном и историческом развитии» [19], вслед за изменением массы тела закономерно изменяются и другие характеристики, связанные с размерами тела, и, таким образом, формируется зависимость от массы. Действие отбора, обусловленное им увеличение размеров тела и сопряженное изменение других признаков проявляются лишь на длительных (эволюционных) временах. За это время виды успевают значительно измениться и дать начало новым видам, родам, семействам и т.д., так что эволюционным отрезкам времени соответствуют зависимости, включающие многие виды. При этом чем более далекими (в филогенетическом смысле) являются виды, тем больше временной интервал между ними и тем более выражен эффект отбора и, как результат, соответствующая зависимость. То есть, сравнительно-видовые регрессионные зависимости возникают потому, что эффект отбора как фактора, их формирующего, проявляется на длительных временах, а значит, при рассмотрении совокупностей разных, и по возможности филогенетически далеких, видов. Понятно, что должны существовать и крайние пределы не-родственности видов, для которых имеет смысл данная зависимость: они определяются тем, что общий тренд изменения массы тела и сопряженных с ней характеристик должен оставаться неизменным для всей совокупности видов. Наконец, заметим, что включение в совокупность филогенетически далеких видов ведет к расширению диапазона изменчивости массы тела, так что практические статистические и эволюционные эффекты действуют одновременно.

Хотя математический аппарат для построения сравнительно-видовых зависимостей от массы тела – регрессионный анализ – хорошо известен, их построение встречает определенные трудности. Таких трудностей можно выделить по меньшей мере три: 1) зависимость может быть нелинейной, тогда как стандартная теория регрессионного анализа предназначена для построения линейных зависимостей; 2) значения независимой переменной ( $X$ ) могут определяться со значитель-

ной ошибкой, тогда как стандартная теория базируется на предположении, что  $X$  не содержит никакой неопределенности (строго говоря, предполагается, что  $X$  не является случайной величиной); 3) ошибки отдельных измерений зависимой переменной ( $Y$ ) могут коррелировать между собой, тогда как стандартная теория предполагает их полную независимость [12]. (Помимо проблемы, о которой идет речь, дело осложняется крайне неудачной терминологией, поскольку приходится говорить о зависимых или независимых значениях зависимой переменной; см. [34]) Поясним это последнее условие. Допустим, имеются два близких значения  $X$  ( $X_i$  и  $X_j$ ) которым соответствуют значения  $Y_i$  и  $Y_j$ . Независимость ошибок отдельных измерений  $Y$  (или, как еще говорят, независимость остатков) означает, что если  $Y_i$  лежит выше своего истинного значения (которое находится на линии регрессии), то  $Y_j$  с равным успехом может оказаться как выше, так и ниже истинного значения (выше или ниже линии регрессии). В свою очередь, отсутствие независимости означает, что если значение  $Y_i$  завышено, то и  $Y_j$ , скорее всего, окажется завышенным. Не-независимость – не придуманная, а реальная проблема при построении сравнительно-видовых зависимостей, поскольку родственные виды обычно демонстрируют высокую степень сходства своих характеристик. Это ведет к тому, что, например, два вида одного рода, имеющие близкие значения  $X$ , имеют и близкие значения  $Y$  – оба либо завышенные, либо заниженные, что в точности соответствует ситуации нарушения условия о независимости остатков. В этом случае облако точек на графике  $X$ - $Y$  распадается на несколько групп точек с близкими значениями  $X$  и  $Y$  (на глаз это не всегда заметно), что фактически означает уменьшение числа независимых измерений (уменьшение числа степеней свободы регрессии). Это в свою очередь может приводить к неправильной (завышенной) оценке значимости регрессии. Эта трудность была осознана относительно недавно [30], однако сейчас без того или иного способа ее преодоления не обходится почти ни одна публикация.

