

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Российский фонд фундаментальных исследований
Институт биологии развития им.Н.К.Кольцова

А.И.Зотин, А.А.Зотин

**НАПРАВЛЕНИЕ, СКОРОСТЬ И
МЕХАНИЗМЫ ПРОГРЕССИВНОЙ
ЭВОЛЮЦИИ**

Термодинамические основы

МОСКВА "НАУКА" 1999

Посвящается хирургам

Роберту Мамиконовичу Карапетяну

и

Тимуру Кобаевичу Харатишвили

благодаря искусству которых
данная книга получила свое завершение.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Проблемам эволюции животных и растений посвящено огромное количество исследований и казалось бы в этой области биологии все ясно. Однако это не так. Все более или менее ясно в отношении проблем микроэволюции: механизмов видообразования, объяснения целесообразности строения и поведения организмов, приспособленности организмов к условиям существования. Но иначе обстоит дело с пониманием макроэволюционных изменений и, в частности, до сих пор не разработаны в надлежащей мере такие кардинальные проблемы как направленность эволюционного процесса, наличие и механизмы прогрессивной эволюции и др. Конечно, начиная с Ламарка и до наших дней, осуществлено большое число попыток решить проблему эволюционного прогресса и регресса (см. Завадский, 1973; Филипченко, 1977; Назаров, 1984), но при этом большинство ученых (не считая дарвинистов, которые, фактически, отмахнулись от решения указанных проблем) опирались на представление о существовании в живой природе особых сил, отличных от сил и законов остального физического мира. Такой разрыв единой Природы на отдельные компартменты, в которых выполняются разные законы, вызывал и вызывает сопротивление, тем более, что предлагавшиеся особые силы и законы, как правило, носили качественный, словесный характер, что резко снижает их ценность по сравнению с известными физическими законами.

В то же время нет сомнений, что существует специфика жизненных явлений, заметно отличающая их от процессов, протекающих в неживой природе.

Эта специфика состоит в том, что все без исключения живые системы являются организованными, т.е. системами в которых осуществляются процессы регуляции и управления. Теория организованных систем еще не создана, хотя в таких науках, как информатика, кибернетика и синергетика к настоящему времени достигнут значительный прогресс.

Что касается процесса эволюции организмов, как и любых других биологических процессов, то для понимания многих ее проблем необходимо использовать достижения современной термодинамики. Больше того по мнению Викена (Wicken, 1980, 1987) использование термодинамики неравновесных процессов должно стать парадигмой конца двадцатого века, которая позволяет решать проблемы не решенные и не решаемые дарвинизмом. Дело в том, что термодинамика является общей феноменологической теорией любых процессов и явлений, протекающих в природе, сопровождающихся диссипацией энергии. Несомненно, что при протекании любых биологических процессов происходит диссипация энергии, так как они происходят в системах, далеких от равновесия. Поэтому термодинамика может и должна быть использована для решения биологических проблем, в том числе и проблем эволюции.

Однако для действенности провозглашенной Викеном парадигмы необходимо, чтобы, во-первых, была создана термодинамика нелинейных неравновесных процессов и, во-вторых, термодинамика должна быть объединена с науками, занимающимися проблемами организации и самоорганизации, т.е. создана термодинамика организованных систем. То и другое еще далеко от завершения. И все же некоторые достижения в области термодинамики неравновесных процессов и организованных систем имеются и было бы неразумным не использовать их для понимания общих проблем биологической эволюции. В частности, возможно введение на базе термодинамики неравновесных

процессов четкого определения прогрессивной эволюции и получение количественных критериев этого процесса.

В предыдущих двух книгах были рассмотрены термодинамические основы физиологических процессов (Зотин, 1988) и онтогенеза организмов (Зотин, Зотина, 1993). Настоящая монография посвящена проблемам биологической эволюции. В основу рассмотрения проблем макро и мегаэволюции и особенно прогрессивной эволюции в данной книге положены два термодинамических принципа: наименьшей диссипации энергии и наискорейшего спуска. Первый из них определяет общее направление эволюции любых термодинамических систем (в том числе и живых организмов), второй - возникновение в процессе эволюции высокоупорядоченных и организованных живых систем.

Охватить все вопросы эволюционного учения, опираясь на термодинамику, нереально, хотя термодинамический подход к проблемам эволюции пользуется известной популярностью среди специалистов (см. Wicken, 1987; Brooks, Wiley, 1988; Гладышев, 1988, 1996; Leuschner, 1989; Swensen, 1989, 1992, 1997; Хазен, 1993а, 1996). Мы коснемся указанных исследований очень кратко и лишь в той части, где они решают проблемы макро- и мегаэволюции, направленности эволюционных процессов, прогрессивной и регрессивной эволюции. Следует отметить при этом, что термодинамические соотношения будут приведены и использованы в минимальной степени - их более полное изложение приведено в предыдущих книгах (Зотин, 1988; Zotin, 1990) и статьях (Зотин, Зотин, 1995; Zotin, Zotin, 1996). Несмотря на это, данная монография, как и предшествующие пронизана термодинамической методологией, так как по нашему убеждению, как и по убеждению многих других авторов, теоретической основой любого макроскопического биологического процесса являются термодинамические закономерности.

В монографии использованы многочисленные экспериментальные данные, полученные в Лаборатории биофизики развития Института биологии развития РАН. С сотрудниками этой лаборатории осуществлялась не только совместная экспериментальная работа, но и проводились многочисленные дискуссии по обсуждаемым в книге проблемам. Всем участникам этих работ и дискуссий и особенно Т.А.Алексеевой, И.Г.Владимировой, В.В.Гаврилову, В.А.Грудницкому, С.Ю.Клейменову, В.А.Коноплеву, И.С.Никольской, Н.Д.Озернюку, Е.В.Преснову, Л.И.Радзинской, В.С.Фаустову, а также профессорам И.Лампрехту, Б.Шааршмидту и Д.Лёйшнеру (Германия) мы приносим свою искреннюю благодарность. Мы благодарим также директора Института биологии развития РАН, академика Н.Г.Хрущова, профессоров Б.Р.Стриганову и С.Г.Васецкого за благожелательную критику данной работы. Книгу удалось опубликовать только благодаря помощи члена-корреспондента РАН Г.И.Абелева и финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

Часть 1.

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

Главный вопрос, который встает при рассмотрении биологических явлений, даже такого масштаба как процесс эволюции организмов, сводится в самом общем виде к следующему: является ли это явление естественным процессом, т.е. процессом перехода системы из менее вероятного в более вероятное состояния, или оно осуществляется под влиянием особых причин или законов нефизического характера, т.е. является по нашему определению (Зотин, Зотина, 1993) неестественным процессом. В рамках материалистических представлений кажется очевидным, что эволюция организмов представляет собой естественный процесс. Естественные физико-химические процессы в феноменологическом плане описываются термодинамикой неравновесных процессов. Поэтому второй вопрос, который следует решить при построении теоретических основ эволюционного учения, сводится к вопросу о применимости в этом случае основных соотношений и методологии термодинамики неравновесных процессов. Этот вопрос всегда вызывал ожесточенные споры, но в последнее время он потерял остроту, так как появилось большое число исследований, показывающих плодотворность термодинамики, как основы для дальнейшего развития эволюционного учения (Коноплев, Зотин, 1975; Коноплев и др., 1975; Зотин, Коноплев, 1976; Wicken, 1979, 1980, 1985, 1986, 1987; Зотин, Криволицкий, 1982; Wiley, Brooks, 1982, 1983; Зотин, 1984; Brooks, 1984, 1986; Brooks et al., 1984; Brooks, Wiley, 1984, 1988; Leuschner, 1989; Swensen, 1989, 1992, 1997; Zotin, 1990; Голубев, 1991; Зотин,

Зотина, 1993; Зотин, Зотин, 1995; Zotin, Zotin, 1996). Соответственно в данной книге принимается, что многие проблемы макро- и мегаэволюции можно решать опираясь на соотношения и методологию термодинамики неравновесных процессов. Исходя из этого, уместно было бы кратко напомнить основные положения термодинамики неравновесных процессов.

Глава 1. Необходимые сведения из термодинамики неравновесных процессов

Подробное изложение основных методов и соотношений термодинамики неравновесных процессов можно найти в многочисленных руководствах и учебниках (Денбиг, 1954; де Гроот, 1956; Пригожин, 1960; де Гроот, Мазур, 1964; Хаазе, 1967; Залевски, 1973; Дьярмати, 1974; Бахарева, 1976; Преснов, 1976а; Гуров, 1978; Журавлев, 1979; Leuschner, 1979; Быстрой, 1987) и специальных обзорах и монографиях по термодинамике биологических процессов (Антонов, 1968; Зотин, 1974, 1976;1988; Николаев, 1976; Рубин, 1984; Кеплен, Эссиг, 1986; Brooks, Wiley, 1988; Leuschner, 1989; Зотин, Зотина, 1993). Ниже мы приведем лишь краткие выводы из этих работ, опираясь, естественно, в основном на наши публикации (Зотин, 1988, Zotin, 1990, Зотин, Зотина, 1993; Зотин, Зотин, 1995, Zotin, Zotin, 1996).

