

УДК 591.5 : 59+001.8

О РОЛИ ИСХОДНОЙ АКСИОМЫ В ЗООЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

П. А. Пантелеев

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Ленинский пр-т, 33, Москва, 117071 Россия

Получено 2 ноября 1998

О роли исходной аксиомы в зоологических исследованиях. Пантелеев П. А. — На примере нескольких проблем — динамики численности, экологической биоэнергетики, выделения подвидов — показано, что научные результаты зависят от выбора базового постулата (аксиомы).

Ключевые слова: базовый постулат, размножение, смертность, теплообмен, питание, зоота, подвид.

On the Role of the Primary Axiome in Zoological Investigations. Panteleev P. A. — On the example of several problems (population dynamics, ecological bioenergetics, subspecies recognition) scientific results are shown to depend on the base postulate (axiome).

Key words: base postulate, reproduction, mortality, heat exchange, feeding, zoota, subspecies.

Познание биологических явлений таково, что правильное решение научной проблемы нередко зависит от исходной методологической позиции автора в отношении явлений и процессов, обусловленных причинно-следственными связями. Вопрос не столько в том, чтобы понять *что* первично и *что* является следствием, а в том, что необходимо осознать само наличие подобной проблемы. Многие исследователи, решая частные задачи, не задумываются над методологической стороной. В большинстве случаев она присутствует в качестве общепринятой в данный период, фактически подсознательной для конкретного исследователя исходной аксиомы или базового постулата. Положение с исходной аксиомой напоминает в миниатюре ситуации с парадигмой Т. Куна (1975).

От альтернативного выбора исходной аксиомы зависят последующие построения структуры научного исследования в решении вопросов данного направления. Осознание альтернативных путей при выборе исходной аксиомы может существенно влиять на постановку научной задачи, правильного выбора методов ее решения, на весь ход научного исследования.

На определенные трудности в связи с инвертируемостью причинно-следственных отношений в биологии указывал Э. Майр (1970). Придавая в развитии всех отраслей биологической науки огромное значение исходным концепциям, понятийным представлениям, единообразию понимания терминов, в другом месте он пишет, насколько мало внимания уделяется философами науки тому факту, что концепции играют такую огромную роль. Между тем, пишет Майр, совершенно очевидно, что главная заслуга ученых, внесших наибольший вклад в развитие биологического мышления, заключается не в открытиях, а в том, что они разработали и усовершенствовали концепции (Мауг, 1982).

Эта статья посвящена рассмотрению некоторых биологических проблем, выбор путей решения которых зависит от исходной аксиомы. основополагающие постулаты относятся к такой области специальных знаний, которые, строго говоря, не могут быть доказаны. Для познания истины в этом случае самое главное состоит в том, что исследователь сознает, что возможна не просто иная исходная аксиома, но что он знает и формулу альтернативной аксиомы, и при этом одну из альтернатив осознанно принимает за таковую в своем исследовании.

Ошибочно считать, что обсуждения исходной аксиомы — некая теоретическая абстракция, далекая от практических нужд. Не станем забывать крылатые слова о том, что нет ничего практичнее хорошей теории.

Проблема динамики численности

Эмпирические наблюдения, казалось бы, свидетельствуют о том, что в причинно-следственном аспекте отношения следуют от размножения к смертности.

В каком-то месте родилось много особей какого-то вида, значит возросла и смертность родившихся особей. Если бы это было не так (если бы смертность не выросла), особи этого вида заняли бы всю территорию, где они расплодились. Если этого не произошло, значит смертность возросла.

Если учесть среднее число детенышей у пары крыс, период беременности, наступление половозрелости на третьем месяце жизни, то расчеты покажут, что пара крыс способна в течение года дать приплод величиной в 850 особей. За 3 года поколение одной пары крыс составит более 20 млн. особей. И если бы при этом не происходил рост смертности, потребовалось бы немного лет, чтобы потомки одной пары крыс покрыли собою всю поверхность Земли. Подобные расчеты приводились еще в 40-е гг. в практических руководствах по дератизации, давая понять, что дератизация спасает мир от его наводнения крысами. Эти представления одним из первых разрушил А. П. Кузякин (1952).