Способ преодоления первой трудности состоит либо в простой трансформации переменных (линеаризация зависимости), либо в использовании методов нелинейной оптимизации [12]. Способ преодоления второй трудности состоит в использовании так называемой регрессии 2-го типа (Model II regression [43]; в русскоязычной научной литературе один из вариантов регрессии 2-го типа, известный под названием reduced major axis regression, использовался в работе [16]. Наконец, способ преодоления третьей трудности – использование сравнительно-видовых методов с учетом филогении (phylogenetic comparative methods [32]), наиболее популярный из которых – метод филогенетически независимых контрастов (phylogenetically independent contrasts [30]). Если эти трудности присутствуют одновременно, то адекватные (считающиеся адекватными на сегодняшний день) способы их преодоления либо находятся в стадии разработки, либо еще не разработаны. Например, если регрессионная зависимость строится на сравнительно-видовом материале и при этом является нелинейной, то стандартный метод филогенетически независимых контрастов не годится [39]. Процедуры для преодоления этой двойной трудности стали применяться лишь относительно недавно. Одна из них называется обобщенной линейной моделью со смешанными эффектами (generalized linear mixed-effects model); она реализована в статистическом пакете SAS [42]. В этой модели в явном виде используется тот факт, что совокупность видов представляет собой иерархическую, или гнездовую (nested), структуру, которой соответствует объединение видов в роды, родов – в семейства и т.д. В конечном счете именно такая структура данных приводит к тому, что измерения, выполненные на отдельных видах, не являются статистически независимыми.

Рассмотрим на одном конкретном примере, как преодолеваются некоторые (хотя далеко не все) трудности, возникающие при построении сравнительно-видовых регрессионных зависимостей. Задача, о которой пойдет речь, – найти связь между вероятностью

оказаться под угрозой вымирания и массой тела у млекопитающих [14, 37]. Первый вопрос, на который необходимо ответить: имеются ли биологические (нестатистические!) основания для существования такой зависимости? Таким основанием, на наш взгляд, может быть правило Копа. Поскольку в филогенетических рядах организмов, подчиняющихся этому правилу (а млекопитающие ему подчиняются [22]), прослеживается тенденция к увеличению размеров и поскольку эти ряды имеют не только начало, но и конец (большинство когда-либо существовавших на Земле видов вымерли), более крупные виды должны вымирать чаще, чем мелкие. Это позволяет предполагать наличие закономерной связи между вероятностью вымирания и размером тела. В силу сложности получения исходного материала (необходимо оценить массу тела вымерших видов) правило Копа до сих пор не имеет количественного выражения. Можно, однако, оценить массу тела видов, находящихся под угрозой вымирания. Списки таких видов – их называют Красными списками, или Красной книгой, – известны, и масса тела разных видов млекопитающих достаточно надежно установлена. Сопоставив массу тела видов «краснокнижных» и «некраснокнижных» (населяющих данный регион и не включенных в Красную книгу), можно построить зависимость вероятности оказаться под угрозой вымирания от массы тела и проверить, в самом ли деле крупные виды характеризуются большей вероятностью оказаться под угрозой.

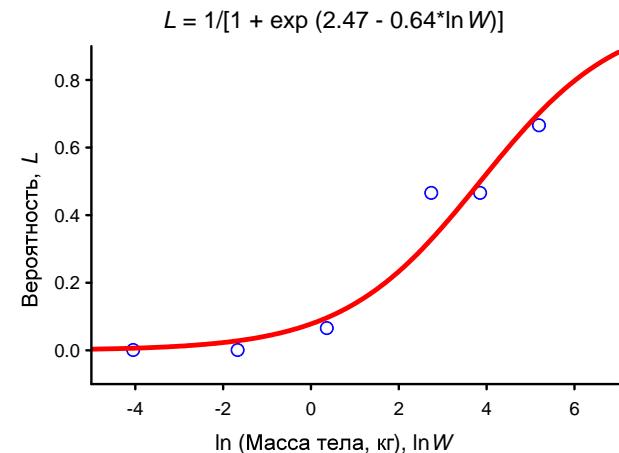
Нас интересует именно *вероятность* оказаться под угрозой вымирания, поскольку иной, невероятностной оценки «склонности к вымиранию» просто не существует (точно так же математическая теория вымирания оперирует вероятностью вымирания [17, 35]). Это означает, что наша зависимость должна быть нелинейной, поскольку вероятность заключена между 0 и 1, а линейная функция не ограничена снизу и сверху. Итак, интересующая нас зависимость должна представлять собой регрессию двоичной переменной (1 – вид присутствует, 0 – вид отсутствует в Красной книге) на непрерывную перемен-

ную (массу тела), давать вероятность (вероятность оказаться под угрозой вымирания) и быть нелинейной. Несмотря на некоторую замысловатость этих условий, в инструментарии современного регрессионного анализа существует метод, удовлетворяющий всем этим требованиям, – это логистическая регрессия [33]. Более того, логистическая регрессия может иметь дело не с двумя, а с несколькими градациями зависимой переменной (так называемая политомическая регрессия). Это может иметь непосредственное отношение к оценке вероятности оказаться под угрозой вымирания, поскольку в Красной книге виды распределены по нескольким классам с нарастающей угрозой вымирания. Возможность применения политомической логистической регрессии для оценки вероятности оказаться под угрозой вымирания высказывается здесь впервые и остается до сих пор нереализованной. В этой работе рассматриваются только две градации зависимой переменной – присутствие/отсутствие вида в Красной книге.