В основе термодинамики неравновесных процессов, кроме соотношений классической термодинамики, лежат следующие положения:

1. **Линейные законы**, согласно которым вблизи от равновесия выполняются *феноменологические уравнения*

$$\bar{J}_i = \sum_{j=1}^n L_{ij} X_j, \quad (i=1, \dots, n), \quad (1)$$

где \bar{J}_i - удельные *термодинамические потоки*; X_j - *термодинамические силы*; L_{ij} - *феноменологические коэффициенты*. Для систем далеких от равновесия феноменологические уравнения записываются в виде

$$\bar{J}_i(X) = \sum_{j=1}^n L_{ij}(X) X_j, \quad (i=1, \dots, n) \quad (2)$$

2. Соотношение взаимности Онзагера

$$L_{ij} = L_{ji} \quad (3)$$

или в нелинейной области

$$L_{ij}(X) = L_{ji}(X) \quad (4)$$

3. Разбиение скорости изменения энтропии на два члена

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt}, \quad (5)$$

где $d_e S / dt$ - скорость поступления или выхода энтропии из открытой системы, которая носит название *потока энтропии*, а $d_i S / dt$ - *продукция энтропии* внутри системы.

4. Второе начало термодинамики в виде

$$\frac{d_i S}{dt} \geq 0, \quad (6)$$

показывающее, что любой необратимый процесс, протекающий внутри системы, сопровождается возникновением энтропии, т.е. диссипацией энергии.

5. Уравнение Гиббса

$$dU = TdS + pdV + \sum_{k=1}^m \mu_k dn_k, \quad (7)$$

где U - внутренняя энергия системы; T - абсолютная температура; S - энтропия; p - давление; V - объем; μ_k - химический потенциал; n - число молей вещества k .
Уравнение (7) особенно широко используют в термодинамике линейных необратимых процессов.

6. Конститутивные уравнения

$$\psi = \frac{T}{V} \frac{d_i S}{dt} = \sum_{j=1}^n \bar{J}_j X_j \geq 0, \quad (8)$$

где ψ - удельная диссипативная функция системы.

В нелинейной области оно имеет вид

$$\psi = \frac{T}{V} \frac{d_i S}{dt} = \sum_{j=1}^n \bar{J}_j (X_j) X_j \geq 0. \quad (9)$$

7. Сопряженные процессы:

$$\psi_c = \frac{T}{V} \frac{d_i S_c}{dt} = \sum_{k=1}^m \bar{J}_k X_k \leq 0, \quad (10)$$

которые осуществляются только при обязательном выполнении неравенства (8) или (9).

8. *Принцип минимальной скорости продукции энтропии в стационарном состоянии (теорема Пригожина):*

$$\psi = \min, \quad (11)$$

из которой следует критерий эволюции:

$$\frac{d\psi}{dt} \leq 0. \quad (12)$$

Критерий эволюции (12) показывает, что в процессе релаксации системы к равновесному или стационарному состоянию удельная диссипативная функция непрерывно уменьшается пока не достигнет минимальной величины (11).

9. *Критерий эволюции для нелинейных систем, близких к линейным, вида (Зотин, Зотина, 1977; Зотина, Зотин, 1980; Зотин, 1988; Leuschner, 1989; Завальнюк, 1991):*

$$\frac{d\psi_d}{dt} \leq 0, \quad (13)$$

где ψ_d - функция внешней диссипации (псидфункция), которая введена исходя из следующих соображений. Известно (Пригожин, 1960), что для химических систем справедлива формула

$$\psi = \frac{1}{V} \sum_{\rho=1}^n A_{\rho} v_{\rho},$$

где $v_\rho = d\xi / dt$ - скорость ρ реакции; $\xi = dn_\rho / v_\rho$ - степень полноты реакции; V_ρ - стехиометрические коэффициенты; $A_\rho = V_\rho \mu_\rho$ - химическое сродство; μ_ρ - химический потенциал. Известно также, что

$$A = - \left\{ \frac{dG}{d\xi} \right\}_{p,T} = - \left\{ \frac{dH}{d\xi} \right\}_{p,T} + \left\{ \frac{dS}{d\xi} \right\}_{p,T},$$

где G - свободная энергия Гиббса; H - энтальпия. Подставляя это выражение в предыдущее, получаем

$$\Psi = - \frac{1}{V} \sum_{\rho=1}^n \left\{ \frac{dH}{d\xi_\rho} \right\}_{p,T} v_\rho + \frac{T}{V} \sum_{\rho=1}^n \left\{ \frac{dS}{d\xi_\rho} \right\}_{p,T} v_\rho.$$

Теперь, вводя обозначения:

$$\Psi_d = - \frac{1}{V} \sum_{\rho=1}^n \left\{ \frac{dH}{d\xi_\rho} \right\}_{p,T} v_\rho = \frac{1}{V} \sum_{\rho=1}^n r_{p,T}^{(\rho)} v_\rho = \dot{q} \quad (14)$$

и

$$\Psi_u = \frac{T}{V} \sum_{\rho=1}^n \left\{ \frac{dS}{d\xi_\rho} \right\}_{p,T} v_\rho, \quad (15)$$

получаем разбиение

$$\Psi = \Psi_d + \Psi_u, \quad (16)$$

где Ψ_u - функция связанной диссипации (псиуфункция); $r_{p,T}^{(\rho)}$ - тепловой эффект ρ реакции; \dot{q} - удельная скорость теплопродукции.

Разбиение (16) вытекает также из рассмотрения физического смысла диссипации энергии в открытой системе (Зотин, 1974) и из различных термодинамических соображений (Landauer, 1973; Tykodi, 1974; Wangsness, 1975; Lurie, Wagensberg, 1979a,b; Leuschner, 1981, 1989; Завальнюк, 1991). Приведенное

выше доказательство разбиения (16) справедливо не только для чисто химических, но и для любых других термодинамических систем (Зотина, Зотин, 1980).

Физический смысл функции внешней диссипации ясен (14), поэтому, критерий эволюции (13) может быть записан в виде

$$\frac{d\dot{q}}{dt} \leq 0. \quad (17)$$

Таким образом, критерий эволюции, как для систем близких к равновесию (12), так и для слабо нелинейных систем (13), показывает, что в процессе изменения этих систем происходит уменьшение интенсивности диссипации энергии, которая в стационарном состоянии достигает минимальной величины. Для сильно нелинейных систем доказать неравенства типа (12) и (13) пока не удастся, но можно их ввести, опираясь на следующий постулат.

10. Принцип наименьшей диссипации энергии, согласно которому (Зотин, 1988, Зотин, Зотина, 1993):

в устойчивом состоянии любой термодинамической системы скорость диссипации энергии в ней минимальна

т.е.

$$\psi_d = \min.$$

Если речь идет о сильно нелинейных системах, то в этом случае псидфункция в стационарном состоянии не обязательно константна и критерий эволюции (13), (17) можно записать как

$$\frac{d\bar{\psi}_d}{dt} = \frac{d\bar{\dot{q}}}{dt} \leq 0, \quad (18)$$

а принцип наименьшей диссипации энергии в виде

$$\bar{\psi}_d = \min, \quad (19)$$

где $\bar{\psi}_d$ и \bar{q} - усредненные значения соответственно псидфункции и интенсивности теплопродукции системы.

Н.Н.Моисеев (1987) предложил несколько иную формулировку принципа наименьшей диссипации энергии, которая звучит следующим образом: *"если допустимо не единственное состояние системы (процесса), а целая совокупность состояний, согласных с законами сохранения и связями, наложенными на систему (процесс), то реализуется то ее состояние, которому отвечает минимальное рассеяние энергии, или что то же самое, минимальный рост энтропии"* (стр.27). По сути дела эта формулировка мало отличается от приведенной выше. Другими словами, Моисеев (1987) и мы (Zotin, Zotina, 1971; Зотин, Зотина, 1976, 1993; Зотин, 1974, 1988) независимо друг от друга предложили новый термодинамический принцип, который включает в себя второе начало и охватывает практически все явления природы. Следует, однако, отметить, что, переходя к биологическим проблемам, Н.Н.Моисеев несколько занизил значение предложенного принципа, сведя его фактически к принципу оптимальности.

Принцип наименьшей диссипации энергии можно графически изобразить в виде схемы, показанной на рис.1(1). Положение шарика на дне чаши с круглым дном соответствует наиболее устойчивому, стационарному состоянию системы. Если систему вывести из этого состояния, то она стремится вернуться в прежнее устойчивое состояние с минимальной интенсивностью диссипации энергии. Подобного рода изменения можно назвать нестационарным переходным процессом (Зотин, 1988).

11. Интегральный принцип наименьшей диссипации энергии, согласно которому (Зотин, Алексеева, 1984; Зотин, Зотина, 1987, 1993):

устойчивым является такой неравновесный процесс, при котором суммарная удельная диссипация энергии в системе за изучаемый отрезок времени минимальна

Фактически это утверждение является следствием принципа наименьшей диссипации энергии (19), и его можно записать в следующем виде:

$$\int_{t_1}^{t_2} \bar{\psi}_d dt = \int_{t_1}^{t_2} \bar{q} dt = \min. \quad (20)$$

Неравновесный процесс типа (20) осуществляется через ряд стационарных состояний, т.е. путем стационарного переходного процесса. Такой процесс можно изобразить в виде схемы, показанной на рис.2(1).

Как отметил Пригожин (1959, 1960), если в системе или в системе и среде имеется двойной масштаб времени протекания необратимых процессов, то переход системы к состоянию равновесия само собой разбивается на два этапа: появление стационарного состояния и эволюция системы через ряд стационарных состояний к равновесию. Наиболее устойчивая траектория (или *креод* по терминологии Уоддингтона, 1970) проходит по дну корыта [рис.2(1)].

12. Вероятностная интерпретация критериев эволюции.