Концепция динамичности смертности и относительной статичности размножения господствовала не только в прикладной териологии, но и в работах теоретического плана. Было сформулировано понятие о видовых константах размножения (Северцов, 1941). Колеблущейся компонентой динамики численности признавалась смертность. Отсюда и зависимость всей системы динамики популяций от динамики смертности. При таком состоянии убеждений естественно главные силы научных изысканий были направлены на изучение факторов смертности. Разработку ведущих факторов возглавили крупные териологи прошлого. Лидерами в изучении кормового фактора были П. А. Свириденко и Н. П. Наумов. В изучении климатического фактора лидировал Н. И. Калабухов. В проблему «хищник-жертва», если не говорить о математических моделях Вольтерра, Костицина, Лотки, наибольший вклад внесли А. А. Слудский и С. С. Фолитарек. В изучении фактора эпизоотий главенствовал Б. К. Фенюк. Примечательно, что каждый лидер не считал «свой» фактор ведущим в динамике численности. П. А. Свириденко признавал ведущим климатический фактор, но Н. И. Калабухов настолько хорошо представлял его значимость, что не мог отдать этому фактору главную роль.

Господство представлений о ведущей роли внешних факторов (смертности) над внутренними (размножение) соответствовало существующей партийной идеологии, базирующейся на абсолютизации внешних сил. Признание приоритетности внутренних факторов в исследованиях советских ученых встречало осуждение со стороны КПСС (Кагрина, 1989). Ведущие отечественные зоологи к 1940 г. закладывали предпосылки будущей теории внутривидовых причин динамики численности. Так, Н. И. Калабухов (1940) подошел к пониманию качественных адаптивных изменений в составе популяции, И. Д. Стрельников (1940) показал зависимость размножения «от условий внутренней среды организма», главное из которых — теплообмен. Это было на I Экологической конференции в Киеве; а II Экологическая конференция (Киев, 1950), проходившая уже под знаком лысенковщины (Пантелеев, 1990), провозгласила «единственно правильный путь» решения проблемы динамики численности через анализ взаимоотношения организма и среды. На изучение факторов эндогенного характера по существу было наложено табу.

Приоритетность смертности глубочайшим образом проникла в сознание биологов. И в наше время имеются свидетельства проявлений прежней основополагающей аксиомы, как будто не было ни эндогенной теории стресса Г. Селье, ни авторегуляторной гипотезы динамики численности Д. Читти, Д. Христиана, Д. Дэвиса. Так, В. А. Бердников (1990) для аргументации ошибочного представления о неизменности потенциала размножения приводит слова Ч. Дарвина: «Не существует ни одного исключения из правила, согласно которому любое органическое существо естественно размножается в такой прогрес-

сии, что если бы оно не подвергалось истреблению, то потомство одной пары покрыло бы всю землю». Однако не следует думать, что любые высказывания классиков являются справедливыми в наше время и могут использоваться в качестве доказательств для возрождения уже устаревших аксиом.

С разделением факторов смертности на эндогенные и экзогенные, на зависимые и независимые от плотности популяции проблема динамики численности в общетеоретическом плане казалась почти решенной. После торжества эндогенной теории динамики численности прошло много лет, прежде чем зоологи стали сознавать, что до решения проблемы все еще далеко. С моей точки зрения, проблема не найдет решения с позиций приоритета прежней аксиомы.