Остановимся лишь коротко, в контексте этого примера, как можно преодолеть другие названные выше трудности. То, что средняя, характерная для данного вида масса тела взрослой особи, определяется с ошибкой (неопределенностью), не должно нас слишком смущать. Дело в том, что неопределенность в оценке вероятности оказаться под угрозой вымирания наверняка много выше, чем неопределенность в оценке массы тела. В этих условиях можно применять стандартную в этом отношении регрессию. Представляется, однако, существенным (по крайней мере, рецензентам ряда ведущих международных журналов), что эти вероятности могут оказаться сходными у разных видов не из-за близости их размеров, а из-за принадлежности их к одному роду или семейству и вытекающего из этого общего сходства между видами (т.е. разные виды не доставляют независимые в статистическом смысле измерения). Способ преодоления этой трудности – использовать обобщенную линейную модель со смешанными эффектами (см. выше; логистическая зависимость может быть линеаризована, поэтому эта модель к ней приложима);

эта задача также пока полностью не решена, и в этой работе не рассматривается.

Результаты применения логистической регрессии для оценки вероятности оказаться под угрозой вымирания на материале 90 видов млекопитающих России и сопредельных регионов (входивших в состав бывшего Советского Союза), из которых 25 видов находятся в Красной книге, показаны на рис. 1.



**Рис. 1.** Зависимость вероятности оказаться под угрозой вымирания от массы тела (функция уязвимости) для млекопитающих России и сопредельных регионов, построенная с помощью логистической регрессии по 90 точкам, каждая из которых соответствуетциальному виду. Для сравнения логистической модели с эмпирическими данными показаны частоты «краснокнижных» видов, полученные при разбиении упорядоченного по массе тела массива из 90 видов на 6 групп по 15 видов в каждой.

Для иллюстрации того, что полученная кривая – мы называем ее функцией уязвимости – действительно представляет собой вероятность, на график нанесены эмпирические частоты попадания видов в Красную книгу. (Для этого вся совокупность видов ранжирована по массе тела и разбита на 6 групп по 15 видов в каждой. Для каждой группы рассчитана средняя масса тела и доля краснокнижных видов, которые представляют собой абсциссу и ординату точек, соответствующих эмпирическим частотам.) Как видим, соответствие

между эмпирическими частотами и вероятностями, предсказываемыми по уравнению регрессии, очень хорошее, притом, что регрессия построена непосредственно по всем 90 видам (а не по 6 среднегрупповым параметрам точек).

Полученная зависимость вероятности оказаться под угрозой вымирания ( $L$ ) от массы тела ( $W$ ) взрослых самок (в кг; масса тела была предварительно прологарифмирована) описывается уравнением

$$L = e^{-2,47 + 0,64 \ln W} / (1 + e^{-2,47 + 0,64 \ln W}).$$

Это уравнение является нелинейным, однако с помощью следующего преобразования приводится к линейному:

$$\ln[L(Z)/(1-L(Z))] = a + b Z,$$

где  $a = -2,47$ ,  $b = 0,64$  и  $Z = \ln W$  для упрощения записи. В теории логистической регрессии вводятся два отношения: одно,  $L(Z)/(1-L(Z))$ , называют «шансами» (терминология, подобная той, которую используют букмекеры, говоря, например, что шансы на успех составляют три к одному), а другое,  $[L(Z+1)/(1-L(Z+1))]/[L(Z)/(1-L(Z))]$ , соответственно, – отношением шансов; отношение шансов равно  $e^b$ , т.е. в нашем случае  $e^{0,64} = 1,9$ . Величина отношения шансов важна потому, что она является инвариантом логистической регрессии (аналогично угловому коэффициенту в линейной регрессии), т.е. не зависит от массы тела. Отношение шансов показывает, что при увеличении  $Z = \ln W$  на 1, т.е. массы тела в  $e (=2,72)$  раз, шансы оказаться под угрозой вымирания увеличиваются примерно в два раза. Точно так же можно найти, что при увеличении массы тела в 2 раза (т.е. логарифма массы на 0,693) шансы оказаться под угрозой вымирания увеличиваются примерно в полтора раза (точнее, в 1,56). Таким образом, с помощью логистической регрессии мы не только показали, что с увеличением массы тела вероятность оказаться под угрозой вымирания возрастает (это всего лишь подтверждение правила Копа), но и смогли оценить, во сколько раз увеличиваются шансы оказаться под угрозой вымирания при увеличении массы тела в определенное число раз. Вероятность оказаться под угрозой вымирания (более точно ее можно рассчитать на осно-