Критерии эволюции термодинамики неравновесных процессов (12,13,18), как и критерий классической термодинамики (6), показывают не только направление изменений термодинамической системы, но и определяют смысл этих изменений - переход системы из менее в более вероятное состояние. Это вытекает из

вероятностной интерпретации понятия энтропии и диссипативных функций. Ниже мы остановимся только на последнем, так как для характеристики неравновесных процессов, к которым относятся все жизненные явления, включая процессы биологической эволюции, значение имеют главным образом изменение диссипативных функций.

Процесс приближения термодинамической системы к равновесному или стационарному состояниям можно сопоставлять с процессом рассасывания крупномасштабной флуктуации (Гуров, 1978). С этой точки зрения теория флуктуаций понимание процесса релаксации флуктуаций может многое дать для понимания кинетики приближения термодинамической системы к равновесному или стационарному состояниям.

Как известно (Гленсдорф, Пригожин, 1973; Залевски, 1973; Гуров, 1978), возникновение флуктуации в изолированной системе, находящейся в равновесном состоянии, описывается формулой Эйнштейна

$$p = C \exp \frac{\Delta S}{k} ,$$

где $p(\alpha_1, \dots, \alpha_n)$ - плотность вероятности отклонения параметров $\alpha_1, \dots, \alpha_n$ от их значений в состоянии равновесия $\alpha_1^0, \dots, \alpha_n^0$; $\Delta S = S_0 - S$; S_0 - величина энтропии системы в состоянии равновесия; k - константа Больцмана.

Опираясь на положения, высказанные группой авторов (Nicolis, Babloyantz, 1969; Nicolis, 1971; Nicolis, Prigogine, 1971; Гленсдорф, Пригожин, 1973) о том, что формула Эйнштейна может быть использована для описания флуктуаций около неравновесного стационарного состояния в открытой системе и используя некоторые термодинамические соображения (Зотин, Зотина, 1977; Зотина, Зотин, 1980; Зотин, 1988), мы получили зависимость диссипативной функции от плотности вероятности в следующем виде:

$$\psi = \psi_{st} + \frac{k' dp}{p dt}, \quad (21)$$

где ψ_{st} - величина удельной диссипативной функции в стационарном состоянии;
 $k' = kT / V$.

При получении формулы (21) молчаливо предполагалось, что плотность вероятности является функцией времени. В то же время в формуле Эйнштейна она является функцией только термодинамических параметров. Это связано с тем, что формула Эйнштейна описывает уже возникшую флуктуацию и плотность вероятности в этом случае не является функцией времени. В нашем случае речь идет о релаксации флуктуации, поэтому, плотность вероятности должна быть функцией не только термодинамических параметров, но и времени. Больше того, так как при рассасывании флуктуации параметры сами являются функциями времени, то можно считать, что в этом случае плотность вероятности является функцией только времени.

Как видно из (21), чтобы получить зависимость диссипативной функции от вероятности состояния системы, нужно знать скорость изменения плотности вероятности при приближении системы к стационарному состоянию. Логично предположить (Зотин, Зотина, 1977; Зотина, Зотин, 1980), что

$$\frac{dp}{dt} = f(p),$$

где $f(p)$ - бесконечно дифференцируемая функция в окрестности точки P_{st} (в окрестности стационарного состояния).

Разложим эту функцию в ряд Тейлора, получим

$$\frac{dp}{dt} = f(p_{st}) + \frac{f'(p_{st})}{1!} (p - p_{st}) + \frac{f''(p_{st})}{2!} (p - p_{st})^2 + \dots \quad (22)$$

Учитывая, что при $p = p_{st} \rightarrow dp / dt = 0$, будем иметь $f(p_{st}) = 0$.

Если термодинамическая система недалеко уклонилась от стационарного состояния, то в разложении (22) можно ограничиться линейным членом, а именно

$$\frac{dp}{dt} = a_1 (p_{st} - p), \quad (23)$$

где $a_1 = -f'(p_{st}) > 0$.

Подставляя (23) в (21) получаем

$$\psi = \psi_{st} + b_1 \left(\frac{p_{st}}{p} - 1 \right), \quad (24)$$

где $b_1 = a_1 kT / V > 0$.

Из этой формулы следует, что чем больше плотность вероятности системы, тем меньше величина диссипативной функции, и наоборот. Очевидно также, что при $p \rightarrow p_{st}$ диссипативная функция стремится к своему стационарному значению.

Если система далека от равновесия, то изменение плотности вероятности (22) будет определяться не только первым членом этого уравнения. Ограничиваясь двумя членами степенного ряда Тейлора, получим уравнение:

$$\frac{dp}{dt} = a_1 (p_{st} - p) + a_2 (p_{st} - p)^2, \quad (25)$$

где $a_2 = f''(p_{st}) / 2 > 0$

Подставляя выражение (25) в (21), имеем

$$\psi = (b_1 + b_2 p_{st}) \frac{p_{st}}{p} + \psi_{st} - b_1 + b_2 (p - 2p_{st}), \quad (26)$$

где $b_2 = a_2 kT / V$.

Сопоставляя (26) с разложением (16), можно считать (Зотина, Зотин, 1980), что

$$\psi_d = (b_1 + b_2 p_{st}) \frac{p_{st}}{p}, \quad (27)$$

$$\psi_u = \psi_{st} - b_1 + b_2 (p - 2p_{st}). \quad (28)$$

Очевидно, что при $p = p_{st}$ должно выполняться равенство $\psi_d = \psi_{st}$, поэтому (27) можно записать в виде

$$\begin{aligned} \psi_d &= \psi_{st} \frac{p_{st}}{p}, \\ \psi_u &= b_2 (p - p_{st}), \end{aligned} \quad (29)$$

где $\psi_{st} = b_1 + b_2 p_{st}$.

Легко показать, что сопоставления (27) - (29) будут справедливы и в том случае, если мы учтем все члены разложения в уравнении (22). Если в этом уравнении оставить три члена разложения, то $\psi_{st} = b_1 + b_2 p_{st} + b_3 p_{st}^2$. Для четырех членов ряда Тейлора $\psi_{st} = b_1 + b_2 p_{st} + b_3 p_{st}^2 + b_4 p_{st}^3$ и т.д. Из приведенных рассуждений следует, что для любой термодинамической системы выполняется равенство

$$\psi_d p = \psi_{st} p_{st} = z. \quad (30)$$

13. Кинетика приближения термодинамической системы к конечному состоянию.

Сначала ограничимся случаем, когда выполняется уравнение (23), т.е. система находится вблизи от стационарного состояния. Решая это уравнение, получаем

$$p = p_{st} [1 - B \exp(-a_1 t)], \quad (31)$$

где $B < 1$ - положительная константа; $B = 1 - p_0 / p_{st}$; p_0 - вероятность состояния системы в начальный момент времени $t=0$.

Подставляя (30) и (31) в (24) и учитывая разбиение (16), имеем

$$\psi = \psi_d = \frac{\psi_{st}}{1 - B \exp(-a_1 t)}. \quad (32)$$

Во время развития и роста организм приближается к конечному стационарному состоянию и с определенного момента он попадает в линейную область, где будет справедливо уравнение (32). Так как в линейной области $\bar{\psi} = \bar{\dot{q}}_{O_2}$ (Зотин, 1988) и $\bar{\psi}_{st} = \bar{\dot{q}}_{st}$, где $\bar{\dot{q}}_{st}$ интенсивность потребления кислорода в конечном стационарном состоянии, то уравнение (32) можно записать в виде, которое поддается экспериментальной проверке:

$$\bar{\dot{q}}_{O_2} = \frac{\bar{\dot{q}}_{st}}{[1 + B \exp(-a_1 t)]}. \quad (33)$$

Это уравнение хорошо согласуется с данными, полученными нами для пресноводных двустворчатых моллюсков (рис. 3), и данными Броди (Brody, 1945), полученными для млекопитающих.

При определенных допущениях, когда система достаточно близко подходит к конечному стационарному состоянию, уравнение (33) может быть трансформировано следующим образом:

$$\psi = \psi_{st} [1 + A \exp(-a_1 t)], \quad (34)$$

где $A = b_1 B / \psi_{st}$.

Это уравнение хорошо согласуется с зависимостью, полученной в термодинамике линейных необратимых процессов на основании совершенно иных соображений (см. де Гроот, Мазур, 1964; Зотин, 1988).

Уравнение (34) также достаточно хорошо согласуется с экспериментальными данными, полученными для млекопитающих. Так, Броди (Brody, 1945) приводит следующие эмпирические уравнения для описания изменений основного обмена во время роста домашних млекопитающих:

$$\text{лошади} \quad \bar{q}_{O_2} = 22[1 + 7 \exp(-0.22t)],$$

$$\text{коровы} \quad \bar{q}_{O_2} = 16[1 + 23 \exp(-0.096t)],$$

$$\text{овцы} \quad \bar{q}_{O_2} = 27[1 + 17 \exp(-0.22t)],$$

т.е. используют для этих целей уравнение вида (34).

В нелинейной области следует использовать разложение (22) в более полном виде. Это сильно усложняет кинетические уравнения. Поэтому, мы ограничились квадратичным выражением (Зотин, Зотина, 1977; Зотина, Зотин, 1980; Зотин, 1988). В этом случае уравнение (25) можно записать в следующем виде

$$\frac{dp}{dt} = ap^2 + bp + c, \quad (35)$$

где $a = a_1$; $b = -(a_1 + 2a_2 p_{st})$; $c = a_1 p_{st} + a_2 p_{st}^2$.