Если массовое размножение уже факт, то велика ли разница в том, что его погубит: стресс ли, эпизоотия, недостаток корма или некий комплекс факторов. Это — неперспективный путь решения проблемы. Основные усилия должны быть направлены на исследование потенциала размножения, о чем говорил А. Н. Формозов (1940) на I Киевской экологической конференции. Именно эта стратегия исследований имеет прогностическое значение, что требует и практика прогнозирования массовых размножений. В чем причины реализации потенциала размножения? Всегда ли он высок, а массовое размножение не наступает только из-за существования сдерживающих механизмов смертности? Но это, по видимому, не так, потому что известно, что сам потенциал рождаемости — колеблющаяся величина, хотя бы вследствие различий в эмбриональной смертности. Еще большую, чем эмбриональная смертность, роль в воспроизводстве популяции играет доля участвующих в размножении самок в данный отрезок времени.

Таким образом, в проблеме «размножение—смертность» возможны 2 исходные альтернативные аксиомы. Один подход основан на приоритетности смертности. Именно он приводит к правильному с нашей точки зрения эволюционному выводу: вид потому так плодится, что это единственный его шанс не вымереть вследствие высокой смертности. Роль изначального базового постулата играет здесь смертность. С экологических же позиций исходным должно быть размножение. При его интенсивном развитии возникает обратная связь с информацией о плотности популяции, ограничивающей размножение. Эта обратная связь, очевидно, — результат позднейших эволюционных приобретений вида, которые можно рассматривать как адаптацию, направленную на уменьшение противоречия между эволюционным и экологическим приоритетами.

Что считать базовым постулатом — размножение или смертность, предстоит принимать субъекту исследования. Если это решение будет приниматься осознанно, можно считать задачу данной статьи выполненной.

Экологическая биоэнергетика организма

Энергетические процессы в организме складываются из 3 составляющих — дыхание, питание, теплообмен. Процесс дыхания мало изменчив, и даже незначительные отклонения его от нормы грозят организму летальным исходом. Поэтому изучение дыхания экологов практически не интересует как самостоятельная проблема. Изменения дыхания интересуют физиологов, но в рамках изучения проблемы теплообмена (перегрев, спячка). Так что для экологического изучения биоэнергетики животных остаются 2 составляющие — питание и теплообмен.

Эти процессы взаимосвязаны: питание создает организму, помимо жизнеобеспечения, не только работоспособность, но и тепло. И, кажется, нет проблемы в приоритетности изучения этих процессов. Согласно двум экологическим руководствам Н. П. Наумова (1955, 1963), в первом из них глава питания зна-

чится 4-й после вводных глав, а глава о теплообмене помещена на десятом месте. Во втором, переработанном издании, питанию посвящены 2-я и 3-я главы общим объемом 74 страницы, теплообмену — 6-я глава, объемом 34 страницы. Несогласные с постановкой самого вопроса о приоритетности между питанием и теплообменом приводят единственный аргумент о первичности яйца и курицы. В философии эта проблема, возможно, не решается, но в биологии такой проблемы нет. В онтологических отделах «первично» яйцо, а систематико-экологические отрасли приоритетность справедливо отдают курице.

В первых советских учебниках по основам экологии животных (Кашкаров, 1933, 1938) в соотношениях питания и теплообмена приоритетность отводилась теплообмену. Учебники начинались с обзора климатических факторов среды. Перелом произвел Н. П. Наумов (1948), показав, что многие черты образа жизни, а также географическое распространение животных определяются питанием. Это справедливое для докторской диссертации частное утверждение было перенесено как самодостаточное и всеобщее в цитированные выше учебные пособия. Концепция приоритетной роли питания на многие годы определила изучение разных сторон экологии животных. Экологию питания объектов своего изучения исследовал почти каждый зоолог, проблемы же теплообмена привлекали лишь единицы специалистов. Однако после многих лет приоритетного изучения питания животных, после первого этапа трофических исследований, посвященных типам питания и жизненным формам по питанию, крупных обобщений мы так и не получили. Неверная методологическая посылка обычно не позволяет подняться выше обобщений списочного состава кормов. Изменение «кашкар-овской» исходной аксиомы на «наумовскую» в конечном итоге привело к значительным упущениям в экологических знаниях.