вании годовой плодовитости, а не массы тела [14, 37]) предлагается использовать для разумного распределения усилий при мониторинге видов с разной массой тела (или годовой плодовитостью): чем больше масса тела, тем больше эта вероятность и тем большего внимания заслуживает вид. Наряду с другими критериями, используемыми в природоохранной деятельности, этот подход, как мы надеемся, может способствовать развитию теории природоохранных приоритетов.

## Динамика массы тела во внутривидовом аспекте

Во внутривидовом аспекте динамику массы тела обычно связывают с ростом и индивидуальным развитием животных. При таком подходе действительно происходит снятие (или хотя бы ослабление) препятствий, мешающих проявлению устойчивых зависимостей на внутривидовом уровне: диапазон вариирования массы от новорожденной до взрослой формы может быть достаточно большим, а роль филогенетических движущих сил в формировании устойчивых зависимостей от массы тела берут на себя онтогенетические факторы (здесь снова уместно вспомнить положение И.И. Шмальгаузена [19] об организме как целом не только в историческом, но и в индивидуальном развитии). Это открывает путь к построению внутривидовых зависимостей от массы тела и даже к переходу от межвидовых к внутривидовым зависимостям и обратно (например, теория Г.Г. Винберга [6] о связи параболического роста со степенной зависимостью обмена от массы). Тем не менее, хотя для отдельных видов такие зависимости хорошо известны (например, снижение коэффициента использования усвоенной пищи на рост,  $K_2$ , с возрастом, и, естественно, с увеличением массы [1, 7, 10, 13]), складывается впечатление, что онтогенетических зависимостей от массы, столь же универсальных (воспроизводимых на разных видах), как межвидовые зависимости, получено не было.

Внутривидовая (внутрипопуляционная) динамика массы тела не исчерпывается изучением роста. Так, пионерная работа Анни

Данкан [29] о сезонной динамике массы тела дафний как индикаторе пищевых условий вообще не содержит ни слова про рост. В этой работе рассматривается динамика массы тела *одноразмерных* (в смысле линейных размеров) взрослых дафний, которые увеличивают свою массу – именно массу, а не линейные размеры – в ответ на изменение пищевых условий в водоеме. Масса одноразмерных дафний варьирует относительно слабо (вряд ли более чем двукратно; ссылки см. выше) и, по-видимому, не подвержена действию долговременных однонаправленных эволюционных или онтогенетических факторов, так что вряд ли можно надеяться построить на такой основе устойчивые, воспроизводимые на разных видах регрессионные зависимости. Тем не менее реакция разных видов в ответ на изменение факторов среды может быть однотипной, а это порождает представление о *паттерне*, т.е. об устойчивом соотношении разных компонентов динамики массы тела при изменении условий среды.

Для выявления паттерна динамики массы тела нами предлагается новый метод, названный методом вкладов. Первоначально метод вкладов (contribution analysis, Caswell, 1989) применялся в демографии для оценки влияния коэффициентов матрицы Лесли на скорость роста численности популяции  $l$  ( $\ln l = r$ , где  $r$  – удельная скорость роста численности). В недавнее время он был соответствующим образом модифицирован и использован нами для изучения динамики массы тела (Polishchuk, Vijverberg, 2005; Полищук, Файферберг, 2006). Метод требует построения модели динамики массы тела, в которой масса является функцией нескольких переменных (заметим, что в отличие от сравнительно-видовых исследований она теперь выступает как зависимая переменная). Далее модель анализируют с помощью аппарата частных производных, оценивая, какой вклад вносят эти исходные (или входные) переменные в изменение результирующей переменной – массы тела. Вклад изменения каждой переменной в изменение массы рассчитывается как произведение частной производной фун-

кции массы по соответствующей переменной на приращение этой переменной, причем сумма вкладов равна результирующему изменению массы тела (по формуле для полного дифференциала). Пожалуй, главная особенность метода состоит в том, что он нацелен на выявление локальных, кратковременных эффектов (для этого и служат частные производные), и это именно то, что необходимо, когда мы не можем надеяться на существование долговременных однонаправленных воздействий (тех, на выявление которых ориентирован регрессионный анализ).