Это уравнение Риккати. Решая его, получим

$$p = p_{st} - \frac{a_1}{a_2[C \exp(a_1 t) - 1]}.$$

где $C = a_1 / [a_2(p_{st} - p_0)] + 1 > 1$, p_0 – вероятность состояния системы в момент времени $t=0$.

Подставляя это решение в (29), имеем

$$\psi_d = \psi_{st} \frac{C \exp(a_1 t) - 1}{C \exp(a_1 t) - A},$$

(36)

$$\psi_u = -\frac{b_1}{C \exp(a_1 t) - 1}.$$

где $1 < A = a_1 / (a_2 p_{st}) + 1 < C$.

Теперь мы можем использовать полученные соотношения для описания кинетики изменения диссипативных функций во время развития и роста организмов. Анализ уравнений (36) показывает, что ψ_d положительна на всей области определения, монотонно асимптотически уменьшается, стремясь к ψ_{st} . ψ_u отрицательна на всей области определения монотонно увеличивается, стремясь к 0. Таким образом, при $t \rightarrow \infty$, $\bar{\psi}_d \rightarrow \bar{\psi}_{st}$, а $\bar{\psi}_u \rightarrow 0$, что соответствует свойствам этих функций.

Сопоставление особенностей кинетики изменения $\bar{\psi}_d$ и $\bar{\psi}_u$ - функций с реальными данными, полученными при изучении изменения интенсивности потребления кислорода и теплопродукции в оогенезе шпорцевой лягушки, в зародышевом развитии кур, во время роста рыб и насекомых (Зотин, Зотина, 1993) показали, что изменение диссипативных функций может быть описано соотношением (36). Таким образом, опираясь на теорию флуктуаций Эйнштейна и некоторые термодинамические соображения, были получены кинетические уравнения для диссипативных функций, которые показывают, что критерии

эволюции отражают процесс перехода системы из менее вероятного в более вероятное состояние.

14. Принцип наискорейшего спуска. Согласно второму началу термодинамики (6) при протекании необратимых процессов энтропия изолированной системы возрастает и к состоянию равновесия достигает максимальной величины. В открытой, неравновесной системе основную роль играет не изменение энтропии, а функция внешней диссипации (13),(18), которая уменьшается при протекании необратимых процессов, и по мере приближения системы к равновесному или стационарному состоянию переходит в диссипативную функцию /см.(16), рис.3/. Эта последняя при протекании необратимых процессов также непрерывно уменьшается (12), а в состоянии равновесия равна нулю (8).

Во всех указанных случаях речь идет о конечной характеристике равновесного состояния (энтропия системы максимальна, диссипативная функция равна нулю). Другими словами, второе начало ничего не говорит о том, как и с какой скоростью осуществляется переходный процесс, а только о его направлении и о конечном значении энтропии или диссипативной функции. Для характеристики самого переходного процесса требуется некий новый принцип, попытка формулировки которого предпринималась многими авторами, опираясь на экстремальные принципы механики и второе начало термодинамики (Циглер, 1966; Преснов, 1973, 1976б;1977; Чернавский, 1975; Шахпаронов, 1987; Swensen,1889; Azzone, 1994; Зотин, Зотин, 1995; Zotin, Zotin, 1996). В конечном счете этот принцип (усиленный критерий эволюции по терминологии Преснова, 1973, 1976б) можно сформулировать следующим образом (Зотин, Зотин, 1995):

в процессе приближения термодинамической системы к равновесному или стационарному состояниям функция внешней диссипации убывает наискорейшим возможным способом

Аналитическое выражение для этого критерия имеет вид (см. Преснов, 1976б):

$$\frac{\partial X_i}{\partial t} = -k^2(X) \frac{\partial \psi_d}{\partial X_i}. \quad (37)$$

Автономная динамическая система (37) позволяет написать (Преснов, 1976б, 1977) для функции внешней диссипации [принимая $k^2(X)=1$]

$$\frac{d\psi_d}{dt} = -\sum_{i=1}^n \left(\frac{dX_i}{dt} \right)^2. \quad (38)$$

Циглер (1966), а позднее и другие авторы (Николис, Пригожин, 1979; Swensen, 1989, 1992, 1997; Хазен, 1993, 1996), называет этот принцип *законом максимальной скорости порождения энтропии* и считает, что его можно вывести из второго начала термодинамики. Записывается этот закон (Swensen, 1989), в обозначениях, принятых в данной работе, в виде неравенства

$$\frac{d\Delta\psi_d}{dt} > 0 \rightarrow \Delta\psi_{\max}. \quad (39)$$

Этот закон можно назвать *принципом наискорейшего спуска* (Циглер, 1966) или *принципом наискорейшего спуска* (Преснов, 1976б; Зотин, Зотин, 1995). Шахпаронов (1987) выводит его, как и все законы термодинамики, из принципа наименьшего действия механики. По его представлениям изменение состояния любой физической системы можно характеризовать действием D

$$D = \int_{t_1}^{t_2} L \cdot dt,$$

где L - функции Лагранжа, имеющая размерность энергии. Согласно принципу наименьшего действия процесс перехода системы из состояния 1 в состояние 2 протекает так, что функционал D имеет наименьшее из возможных значение. Если задан интервал времени $t_2 - t_1 = Const$, то при протекании процесса экономится энергия. Если постоянно изменяется L , то экономится время, т.е. процесс протекает наискорейшим путем.

Как считает Чернавский (1975) принцип наименьшего действия механики справедлив только для обратимых процессов, поэтому он применим только для систем близких к равновесию, т.е. в лучшем случае в области термодинамики линейных необратимых процессов. Мы также не думаем, что законы термодинамики можно вывести из принципов механики, хотя попытки такого рода широко известны (Циглер, 1966; Vojta, 1967; Biot, 1970; Дьярматы, 1974; Бахарева, 1976; Garrod, 1984; Шахпаронов, 1987; Хазен, 1993, 1996; Мещериков, Улыбин, 1994) и возможно они в конце концов приведут к успеху.

Если пока оставить в стороне попытки доказательства принципа наискорейшего спуска, опираясь на принципы механики, или второе начало термодинамики, то можно принять принцип наискорейшего спуска в качестве аксиомы или начала термодинамики. Оправданием для такого постулата может служить то, что на его основе легко понять причины появления в процессе приближения больших систем к равновесию подсистем, которые двигаются в обратном направлении, уклоняясь от равновесия. Упоминание о такой возможности имеется в книге Моисеева (1988) и в статье Азоне (Azzone, 1994)*, но

* Оба автора ссылаются при этом на Онзагера (Onsager, 1931a), который первым обосновал такую возможность.

подробнее эта идея разработана в наших работах (Зотин, Зотин, 1995; Zotin, Zotin, 1996), в которых показано, что согласно принципу наискорейшего спуска появление в материнской системе подсистем, уклоняющихся от равновесия, является обязательным событием, так как их движение в направлении неравновесия ускоряет общее движение большой системы к состоянию равновесия.

То, что возникновения подобного рода подсистем ускоряет процесс приближения большой системы к равновесию следует из второго начала термодинамики (Зотин, Зотин, 1995). Действительно, пусть производная псидфункции по времени (38) относится к таким необратимым процессам, среди которых отсутствуют процессы типа (10). Обозначим ее символом R_1 . Производная псидфункции по времени для процессов, среди которых присутствуют необратимые процессы типа (10) обозначим через R_2 . Для последнего типа процессов мы должны разбить правую часть уравнений (38) на две части

$$R_2 = \frac{d\psi_i}{dt} - \frac{d\psi_c}{dt} = -\sum_{i=1}^n \left(\frac{dX_i}{dt} \right)^2 + \sum_{c=1}^m \left(\frac{dX_c}{dt} \right)^2,$$

где ψ_i - функция внешней диссипации уменьшающаяся, а ψ_c -увеличивающаяся в ходе приближения системы к стационарному или равновесному состоянию. Легко показать, что

$$R_2 > R_1, \quad (40)$$

т.е.

$$\frac{d\psi_i}{dt} - \frac{d\psi_c}{dt} > \frac{d\psi_d}{dt},$$

так как согласно второму началу термодинамики для компенсации увеличения псидфункции ψ_c изменение ψ_i должно быть больше, чем $\Delta\psi_d$, т.е. $\Delta\psi_i = \Delta\psi_c + \Delta\psi_d$. Уклонение подсистемы от равновесия может осуществляться только за счет сопряженных процессов (10), происходящих внутри большой системы. Больше того, согласно второму началу эта компенсация должна сопровождаться возникновением энтропии, т.е. скорость уменьшения функции внешней диссипации должна в целом возрасти на $d\Delta\psi_d/dt$ [см. (39)]. Общая система будет двигаться к состоянию равновесия более быстрым способом, чем она двигалась бы, если бы уклонения подсистемы в направлении от равновесия не происходило. Другими словами, для осуществления принципа наискорейшего спуска необходимо появление в большой системе подсистем, которые не приближались бы, а уклонялись от равновесного состояния. Условия, ограничения и обязательность появления таких подсистем пока не ясны, но то, что они возможны и желательны следует из принципа наискорейшего спуска и существования сопряженных процессов (10).

15. Кинетика сопряженных процессов. В результате протекания сопряженных процессов происходит уклонение части системы (подсистемы) от равновесия. Такая подсистема может быть охарактеризована функцией внешней диссипации ψ_{sub} большей, чем функция внешней диссипации всей системы ψ_d . Логично, поэтому, за меру диссипативной функции сопряженных процессов принять разницу $\psi_c = \psi_{sub} - \psi_d$.