Многие особенности образа жизни животных — подвижность, суточная активность, миграции, убежища, биотопическое распределение, географическое распространение, динамика численности, которые Н. Наумов (1948) считал зависящими от питания, в действительности определяются энергетикой животных, прежде всего, теплообменом (Пантелеев, 1983). Поскольку питание входит в компонентный состав энергетики, естественно его влияние на экологические черты как отдельного организма, так и вида в целом. Большинство же экологов теплообмен вообще не рассматривают в связи с питанием, не говоря уже о том, какой фактор в этом тандеме первичен.

Факторы, влияющие на питание животных, чрезвычайно многообразны и к тому же любой из них весьма изменчив. Из внешних факторов назовем видовое разнообразие корма, возможности колебаний его калорийности по местообитаниям, сезонам, в географическом аспекте и т. п. Из внутренних факторов отмечу половые и возрастные особенности животных, состояние их активности, фазы репродуктивного периода и т. д. Теплообмен, по сравнению с питанием, несравненно во много раз менее колеблющийся процесс. Причем большая часть его колебаний гасится за счет внутренних механизмов — изменением теплопродукции, которая изучается не экологами, а физиологами. Объектом экологов остается связь с внешней средой (другой составляющей теплообмена), т. е. — теплоотдача. Эколог не в состоянии своими методами отслеживать изменения теплопродукции. Но зависимость теплоотдачи и ее изменения, связанные с колебаниями температуры среды — главного фактора, влияющего на уровень теплоотдачи, подвластно экологическим методам и входит в область компетенции эколога.

Таким образом, при изучении биоэнергетики животного перед исследователем стоит альтернатива (если он понимает ее необходимость) выбора приоритетности процессов, составляющих общий энергетический процесс: теплообмен—питание, или питание—теплообмен. Приоритетность процессов должна на-

ходится в следующей последовательности причинно-следственных отношений (в более развернутом виде указанных процессов):

ТЕПЛООТДАЧА — ТЕПЛОПРОДУКЦИЯ — ПИТАНИЕ — ВЫДЕЛЕНИЕ

Главное в этой цепи — начало. Оно может быть только энтропийным физическим процессом — теплоотдачей. Например, изучая теплопродукцию, необходимо представлять, что основная часть ее является следствием теплоотдачи, т. е. мотивируется необходимостью компенсации теплопотерь. В свою очередь, величина теплопродукции является причиной, диктующей потребность в питании. Конечно, исследуя теплопродукцию, можно не думать ни о мотивационном процессе — теплоотдаче, ни тем более о последующем следственном процессе — питании. Большинство физиологов именно так и поступает. Не интересуясь следствиями познания теплопродукции, физиолог может ничего не потерять, тем более, что изучение питания — область эколога. Но отказ от понимания теплоотдачи, как мотивационного процесса теплопродукции, лишает физиологию теплообмена экологической стороны. Таков практический результат неосознанности базового постулата.

Эколог, изучающий питание, не осознающий зависимость питания от теплоотдачи, все выявляемые различия в питании пытается объяснить различным составом кормов. Приходится удивляться, что несмотря на огромное количество публикаций, посвященных различным сторонам проблемы питания животных, имеется очень мало данных о связи количества потребляемого корма с температурой среды.

В наших опытах с водяной полевкой *Arvicola terrestris* при понижении температуры среды с 18–20 до 4°C суточное потребление одного и того же корма возросло с 72 до 86 г (n=9–16) на одного зверька (Пантелеев, 1983). Для американской полевки *Microtus ochrogaster* установлено, что уровень потребления корма возрастал почти вдвое в условиях низкой температуры (Hammond et al., 1991). У полевки Брандта *Microtus brandti* установлена отрицательная корреляция между количеством потребленного корма и температурой содержания животных (Sanijaa, 1992). Приоритетность питания перед теплообменом опровергается одной из экспериментальных работ уральских экологов (Добринский и др., 1994). Справедливым остается утверждение, что существование организмов, представляющих открытые системы, далекие от равновесия, определяются оттоком тепла в окружающую среду (Волькенштейн, 1986).