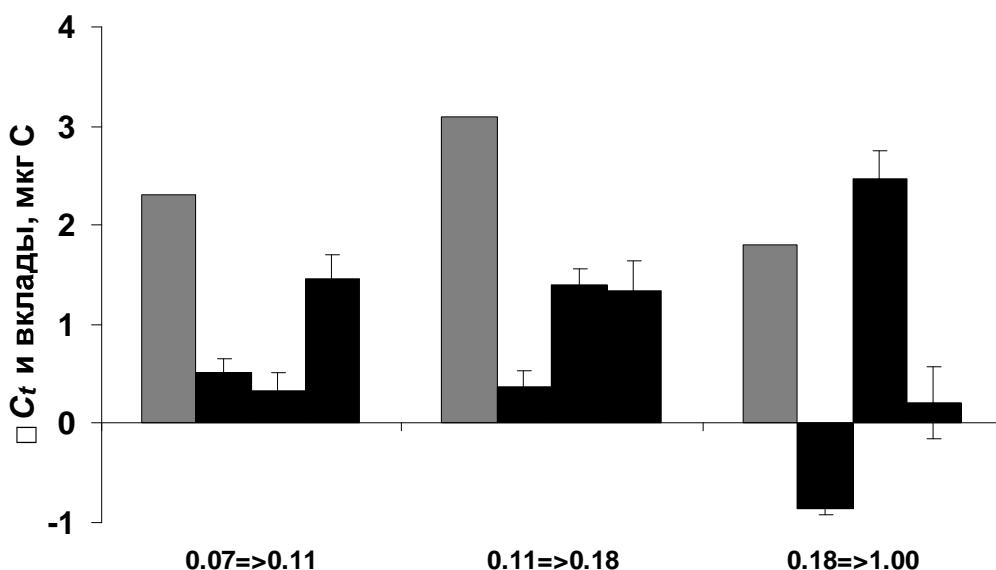
Метод вкладов был применен для изучения динамики массы тела взрослых особей ветвистоусого рака *Daphnia galeata* при изменении пищевых условий [15, 38]. В соответствии с обычными представлениями гидробиологии масса тела подразделялась на соматическую и генеративную компоненты и, в рамках нашей модели, была функцией трех переменных: стандартной соматической массы (соматической массы особей единичного линейного размера)  $D$ , размера помета (числа яиц в кладке)  $E_a$ , приведенного к фиксированному линейному размеру, и средней массы одного яйца,  $C_e$ . Соответственно, вклады в изменение массы – это вклад стандартной соматической массы,  $ConD$ , вклад числа яиц в кладке,  $ConE_a$ , и вклад средней массы яйца,  $ConC_e$ ; сумма этих величин равна изменению массы тела,  $DC_t = ConD + ConE_a + ConC_e$  (вклады выражаются, а масса тела и масса отдельных яиц измеряются в одинаковых единицах; поскольку в нашем случае это содержание углерода, для массы выбрано обозначение  $C$ , а не  $W$ , как выше). Изменение пищевых условий задавали исходя из пороговой и начальной лимитирующей концентрации пищи. Пороговая – это столь низкая концентрация, при которой ассимиляция лишь уравновешивает траты особи на обмен; по существу, это граница между жизнью и смертью особи. Начальная лимитирующая концентрация – это пограничная концентрация на противоположном конце пищевого диапазона, между ситуацией, когда животные в той или иной степени испытывают недостаток пищи, и ситуацией, когда пищи име-

ется в избытке. Соответственно, концентрации пищи были выбраны таким образом, что самая низкая испытанная концентрация ( $0,07 \text{ мг С л}^{-1}$ ) лишь немного превосходила пороговую для *D. galeata*; эта и две промежуточные концентрации ( $0,11$  и  $0,18 \text{ мг С л}^{-1}$ ) лежали ниже начальной лимитирующей; наконец, самая высокая испытанная концентрация ( $1,00 \text{ мг С л}^{-1}$ ) намного превосходила начальную лимитирующую (подробнее см. в наших работах, цитированных выше). Для поддержания заданной концентрации пищи использовалась лабораторная система с постоянным протоком пищевой среды. Пищей дафниям служила зеленая водоросль *Scenedesmus obliquus*.