Рассмотрим термодинамические силы, влияющие на потоки удельных диссипативных функций всей системы и подсистемы, уклонившейся от равновесия. Уравнение (32) в дифференциальной форме может быть записано следующим образом:

$$\frac{d\psi_d}{dt} = -\alpha_1(\psi_d - \psi_{st})\psi_d, \quad (41)$$

где $\alpha_1 = a_1 / \psi_{st}$.

В уравнении (41) левая часть представляет поток функции внешней диссипации, а правая - величину, пропорциональную термодинамической силе. Можно предположить, что сопряженные процессы в системе возникают под действием той же термодинамической силы. С другой стороны, на сопряженные процессы действует также термодинамическая сила, под действием которой подсистема стремится прийти в равновесие со всей системой. Очевидно, по аналогии с уравнением (41) эта сила будет пропорциональна выражению $(\psi_d - \psi_{sub})\psi_{sub}$. Таким образом, для потока функции внешней диссипации подсистемы можно записать

$$\frac{d\psi_{sub}}{dt} = \alpha_2(\psi_d - \psi_{st})\psi_d - \alpha_3(\psi_{sub} - \psi_d)\psi_{sub}, \quad (42)$$

где α_2 и α_3 - коэффициенты пропорциональности.

Сопоставление формул (41) и (42) показывает, что кинетика сопряженных процессов будет определяться уравнением

$$\frac{d\psi_c}{dt} = \frac{d(\psi_{sub} - \psi_d)}{dt} = \alpha_4(\psi_d - \psi_{st})\psi_d - \alpha_3(\psi_c + \psi_d)\psi_c, \quad (43)$$

где $\alpha_4 = \alpha_2 + \alpha_1$.

Анализ уравнения (43) показывает, что функция диссипации сопряженных процессов сначала возрастает, достигая максимума, а затем уменьшается, стремясь к 0 при $t \rightarrow \infty$.

В определенных условиях, когда функции внешней диссипации подсистемы и всей системы различаются незначительно, а приближение системы к конечному стационарному состоянию достаточно медленно по сравнению со скоростью возрастания Ψ_{sub} , в уравнении (42) можно считать, что $\Psi_{sub} \approx \Psi_d$, а $\Psi_d - \Psi_{st} \approx const$. В этом случае уравнение (42) примет вид

$$\frac{d\Psi_{sub}}{dt} \approx \beta\Psi_{sub}, \quad (44)$$

где β – константа.

Решением уравнения (44) будет экспонента

$$\Psi_{sub} \approx \Psi_0 \exp(\beta t), \quad (45)$$

где Ψ_0 - значение диссипативной функции подсистемы в начальный момент времени $t=0$.

Глава 2. **Необходимые сведения из теории биологической эволюции**

К середине прошлого века оформились в окончательном виде два подхода в изучении эволюции природных систем, сыгравшие выдающуюся роль в науке: теория эволюции физических систем, опирающаяся на второе начало термодинамики (Клаузиус, 1934), и теория эволюции живых систем, опирающаяся на теорию естественного отбора (Уоллес, 1898; Дарвин, 1939). Хотя та и другая теории рассматривали вопрос об эволюции, они резко отличались друг от друга (Гленсдорф, Пригожин, 1973). В первом случае речь шла об эволюции, как о процессе приближения физической системы к состоянию равновесия и связанному с этим упрощению и разрушению системы, во втором - об увеличении сложности биологических систем, которое неизбежно должно было сопровождаться

удалением от состояния равновесия. Отличались и методология исследований. Термодинамика является дедуктивной наукой и ее основной задачей является изучение общих причин и направления изменений любых процессов, протекающих в Природе. В противоположность этому теория естественного отбора возникла на базе индуктивных представлений и стремилась объяснить, главным образом, механизмы биологической эволюции.

Хотя эволюция жизни на Земле - единый процесс, начинающийся с наследственных изменений отдельных организмов и кончающийся преобразованием биоценозов, он складывается из отдельных крупных этапов, каждый из которых имеет свои особенности и свои специфические механизмы. Большинство исследователей выделяют два этапа эволюции: микроэволюцию (возникновение новых видов) и макроэволюцию (последующее появление более крупных таксонов вплоть до типов). Последовательные дарвинисты считают, что способы эволюционных изменений в обоих случаях мало отличаются друг от друга. Однако существует и другая точка зрения, согласно которой макроэволюция имеет свои особенности и механизмы, отличные от механизмов микроэволюции. Более того, кроме понятия макроэволюции выделяют еще и понятие мегаэволюции (изменение биоценозов и всех организмов биосферы в целом), так как она, как будет видно из последующего, также обладает своими специфическими механизмами и особенностями.

1. Микроэволюция

Микроэволюцией называют процессы, протекающие в популяциях и заканчивающиеся образованием нового вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Северцов, 1987; Яблоков, Юсуфов, 1998;). При образовании нового вида с помощью пусковых механизмов эволюции происходит притирка организмов к

условиям существования, возникновение целесообразных морфологических структур и поведения. Основой этих пусковых механизмов является естественный отбор, теория которого создана в середине прошлого века Уоллесом (1898) и Дарвином (1939). Хотя до сих пор продолжаются споры вокруг этой теории, очевидно, что она непоколебима, т.е. может и должна лежать в основе понимания механизмов эволюционных изменений организмов (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Медников, 1973; Воронцов, 1980, 1984; Грант, 1980, 1991; А.С.Северцов, 1987; Татаринов, 1987; Иорданский, 1979, 1990, 1994; Яблоков, Юсуфов, 1998). Поэтому нет необходимости подробно останавливаться на доказательствах справедливости теории естественного отбора. Однако для того, чтобы показать насколько бесперспективны всякие попытки опровергнуть или существенным образом преобразовать эту теорию, рассмотрим ее аксиоматическую основу.

Теория естественного отбора, объясняющая каким образом возникают новые виды, опирается на большое число наблюдений, экспериментальных данных и практику селекции домашних животных и растений. В то же время, она может быть построена на чисто дедуктивной основе. Это хорошо понимали создатели эволюционного учения (Уоллес, 1898; Дарвин, 1939) и последующие ученые, работавшие в этой области науки (Тимирязев, 1939; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Шмальгаузен, 1969; А.С.Северцов, 1987; Яблоков, Юсуфов, 1998).

Аксиоматика

Аксиоматике эволюционного учения посвящено довольно много работ (Воронцов, 1980, 1984; Медников, 1982, 1984, 1989; Jongeling, 1985). Так как в данном разделе книги речь идет только о доказательствах неизбежности естественного отбора в живой природе, мы изложим эту аксиоматику, следуя Дарвину (1939) (см. также Тимирязев, 1939; Берг, 1977), в сокращенной, но как нам кажется, логически более ясной форме.

Наличие естественного отбора среди организмов, населяющих Землю, вытекает из следующих очевидных, т.е. взятых из повседневного опыта, аксиом или постулатов.

Постулат первый: *все живые организмы способны размножаться в геометрической прогрессии.*

Этот постулат очевиден для одноклеточных организмов, так как простое деление клеток происходит в геометрической прогрессии. Он очевиден и для многоклеточных организмов, так как если бы он не был верен, ни один вид организмов не мог бы после возникновения увеличить свою численность. Из первого постулата вытекает наличие перенаселенности в живой природе и неизбежной гибели лишних организмов, особенно на ранних стадиях развития.

Постулат второй: *все живые организмы обладают свойством изменчивости.*

Это утверждение следует из человеческого опыта и является очевидным свойством живых систем.

Постулат третий: *изменения организмов могут наследоваться.*

Это утверждение, как и предыдущее, вытекает из человеческого опыта. На нем основано семейное и видовое сходство любых организмов.

Наличие естественного отбора в живой природе является следствием этих трех постулатов, так как свойство изменчивости приводит к возможности выбора

среди множества организмов, судьба которых predetermined перенаселенностью, возникающей в результате непрерывного размножения организмов. Этот выбор закрепляется в последующих поколениях благодаря третьему постулату. Таким образом, отрицание естественного отбора возможно только в том случае, если будет опровергнут хотя бы один из трех приведенных постулатов. На наш взгляд это невозможно и, поэтому, теория естественного отбора никогда не будет опровергнута.

Из указанных постулатов вытекает еще одно следствие: напряженность конкуренции за жизнь и интенсивность естественного отбора, как указал А.Н.Северцов (1925, 1934), наибольшая на зародышевых стадиях развития организмов.

Вопрос о роли термодинамических закономерностей эволюции будет подробнее рассмотрен в последующей главе этой книги. Здесь можно только отметить, что в основу аксиоматики теории эволюции, изложенной выше, может быть положен принцип наискорейшего спуска (Зотин, Зотин, 1995). Так, согласно принципу наискорейшего спуска формирующиеся в первичном бульоне неравновесные подсистемы, с одной стороны, должны стремиться как можно дольше сохранять свое неравновесное состояние, т.е. обладать свойством гомеостаза, с другой - формировать вторичные подсистемы, имеющие степень неравновесности состояния не меньшую, чем исходная подсистема, т.е. обладать способностью к размножению и наследованию своих свойств. В тоже время, такие подсистемы в соответствии с принципом наискорейшего спуска должны сохранять способность к изменчивости, чтобы на их основе могли возникнуть подсистемы с еще меньшей вероятностью. Другими словами, сформированные за счет сопряженных процессов, протекающих в общей материнской системе, подсистемы стремятся приобрести основные свойства живых систем - устойчивость, наследственность и изменчивость. Из этих свойств, включающих способность к

размножению в геометрической прогрессии, вытекает, как отмечалось, необходимость конкуренции и естественного отбора, лежащих в основе современного эволюционного учения.