Сознательный выбор исходной аксиомы при изучении экологической биоэнергетики — важнейшее условие сделать правильные выводы из результатов исследования.

Другие проблемы

При картографировании животного населения какого-либо региона зоогеографы базировались на постулате совпадения границ зоологического комплекса и геоботанических выделов. Поскольку геоботанические карты уже существовали, создание карт животного населения сильно упрощалось. Наиболее интенсивно исследования в этом направлении развивались школой А. П. Кузюкина.

В дальнейшем, однако, от указанного базового постулата пришлось отказаться, так как границы фаунистических комплексов слишком часто выходили за геоботанические. Смена исходной аксиомы обычно освещает перспективы новых исследований. Этот же пример демонстрирует прямо противоположное. Поскольку перспективы установления самостоятельных границ животного населения чрезвычайно усложнились, задача оказалась неизмеримо более трудоем-

кой, чем наполнение типов растительности животным населением. В результате среди зоологов произошло охлаждение к работам подобного рода.

Еще один пример приведу из области систематики. Ч. Дарвин ввел понятие «разновидность», которое позднее утвердилось как «подвид». Этим термином обозначались внутривидовые формы (популяции), морфологически отличающиеся друг от друга. При этом отличия между ними были наследственными. На протяжении столетия биологическая наука переживала бум подвидоописательства, реверсионные вспышки которого дают о себе знать и до сих пор. Исходно в основе разновидности (подвида) лежала аксиома о наследственном характере морфологических различий.

Со временем многие ведущие ученые стали понимать, что далеко не во всех случаях подвидовые различия являются наследственными, т. е. исходная аксиома оказывается несправедливой. С. В. Мейен (1990) сравнивает массовое описание подвидов с неосознанным коллекционированием марок.

Предпринятая автором этой статьи серия исследований по каузальному изучению географической изменчивости (Пантелеев, 1993) и анализу концепции подвида привела к следующим результатам. В рамках всей фауны грызунов Палеарктики оказалось, что подавляющее большинство подвидовых форм является результатом экотипической изменчивости с более или менее дискретным проявлением, соответствующей экогеографическим (климатическим) правилам (Пантелеев и др., 1990). В границах конкретной территории (Болгарии), где для 15 видов грызунов ранее было описано 10 подвидов, все эти подвиды оказались таксономическими артефактами (Пантелеев и др., 1991). Изучение полиморфизма одного конкретного вида, для которого описано не менее 20 подвидов, привело к необходимости отрицания всех его подвидов, за исключением одного (Пантелеев, 1996, 1997). Наконец, из теоретического анализа концепции подвида (Пантелеев, 1992) был сделан вывод, что подвидовой статус заслуживают иметь только такие географические популяции, для которых имеются веские доказательства о наследственном характере отличительных особенностей.

Систематик, решающийся на новоописание подвида, должен выбрать одну из альтернативных аксиом. По одной из них наличие таксономических отличий является самодостаточным аргументом для утверждения наследственного характера этих отличий. По другой — фактор наследственности нуждается в специальном доказательстве. При этом следует сознавать, что лишь вторая аксиома ведет к научному результату, первая же — в безыдейную область «филателии».

Таким образом, несколько приведенных в статье проблем в качестве примеров призваны показать необходимость осознанного выбора исходной аксиомы, играющей важную роль в научном исследовании.

Бердников В. А. Основные факторы макроэволюции. — Новосибирск : Наука, 1990. — 252 с.

Волькенштейн М. В. Энтропия и информация. — М. : Наука, 1986. — 190 с.