Полученные результаты кратко можно описать следующим образом. По мере увеличения концентрации пищи масса тела дафний увеличивалась, однако распределение ресурсов между различными компонентами прироста массы не было одинаковым. В услови-

ях низкой пищевой обеспеченности (при увеличении концентрации от  $0,07$  до  $0,11 \text{ мг С л}^{-1}$ ) дафнии в первую очередь увеличивали соматическую массу и гораздо меньше ресурсов вкладывали в увеличение числа яиц или их средней массы. В промежуточном диапазоне, когда пищи становилось больше, но она продолжала лимитировать развитие дафний (от  $0,11$  до  $0,18 \text{ мг С л}^{-1}$ ), примерно равное количество ресурсов затрачивалось на увеличение соматической массы и числа яиц и гораздо меньшее – на увеличение массы одного яйца. Наконец, когда пища переставала быть лимитирующим фактором (от  $0,18$  до  $1,00 \text{ мг С л}^{-1}$ ), почти все ресурсы шли на увеличение числа яиц, соматическая масса практически не изменялась, а масса яйца даже падала (рис. 2).

В свете теории жизненных стратегий [40, 44] обнаруженный сдвиг приоритетов в распределении ресурсов в ответ на улучшение пищевых условий интерпретируется как ме-



**Рис. 2.** Динамика массы тела ветвистоусого рака *Daphnia galeata*, изученная с помощью метода вкладов. Три группы столбцов характеризуют изменение массы тела и соответствующие вклады в ответ на повышение концентрации пищи (цифры ниже оси абсцисс, см. текст). Крайний левый столбец в каждой группе соответствует изменению массы тела ( $\Delta C_t$ ), а остальные столбцы – трем компонентам-вкладам в это изменение:  $ConC_e$  – вклад средней массы одного яйца,  $ConE_a$  – вклад размера кладки и  $ConD$  – вклад стандартной соматической массы, причем  $\Delta C_t = ConC_e + ConE_a + ConD$ . Если столбец лежит выше оси абсцисс, то масса тела увеличивается ( $C_t > 0$ ), а вклад положителен и тянет массу вверх (это имеет место во всех случаях, кроме одного); если же столбец лежит ниже оси абсцисс, то вклад отрицателен и тянет массу вниз, в сторону уменьшения. Ошибки вкладов соответствуют  $\pm$  одной стандартной ошибке (о расчете ошибок см. Polishchuk, Vijverberg, 2005).

ханизм, обеспечивающий первоочередное выживание взрослых особей в условиях недостатка пищи и высокую скорость размножения – в условиях избытка. Можно предположить, что этот результат, полученный на одном виде (фактически – даже на одном клоне) дафний, носит достаточно общий характер, т.е. может быть распространен и на другие виды. В частности, соответствующая стратегия может быть характерна для видов, неоднократно размножающихся на протяжении жизни и потому при недостатке пищи проявляющих заботу не столько о потомстве, сколько о выживании (и последующем размножении) материнских особей. Паттерн вкладов можно охарактеризовать не только качественно, но и количественно (например, в условиях низкой пищевой обеспеченности отношение вкладов  $ConD/ConE_a$  равно 4,4, а при отсутствии пищевого лимитирования оно на порядок меньше и составляет 0,1), однако пока не ясно, в какой мере полученные значения можно переносить на другие виды.

## Заключение

В этой работе выделены два аспекта изучения динамики массы тела – сравнительно-видовой и внутривидовой (внутрипопуляционный), которые различаются по задачам, методам и приемам и, следовательно, по результатам. В сравнительно-видовом аспекте на первый план выходит задача построения зависимости интересующего нас признака от массы тела. Методом ее решения является регрессионный анализ во всех его многочисленных вариантах и при максимально возможном учете осложняющих обстоятельств – таких как нелинейность и «не-независимость» значений зависимой переменной (пусть простит меня читатель за эту кажущуюся игру слов, отражающую на самом деле несовершенство терминологии, которую уже трудно изменить). Во внутривидовом аспекте масса тела тоже может рассматриваться как независимая переменная (тогда речь идет об изменении тех или иных характеристик в зависимости от массы в процессе роста и индивидуального развития), однако, насколько мне известно, больших успехов в построении