Синтетическая теория эволюции

Во времена Уоллеса и Дарвина еще не было четких представлений о механизмах наследования. Поэтому одним из самых коварных возражений против теории естественного отбора был, так называемый, парадокс Джинкина, согласно которому возникший новый признак будет быстро разбавляться в последующих поколениях этого организма. Это, как подробно доказывает Тимирязев (1939), не опровергает теорию естественного отбора, но сильно осложняет ее приложение к расчетам реальных скоростей эволюции.

Последующее развитие науки привело к установлению дискретности наследственных факторов - генов, их малой изменчивости, насыщенности природных популяций различными мутациями и т.д. Это послужило основой для возникновения синтетической теории эволюции, в которой произошло объединение теории естественного отбора с генетическими данными и ликвидация трудностей, связанных с парадоксом Джинкинса. Синтетическая теория эволюции помимо указанных положений, включает в себя очень важное утверждение, согласно которому объектом эволюционного изменения является популяция, а не организм, как считали раньше, а также описание различных способов и условий действия естественного отбора, т.е. конкретных механизмов микроэволюционного процесса. Они могут быть самыми разнообразными. Это разнообразие, естественно, до конца не выявлено и по мере развития биологии могут быть обнаружены новые специфические механизмы микроэволюционных изменений тех или иных групп животных. В синтетической теории эволюции выделяют следующие механизмы подобного рода (Симпсон, 1948; Маур, 1968, 1974;

Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Шмальгаузен, 1969; Медников, 1973; Левонтин, 1978; Воронцов, 1980, 1984; Грант, 1980, 1991; Северцов, 1987; Яблоков, Юсуфов, 1998):

1) географическая изоляция части популяции, что приводит к несколько различным условиям действия естественного отбора в разных частях популяции и постепенного преобразования организмов изолированной части популяции в новый вид;

2) репродуктивная изоляция, т.е. невозможность или ограничение возможности скрещивания некоторых групп особей данного вида между собой, например, вследствие различия в размерах, разного времени полового созревания, размножения в разные сезоны года, несовместимости хромосомных наборов и др.;

3) популяционные волны - внезапное сокращение или увеличение численности популяций в результате изменения экологических условий их существования, что может привести к быстрому обогащению популяции редкими генами.

Возможны, конечно, и другие механизмы образования новых видов, но все они включают в себя на определенном этапе действие естественного отбора.

Одно время в нашей литературе много было разговоров, связанных с попыткой опровергнуть или преуменьшить роль естественного отбора в образовании новых видов, опираясь на понятие "горизонтального переноса" генов (Кордюм, 1982; Корочкин, 1982, 1985; Корочкин, Ивановский, 1983). Очевидно, однако, что если даже такой перенос существует не только у прокариот, но и у эукариот, он не может кардинальным образом изменить наши представления об эволюции организмов: просто это еще один вид изменчивости, который реализуется в эволюции только в результате действия естественного отбора (Воронцов, 1984; Яблоков, 1984; Татаринов, 1987; Северцов, 1990). То же самое относится к теории симбиогенеза, согласно которой некоторые крупные

таксономические подразделения (например, лишайники или даже эукариоты в целом) возникли путем симбиоза различных организмов (Тахтаджан, 1973; Маргелис, 1983; Воронцов, 1984; Schwemmler, 1989).

Таким образом, несмотря на довольно частые критические замечания и сомнения, с микроэволюцией все более или менее ясно.

2. Макроэволюция

Макроэволюцией называют процессы, приводящие к возникновению таксонов надвидового ранга: родов, семейств, классов и т.д. (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Северцов, 1987, 1990). Макроэволюция охватывает большие группы организмов, громадные промежутки времени и, поэтому, теория макроэволюции должна решать несколько иные задачи, чем теория микроэволюции. Это, прежде всего, выяснение истории развития (филогенез) отдельных систематических групп и построение на этой основе естественной классификации организмов, направленность эволюционного процесса в филогенезе отдельных групп, прогресс и регресс в живой природе и др. Не все эволюционисты, как в прошлом (см. обзоры Шмальгаузен, 1969; Завадский, 1973; Филипченко, 1977; Назаров, 1984), так и в настоящем (Мейен, 1975, 1979; Кордюм, 1982; Корочкин, 1982, 1985) считают, что указанные проблемы макроэволюции разрешимы в рамках теории естественного отбора. Разберем, поэтому, несколько подробнее вопрос о направленности эволюционных процессов.

Биологический и морфо-физиологический прогресс

Еще со времен Ламарка (1809, 1809) возникли представления о направленности процесса эволюции. Последующее развитие биологии и особенно многочисленные палеонтологические находки показали, что с ходом эволюции

возникали все более совершенные и сложно устроенные животные и растения. Направленность эволюционного процесса в этом отношении, т.е. наличие прогрессивной эволюции в живой природе, вряд ли вызывает у кого-либо сомнения и процесс макроэволюции обычно изображают в виде древа (рис.4). В отдельных таксонах существует и другие

линии направленности эволюции: в сторону специализации, увеличения размеров тела и мозга, упрощения строения и функционирования и т.д. (Шмальгаузен, 1939, 1969; Завадский, 1973; Филипченко, 1977; Назаров, 1984; Северцов, 1987, 1990; Яблоков, Юсуфов, 1998). Хотя к настоящему времени наблюдается смещение интересов эволюционистов-теоретиков в сторону проблем макроэволюции и изучения направленности эволюционных процессов, обычно они решаются в традиционных, идущих со времен Дарвина и Уоллеса, позиций, согласно которым механизмы макроэволюции ничем не отличаются от механизмов микроэволюции (Simpson, 1953; Rensch, 1954, 1960; Майр, 1968; Яблоков, 1968, 1980; Завадский, Колчинский, 1977; Тимофеев-Ресовский, 1980; Галл, 1983; Северцов, 1987, 1990; Татаринов, 1987; Старобогатов, 1988; Иорданский, 1990, 1994; Яблоков, Юсуфов, 1998). Однако если в отношении изучения специфических механизмов макроэволюции практически нет никаких сдвигов, то в отношении классификации макроэволюционных процессов достигнуты заметные успехи.

Прежде всего это касается работ А.Н.Северцова (1925, 1934, 1939), который значительно прояснил смысл прогрессивной эволюции, разбив это понятие на понятия биологического и морфо-физиологического прогресса.

Биологический прогресс той или иной группы организмов характеризуется увеличением численности, расширением ареала распространения, увеличением числа систематических подразделений. Такие признаки биологического прогресса характерны не только для сложно устроенных организмов, но и, например, для многих бактерий, простейших и паразитов, т.е. биологический прогресс не

обязательно связан с увеличением сложности строения и организованности живых систем. Биологический прогресс или, другими словами, успех в борьбе за существование может достигаться, согласно Северцову (1934), следующими различными путями:

1. Ароморфоз - приспособительное изменение, при котором общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается.

2. Идиоадаптация - приспособительное изменение, при котором энергия жизнедеятельности взрослых потомков не повышается, но и не понижается.

3. Ценогенез - приспособительное изменение зародышей и личинок животных, при котором общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков не изменяется.

4. Общая дегенерация - приспособительные изменения взрослых потомков, при которых общая энергия жизнедеятельности понижается.

В этой схеме собственно эволюционный прогресс, как его понимал Ламарк, относится только к ароморфозам. Это направление биологической эволюции А.Н.Северцов и предложил называть морфо-физиологическим прогрессом.

Позднее представления Северцова была расширены и уточнены многими авторами: предложена новая терминология, видоизменено понятие морфо-физиологического прогресса, рассмотрены факторы определяющие направления биологического прогресса и т.д. (Шмальгаузен, 1939, 1969; Rensch, 1954, 1960; Давиташвили, 1956, 1972; Huxley, 1957; Завадский, 1958, 1969;1971; Завадский, Колчинский, 1977; Сутт, 1977; Мирзоян, 1983; А.С.Северцов, 1987, 1990; Иорданский, 1990, 1994). Дополнительно были предложены понятия биотехнического, неограниченного и биогеоценологического прогресса (Яблоков, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Яблоков, Юсуфов, 1998).

Эти уточнения несомненно полезны и необходимы, но они в некотором отношении затемнили простые и ясные понятия, предложенные Северцовым.

Поэтому, мы будем придерживаться разработок именно этого автора, хотя некоторые уточнения, внесенные И.И.Шмальгаузен (1939, 1969) и другими (Завадский, 1958, 1969, 1971; А.С.Северцов, 1987, 1990), следует принять во внимание. Так, Шмальгаузен предложил объединить пункты 2 и 3, указанные выше, и назвать идиоадаптацию - алломорфозом. Общую дегенерацию он называет катаморфозом, что также можно принять для единообразия терминологии. Соответственно, говоря об эволюционных процессах, полезно использовать понятия ароморфоза для описания направлений эволюции, связанных с ароморфозами, и аллогенез для процессов эволюции по пути идиоадаптаций (Тахтаджан, 1951; Завадский, 1958, 1969, 1971). Логично было бы также называть направление эволюции, приводящее к упрощению и общей дегенерации организмов - катагенезом (Парамонов, 1966). В дальнейшем мы будем придерживаться именно этой терминологии, включив в понятие аллогенеза, в соответствии с методологией теории Северцова, понятия теломорфоза и гиперморфоза, предложенных Шмальгаузен (1939) для характеристики узко специализированных изменений организмов в процессе эволюции.