Добринский П. Л., Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М. Экспериментальная оценка роли кормового фактора // Экология. — 1994. — № 3 — С. 78–87.

Калабухов Н. И. Изменчивость и массовые размножения // Экол. конф.: Тез. докл. — Киев : Изд-во АН УССР. — 1940. — С. 36.

Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество. (Основы синэкологии). — М. : Медгиз, 1933. — 244 с.

Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. — М.; Л. : Медгиз, 1938. — 602 с.

Кузякин А. П. О размножении пасюков в городах // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. — 1952. — 57, № 3. — С. 15–26.

Кун Т. Структура научных революций. — М. : Прогресс, 1975. — 288 с.

Майр Э. Причина и следствие в биологии // На пути к теоретической биологии. 1. Прологомены. — М. : Мир, 1970. — С. 47–58.

Мейен С. В. Нетривиальная статья в биологии (Заметки о...) // Журн. общ. биол. — 1990. — 51, № 1. — С. 4–14.

Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. — М.; Л. : Изд-во АН СССР. — 1948. — 203 с.

- Наумов Н. П. Экология животных. — М. : Изд-во Сов. наука, 1955. — 533 с.
- Наумов Н. П. Экология животных. — М. : Высш. шк., 1963. — 618 с.
- Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. Адаптация грызунов и насекомоядных к температурным условиям среды. — М. : Наука, 1983. — 271 с.
- Пантелеев П. А. Проблема динамики численности животных: история, парадигма, эффект Читти // Пробл. динамики численности мелких млекопитающих. — Киев : Инст. зоол. АН УССР, 1990. — С. 3—11.
- Пантелеев П. А. Концепция подвида в систематике // Усп. совр. биологии. — 1992. — 112, № 3. — С. 350—358.
- Пантелеев П. А. О направлениях исследований географической изменчивости // Зоология и ландшафтная зоогеография. (Чтения памяти А. П. Кузюкина). — М. : Моск. о-во испыт. природы. — 1993. — С. 38—60.
- Пантелеев П. А. О внутривидовой систематике и таксономическом значении экстерьерных и краинометрических признаков у подвигов водяной полевки // Вестн. зоологии. — 1996. — № 3. — С. 21—25.
- Пантелеев П. А. Типы окраски водяной полевки // Зоол. журн. — 1997. — 76, вып. 7. — С. 850—859.
- Пантелеев П. А., Герасимов С., Христов Л. Влияние разных подходов к изучению изменчивости популяций на его результаты (на примере грызунов Болгарии) // Экология. — 1991. — № 5. — С. 4—56.
- Пантелеев П. А. Терехина А. Н., Варшавский А. А. Экогеографическая изменчивость грызунов. — М. : Наука, 1990. — 373 с.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1941. — 316 с.
- Стрельников И. Д. Значение условий внутренней среды организма // Экол. конф. : Тез. докл. — Киев : Изд-во АН УССР, 1940. — С. 89—90.
- Формозов А. Н. Закономерности массовых размножений у промысловых птиц и млекопитающих // Экол. конф. : Тез. докл. — Киев : Изд-во АН УССР, 1940. — С. 95—96.
- Hammond K. A., Wunder B. A. The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of a small herbivore, *Microtus ochrogasber* // *Physiol. zool.* — 1991. — 64, № 2. — P. 541—567.
- Karpinskaya R. S. Biological structuralism. Can it be considered a new paradigm? // *Biol. forum.* — 1989. — 82, № 3—4. — P. 333—334.
- Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution; and inheritance. — Cambridge : Belknap, 1982. — 974 p.
- Sanijaa R. Der Einfluss von Photoperiode and Temperatur auf den Nahrungsbedarf von *Miorotus brandti* // Erforschung biologisoher Ressourcen der Mongolei: 2 Int. symp. in Deutschland. — Halle-Wittegbergg, 1992. — S. 120.