устойчивых (т.е. воспроизводимых на разных видах) онтогенетических зависимостей от размера тела, сравнимых по степени универсальности со сравнительно-видовыми зависимостями, пока не достигнуто. Во внутривидовом аспекте большой интерес представляет другая задача – изучение динамики массы тела одновозрастных (или одноразмерных – в смысле линейных размеров) особей в ответ на изменение условий среды. Реакция на условия среды – это классическая экологическая задача, однако для ее решения предлагается использовать нестандартный для экологии метод – анализ вкладов, опирающийся на аппарат частных производных. Применение анализа вкладов обусловлено тем, что организмы по-разному реагируют на изменение внешнего фактора в разных частях его диапазона (например, при высокой и низкой концентрации пищи), и именно на выявление таких локальных, быстропротекающих эффектов нацелен (и «настроен») анализ вкладов. Результатом применения анализа вкладов может быть выявление устойчивого паттерна, т.е. свойственного организмам разных видов определенного соотношения разных компонентов динамики массы тела, возникающего в ответ на изменение условий среды. Есть ли основания полагать, что паттерн, выявляемый с помощью анализа вкладов для данного конкретного вида, будет достаточно общим, характерным для разных видов, и, таким образом, мы не утонем во множестве частных примеров, относящихся к отдельным видам, и не превратим свои занятия в « коллекционирование марок», если еще раз вспомнить едкое замечание Резерфорда? На наш взгляд, такие основания есть. Дело в том, что сам метод вкладов является весьма общим, поскольку он опирается на очень общие математические идеи (частные производные и все, что за ними стоит). Виктор Вайскопф (1977, с. 256) обратил внимание на следующий парадокс, связанный с развитием науки Нового времени («науки в той форме, в какой мы знаем ее сегодня»): «Вместо того, чтобы устанавливать сразу всю истину и объяснить целиком Вселенную, ее возникновение и нынешнее состояние, наука стала пытаться

найти отдельные истины малого масштаба, касающиеся некоторых поддающихся определению и должным образом выделенных групп явлений. Наука стала развиваться только тогда, когда люди начали удерживать себя от общих вопросов ... Они стали задавать вопросы частного характера ... Вместо того, чтобы задавать общие вопросы и получать частные ответы, они задавали частные вопросы и находили общие ответы. Остается великим чудом то, что процесс этот продолжал развиваться ...». Как же получилось, что частные вопросы стали приводить к общим решениям? Я думаю, дело в том, что одновременно с изменением характера вопросов (от общих к частным) шло изменение методов, причем в противоположном направлении – от частных к общим (характерно, что именно на заре науки Нового времени был открыт такой мощный общий метод как ана-

лиз бесконечно малых – дифференциальное исчисление). Прогресс науки, таким образом, был обусловлен не только постановкой конкретных (частных) задач, но и развитием общих математических методов, инструментария науки. Последующая история развития физики показала, что общие методы, применяемые к частным задачам, приводят к общим результатам. Можно надеяться, что этот путь окажется плодотворным и для экологии.

### **Благодарности**

Я благодарен Алексею Меркуьевичу Гилярову, познакомившему меня с высказыванием Виктора Вайскопфа относительно роли частных вопросов и общих ответов в развитии науки. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 04-04-49623).

### **СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Алисов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981.
2. Алисов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000.
3. Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М.С. Гилярова. М.: Сов. энциклопедия, 1986.
4. Вайскопф В. Физика в двадцатом столетии. М.: Атомиздат, 1977.
5. Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1956.
6. Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи совр. биологии. 1966. Т. 61, № 2.
7. Винберг Г.Г. Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. Гомель: Изд-во Гомель. ун-та, 1986.
8. Гиляров А.М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука, 1987.
9. Гиляров М.С. Соотношение размеров и численности почвенных животных // Докл. АН СССР. 1944. Т. 43, № 6.
10. Ивлев В.С. О превращении энергии при росте беспозвоночных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1938. Т. 47, № 4.
11. Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986.
12. Кремер Н.Ш., Путко Б.А. Эконометрика. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2006.
13. Крючкова Н.М. Эффективность использования усвоенной пищи на рост у ракообразных // Эффективность роста гидробионтов. Гомель: Гомель. ун-та, 1986.
14. Полищук Л.В. Скорость размножения и угроза вымирания вида // Природа. 2003. № 7.
15. Полищук Л.В., Файферберг Я. Динамика массы тела дафний в свете теории жизненных стратегий: Анализ с использованием метода вкладов // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67, № 1.
16. Полищук Л.В., Цейтлин В.Б. Масса тела, плотность популяции и число потомков у млекопитающих // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62, № 1.
17. Феллер В. Введение в теорию вероятностей и ее приложения. Т. 1. М.: Мир, 1967.