Итак, в современной терминологии теория Северцова сводится к трем главным направлениям биологического прогресса:

1. *Ароморфоз* - эволюционные изменения группы организмов путем ароморфоза;
2. *Аллогенез* - эволюционные изменения путем идиоадаптаций (алломорфозов);
3. *Катагенез* - изменение в результате упрощения организации (общая дегенерация).

И.И.Шмальгаузен (1939, 1969) пришел к выводу (и этот вывод поддерживается многими другими авторами (см. Завадский, Колчинский, 1977; А.С.Северцов, 1987, 1990; Яблоков, Юсупов, 1998), что следует несколько

видоизменить понимание биологического прогресса, поставив во главе угла показатель приспособленности организмов (*адапциогенез*). В этом случае ароморфоз определяется как процесс приобретения приспособлений общего значения, позволяющих расширить зону адаптивности, алломорфоз - процесс замены одних приспособлений на другие, не расширяющие зону адаптивности, катаморфоз - регрессивные изменения организмов, связанные с переходом к более простым взаимоотношениям со средой и снижением зоны адаптивности. Это вполне логичное для чистых дарвинистов преобразование теории биологического прогресса, как будет видно из дальнейшего, закрыли пути понимания механизмов эволюционного прогресса, не на много улучшив теорию, развитую Северцовым: очевидно, что определения последнего включают в себя указанные толкования, так как повышение общей энергии жизнедеятельности организмов ведет к увеличению возможности приспособиться к различным условиям существования, т.е. расширение зоны адаптивности, а снижение - к уменьшению такой возможности.

3. Прогрессивная эволюция

Наличие эволюционного прогресса в живой природе не вызывает сомнений прежде всего из-за наличия палеонтологических данных, показывающих что в реальной эволюции происходило появление все более совершенных животных. На рис.5, например, приведены данные о времени появлении разных классов позвоночных животных в процессе эволюции (Кэрролл, 1992). Как видно из этого рисунка бесчерепные появились еще в кембрии, хрящевые и костные рыбы - в силуре, земноводные - в девоне, пресмыкающиеся - в карбоне, млекопитающие - в триасе и птицы - в юре. Время появления на Земле все более совершенных животных разделяли миллионы лет, так что прогрессивная эволюция, во всяком

случае это касается млекопитающих, шла не так уж быстро, хотя направленность ее очевидна (рис.5).

Большинство российских авторов считают, что прогрессивная эволюция равнозначна понятию морфо-физиологического прогресса - арогенезу. Казалось бы, что вслед за уточнением понятия прогресса отечественные эволюционисты должны были бы исследовать возможные механизмы этого грандиозного процесса. Но этого не случилось, по-видимому, в результате давления авторитетов основателей теории естественного отбора, которые считали что направленности эволюционных процессов не существует и нет необходимости как-либо выделять механизмы макроэволюции. И все же доказательства направленности многих эволюционных изменений и особенно прогрессивной эволюции (рис.5) настолько очевидны, что дарвинисты вынуждены были искать объяснения этим явлениям.

Обычно считается, что направленность эволюции отдельных групп животных и растений связана с наличием целого ряда ограничений, которые и определяют эту направленность. А.С.Северцов (1990), например, выделяет следующие факторы, ограничивающие возможности эволюции той или иной группы организмов: 1) физические и химические законы; 2) морфологические особенности строения организмов; 3) ограничения, накладываемые онтогенезом; 4) экологические ограничения.

Очевидно, что такими ограничивающими факторами невозможно объяснить факт прогрессивной эволюции животных и растений. Поэтому, многие ученые вообще отрицают наличие направленности органической эволюции и морфо-физиологический прогресс ничем не выделяют из остальных эволюционных изменений организмов, считая, что в этом случае действуют такие же закономерности, как при видообразовании или возникновении целесообразного строения и поведения организмов. Фактически, подобного рода объяснения реальных процессов, происходящих в живой природе - это попытка уйти от

решения проблемы, что и является причиной живучести ламаркистских теорий прогрессивной эволюции.

Суть представлений Ламарка (1937), касающихся прогрессивной эволюции, состояла в утверждении, что существует особый, специфический для живых организмов закон самоусовершенствования (принцип градаций), который приводит к постепенному усложнению их организации. Утверждение об особой силе или законе, действующих в направлении увеличения степени совершенства организмов в процессе прогрессивной эволюции, лежит в основе большинства теорий неоламаркистов (Завадский, 1973, Филипченко, 1977; Назаров, 1984). Подобного рода теории не могут удовлетворить большинство ученых, так как наличие особых законов или сил требует, как это принято в науке, специальных доказательств. Можно, конечно, вводить подобного рода утверждения в качестве постулатов или аксиом, но в таком случае должны быть указаны следствия, которые поддаются проверке. Существует также, так называемый, принцип дополненности, который гласит, что новые принципы или теории не должны противоречить старым прочно установленным истинам, а только дополнять и обобщать их. Как показано выше, теория естественного отбора не может быть опровергнута, так как она опирается на очевидные аксиомы, поэтому любая теория макроэволюции и, тем более, теория прогрессивной эволюции, должна содержать в себе на каком-либо этапе естественный отбор.

Биоэнергетический прогресс

Как отмечалось, согласно А.Н.Северцову (1925, 1934, 1939) морфофизиологический прогресс осуществляется через ароморфозы - приспособительные изменения организмов, в результате которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается. Хотя определение ароморфозов страдает некоторой неопределенностью, оно содержит в себе основу,

на которой можно построить количественные критерии эволюционного прогресса, пригодные для сравнительно-эволюционных исследований. В частности, Ивлев (1959, 1963) и Дольник (1968, 1878) конкретизировали представления Северцова о повышении общей энергии жизнедеятельности организмов, идентифицировав ее с повышением в ходе прогрессивной эволюции стандартного или основного обмена.

Стандартный обмен (потребление кислорода в состоянии покоя при 20°C у пойкилотермных животных и в термонейтральной зоне - у гомойотермных) как и другие виды энергетического обмена, связан с массой тела, так называемыми, аллометрическими соотношениями вида

$$\bar{Q}_{O_2} = aM^k \quad (46)$$

и

$$\bar{q}_{O_2} = aM^{-b} \quad (47)$$

где \bar{Q}_{O_2} и \bar{q}_{O_2} - соответственно, скорость (в мВт) и интенсивность (в мВт/г) потребления кислорода; M - масса организма (в г); a , k и b - коэффициенты, причем $b = 1 - k$. При сопоставлении стандартного обмена у разных видов нельзя сравнивать животных, имеющих разную массу, так как из формулы (47) следует, что интенсивность потребления кислорода уменьшается по мере увеличения массы животного (коэффициент b у всех организмов больше нуля и меньше единицы). Следовательно, у более крупных животных интенсивность дыхания всегда ниже, чем у мелких, даже если эти животные относятся к одному семейству или классу. Сравнивать энергетический метаболизм мыши и слона по интенсивности дыхания бессмысленно, так как масса тела у них отличается на 5 порядков, не говоря уж о сравнении энергетического обмена слона и инфузории, когда разница в массе достигает 15 порядков.

Исходя из этого, Ивлев (1959) в качестве основного показателя энергии жизнедеятельности животных предложил использовать коэффициент a из аллометрических соотношений (46) и (47), который соответствует интенсивности дыхания организма массой в 1 г. Эта величина, конечно, условная, так как слоны, так же как и инфузории, не бывают массой в 1 г, но иного выхода для сравнения стандартного обмена разных видов животных или растений нет.

Попытка Ивлева использовать биоэнергетический показатель для характеристики прогрессивной эволюции животных не удалась (Ивлев, 1963). Более удачливым в этом отношении оказался Дольник (1968). Используя данные о стандартном обмене самых разнообразных групп животных, он показал, что коэффициент a заметно возрастает по мере увеличения сложности организации животных от простейших до млекопитающих и птиц (табл. 1).

Т а б л и ц а 1.

Диапазон массы тела и стандартный обмен [константы a и k из аллометрического соотношения (46)] в разных классах и типах животных (Дольник, 1968).

Типы и классы	Масса, г	A	k	Авторы
Protozoa	10^{-9} - 10^{-8}	0,098	0,75	(1)*
Anthozoa	10^{-8} - 10^{-2}	0,19	0,86	(2)
Oligochaeta	10^{-5} - 10^2	0,54	0,61	(3)
Xiphosura	10^{-2} - 10^2	0,47	0,81	(2)
Crustacea	10^{-6} - 10^{-3}	0,93	0,81	(4)
Mollusca	10^{-4} - 10^1	1,15	0,75	(2)
Insecta	10^{-3} - 10^1	3,15	0,67	(5)
Acrania	10^{-4} - 10^1	2,13	0,91	(6)
Cyclostomata	10^{-2} - 10^2	1,70	0,80	(7)

Pisces	$10^{-3} - 10^3$	1,71	0,81	(7)
Amphibia	$10^{-3} - 10^3$	1,45	0,67	(8)
Reptilia	$1 - 10^5$	4,60	0,67	(8)
Mammalia	$1 - 10^6$	21,4	0,73	(9)
Mammalia	$1 - 10^6$	18,0	0,76	(10)
Aves	$1 - 10^4$	51,9	0,64	(11)
Aves	$1 - 10^4$	21,1	0,74	(12)
Aves	$1 - 10^4$	40,9	0,66	(12)

*(1) Hemmingsen, 1960; (2) Дольник, 1968; (3) Ивлев, 1963; (4) Винберг, 1950; (5) Wigglsworth, 1953; (6) Ивлев, 1961; (7) Винберг, 1956; (8) Brown, 1964; (9) Brody, 1945; (10) Kleiber, 1947; (11) Brody, Proctor, 1932; (12) King, Farner, 1961.