18. Цейтлин В.Б. Энергетика глубоководных пелагических сообществ. М.: Наука, 1986.
19. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1942.
20. Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987.
21. Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966.
22. Alroy J. Cope's rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals // Science. 1998. V. 280.
23. Blackburn T.M., Gaston K.J. A critical assessment of the form of the interspecific relationship between abundance and body size in animals // J. Anim. Ecol. 1997. V. 66.
24. Brooks J.L., Dodson S.L. Predation, body size, and composition of plankton // Science. 1965. V. 150. P. 28-35.
25. Brown J.H., Maurer B.A. Macroecology: the division of food and space among species on continents // Science. 1989. V. 243.
26. Caswell H. Analysis of life table response experiments. I. Decomposition of effects on population growth rate // Ecol. Model. 1989. V. 46.
27. Damuth J. Population density and body size in mammals // Nature. 1981. V. 290.
28. Damuth J. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use // Biol. J. Linn. Soc. 1987. V. 31.
29. Duncan A. Body carbon in daphnids as an indicator of the food concentration available in the field // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol. 1985. V. 21.
30. Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method // Amer. Nat. 1985. V. 125, № 1.
31. Fenchel T. Intrinsic rate of natural increase: The relationship with body size // Oecologia. 1974. V. 14.
32. Harvey P.H., Pagel M.D. The comparative method in evolutionary biology. Oxford: Oxford Univ. Press, 1991.
33. Hosmer D. W. Lemeshow S. Applied logistic regression. 2<sup>nd</sup> ed. N.Y.: Wiley, 2000.
34. Ives A.R., Zhu J. Statistics for correlated data: Phylogenies, space, and time // Ecol. Appl. 2006. V. 16. № 1.
35. MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967.
36. Peters R.H. The ecological implications of body size. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983.
37. Polishchuk L.V. Conservation priorities for Russian mammals // Science. 2002. V. 297.
38. Polishchuk L.V., Vijverberg J. Contribution analysis of body mass dynamics in *Daphnia* // Oecologia. 2005. V. 144, № 2.
39. Quader S., Isvaran K., Hale R.E., Miner B.G., Seavy N.E. Nonlinear relationships and phylogenetically independent contrasts // J. Evol. Biol. 2004. V. 17.
40. Roff D.A. The evolution of life histories. N.Y.: Chapman and Hall, 1992.
41. Romanovsky Y.E., Feniova I.Y. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply. // Oikos. 1985. V. 44.
42. SAS Institute Inc. SAS® Learning Edition 2.0. Cary, NC, USA: SAS Institute Inc., 2004.
43. Sokal R. R. Rohlf F. J. Biometry. 3<sup>rd</sup> ed. N.Y.: Freeman, 1995.
44. Stearns S.C. The evolution of life histories. Oxford: Oxford Univ. Press, 1992.
45. Tessier A.J., Henry L.L., Goulden C.E., Durand M.W. Starvation in *Daphnia*: Energy reserves and reproductive allocation // Limnol. Oceanogr. 1983. V. 28.
46. Threlkeld S.T. Starvation and the size structure of zooplankton communities // Freshwater Biol. 1976. V. 6.
47. West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // Science. 1997. V. 276.

## **COMPARATIVE-SPECIES AND POPULATIONAL ASPECTS OF BODY MASS DYNAMICS**

© 2006 L.V. Polishchuk  
M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow

In this essay, two approaches to study the relationships with body mass are distinguished, one of which is comparative-species and the other is within-species, or populational. With the former approach, one deals with multi-species assemblages, and body mass is used as independent variable to build up allometric relationships. With the latter approach, body mass may be also regarded as independent variable (in studies of growth and individual development), but may – and we find it more interesting – be regarded as dependent variable when one focuses on an animal's response, in terms of body mass, to environmental conditions. The main tool to develop comparative-species relationships is regression analysis. On the contrary, at the within-species level regression relationships on body mass are normally not feasible probably because the range of body mass variation is usually too narrow. Here we consider a new method, called contribution analysis, to study body mass dynamics at the population level. Based on our previous research, two examples of comparative-species and within-species relationships involving body mass are considered – the logistic-regression relationship of the probability of being under threat of extinction as dependent on body mass in mammals and body mass dynamics of the cladoceran *Daphnia galeata* in response to food conditions, studied with contribution analysis.