Позднее данные, приводимые Дольником, были уточнены (Коноплев, Зотин, 1975; Коноплев и др., 1975; Зотин, Криволицкий, 1982; Зотин, 1979, 1984; Zotin, 1990), но основной вывод, сделанный этим автором, что коэффициент a для крупных таксонов порядка класса и типа возрастает по мере усложнения организации животных, полностью подтвердился. Больше того, оказалось, что при сопоставлении стандартного обмена (коэффициента a) той или иной группы животных (табл.1) и времени обнаружения этой группы в палеонтологической летописи (Зотин, 1979; 1984; Зотин, Криволицкий, 1982), выявляется явная тенденция усиления энергетического обмена по мере протекания биологической эволюции (рис.6). Как видно из этого рисунка, в процессе эволюции происходило последовательное появление животных со все более высоким уровнем стандартного обмена, т.е. увеличивались энергетические возможности организмов. Таким образом, хотя критерий эволюционного прогресса, использованный Ивлевым и Дольником, не получил широкого признания (особенно среди

профессиональных эволюционистов), нет сомнений, что он может быть положен в основу количественной характеристики такого направления прогрессивной эволюции, как биоэнергетический прогресс.

По предположению Дольника (1968) прогрессивная эволюция равнозначна биоэнергетическому прогрессу. На этом положении мы подробнее остановимся во второй части данной книги, здесь же рассмотрим представления двух других авторов, рассматривающих прогрессивную эволюцию с позиций биоэнергетики. Кратко они сводятся к следующему.

И.И.Свеницкий (1977, 1980, 1981) предлагает ввести новый постулат: принцип биоэнергетической целенаправленности, согласно которому

“каждый элемент живой природы в своем развитии и функционировании стремится к состоянию, обеспечивающему в существующих условиях внешней среды наиболее полное использование свободной энергии системой данного трофического уровня, в которую этот элемент входит.”

Автор приходит к выводу, "что в процессе эволюции использование свободной энергии каждой нишей непрерывно возрастает как за счет увеличения размеров популяции, использующих данный вид свободной энергии, так и путем повышения их биоэнергетического коэффициента полезного действия" (Свеницкий, 1980, С.7).

К сходным выводам пришел и Н.С.Печуркин (1982). Он формулирует энергетический принцип экстенсивного развития биологических систем в виде двух соотношений

$$\frac{dH_e}{dt} \geq 0$$

и

$$dH_e \rightarrow \max$$

(где H_e - поток энергии среды, который может быть использован живыми организмами) и энергетический принцип интенсивного развития, согласно которому в процессе эволюции возрастает удельная используемость свободной энергии. "Согласно обсуждавшимся энергетическим принципам, магистральное направление эволюции существует, и оно заключается в увеличении способности захватывать и использовать потоки свободной энергии..." (Печуркин, 1982, С.106). Реализовать эти принципы живые системы могут при освоении новых ареалов или при резких изменениях условий существования вида за счет быстрого увеличения численности популяции. Подтверждение этим принципам автор находит в экспериментах с микробными популяциями в проточных культурах и в теории ароморфозов (Печуркин, 1982).

Очевидно, что данные, приводимые на рис.6 подтверждают принципы, высказанные указанными выше авторами, как, и идею Шноля (1973, 1979) о возрастании кинетического совершенства в процессе биологической эволюции. Мы же, как будет показано дальше, даем этому явлению иное объяснение, основанное на постулатах термодинамики неравновесных процессов.

Следует также отметить, что принципы Свентицкого и Печуркина призваны объяснить направленность эволюционных процессов и особенно направленность эволюционного прогресса. При этом, хотя в приведенных формулировках они практически не отличаются друг от друга, в методологическом плане они резко различны. Печуркин считает, что эволюция организмов идет не сама по себе, а направляется потоком внешней свободной энергии, создаваемым в конечном счете Солнцем. "Именно поток энергии организует систему (круговорот) и заставляет ее эволюционировать" (Печуркин, 1982, С.46). Наоборот, Свентицкий (1977) включает в свой принцип биоэнергетическую целенаправленность, что подразумевает наличие внутренней причины эволюционного прогресса. Таким

образом, можно проводить аналогию, с одной стороны, между взглядами Печуркина и теорией ортогенеза Эймера (Eimer, 1898; Завадский, 1973), согласно которой направленность эволюционного прогресса зависит от причин, лежащих во внешней среде (климат и пища), с другой - между высказываниями Свентицкого и принципом градаций Ламарка (1809), принципом усовершенствования Нэгели (Nageli, 1884), батмизма Копа (Cope, 1896), номогенеза Л.С.Берга (1922, 1977) и другими ламаркистскими теориями, в которых направленность эволюционных процессов и особенно прогрессивной эволюции объясняют целестремительными принципами или законами (Завадский, 1973; Филипченко, 1977; Назаров, 1984).

Между тем, нет необходимости возводить особые эволюционные принципы в виде стремления организмов как можно полнее использовать солнечную энергию или свободную энергию пищи. В этом отношении, как нам кажется, прав Вicken (Wicken, 1980), который считает, что использование свободной энергии, идущей от Солнца, осуществляется через селекционизм, а не как прямой ответ на градиент свободной энергии. Градиент солнечной энергии создает как бы особую нишу, заполнение которой чрезвычайно выгодно организмам в борьбе за существование. Действительно, повышение интенсивности энергетического обмена за счет использования свободной энергии, имеющейся в среде, является большим преимуществом организмов, осуществивших это повышение, так как это увеличивает мощность и быстроту реакций организмов, возможность освоения новых географических районов и экологических ниш, увеличивает устойчивость и надежность физиологических процессов, протекающих в организмах или осуществляемых организмами. И здесь не требуется введение особых принципов, как это предложили Свентицкий и Печуркин - естественный отбор сам направляет эволюцию, когда это возможно, по пути все большего использования свободной энергии для повышения уровня энергетического обмена и создает направленность

эволюционного процесса, который А.Н.Северцов называл морфо-физиологическим прогрессом.

Это не означает того, что механизмы такого макроэволюционного процесса, как морфо-физиологический прогресс, полностью определяются механизмами микроэволюции. Арогенез, в соответствии с определением ароморфозов, из которых складывается арогенез, состоит в увеличении общей энергии жизнедеятельности организмов и, следовательно, его осуществление возможно только путем изменения интенсивности энергетического обмена. Последнее происходит в организмах только при определенных условиях, о которых будет подробно сказано дальше. Стоит только отметить, что в конечном счете механизмы эволюционных изменений интенсивности энергетического обмена организмов не осуществимы без участия микроэволюционных процессов. А это означает, что понимание механизмов прогрессивной эволюции базируется на теории естественного отбора.

И все же не следует забывать, что согласно термодинамике неравновесных процессов при эволюции сложных систем к равновесию действует принцип наискорейшего спуска, который предполагает появление в системе подсистем,двигающихся в сторону увеличения неравновесности, что и происходит в процессе прогрессивной эволюции в отдельных группах животных и растений (Зотин, Зотин, 1995).

Совершенствование регуляции и управления

Как отмечают многие авторы, эволюционный прогресс сопровождается не только увеличением интенсивности энергетического обмена, но и совершенствованием процессов регуляции и управления. Грант (1980, 1991), в частности, опираясь на работы Хаксли (Huxley, 1944, 1958), Симпсона (Simpson, 1967) и Ренча (Rench, 1954, 1960), включил в понятие прогрессивной эволюции: 1)

повышение энергетического уровня жизненных процессов; 2) повышение эффективности размножения; 3) улучшение точности восприятия внешних сигналов и способности реагирования на внешнее воздействие;

4) возрастание способности управлять средой и уменьшение зависимости от нее.

Иорданский (1990), исходя из работ Дарвина (1939), Северцова (1925, 1939), Ренча (Rench, 1954), Шмальгаузена (1939), Нухты (1944), Завадского (1971) и Расницына (1971), характеризует морфо-физиологический прогресс следующей совокупностью критериев: 1) повышение степени дифференциации организмов; 2) интенсификация функций (в том числе повышение интенсивности обменных процессов и энергии жизнедеятельности организмов); 3) рационализация морфо-функциональных систем организма, ведущее к оптимизации их функций; 4) совершенствование интеграции организма в целом и его систем; 5) повышение уровня гомеостаза организмов; 6) увеличение объема информации, воспринимаемой организмом извне, и совершенствование способов ее обработки и использования.

Для характеристики прогрессивной эволюции предложены и некоторые другие понятия, заимствованные, в частности, из теории информации (Камшилов, 1961, 1971; Ляпунов, 1964; Миклин, 1969, 1983; Завадский, Жердев, 1971).

В списки Гранта (1980), Миклина (1983) и Иорданского (1990) не вошли "закон роста внешней работы" (Бауэр, 1935) и представления об увеличении коэффициента полезного действия организмов в процессе эволюции (Franz, 1935, 1951), а также такие критерии, как кинетическое совершенство (Шноль, 1973, 1979), увеличение способности использовать организмами потоки свободной энергии (Светницкий, 1981; Печуркин, 1982) и др.

Все приведенные выше критерии указывают на то, что в процессе прогрессивной эволюции происходит не только увеличение энергетических возможностей организмов, но их способности получать, хранить и использовать

информацию. Следует, однако, отметить, что, несмотря на правильность рассуждений большинства авторов, предложенные ими критерии эволюционного прогресса как правило не имеют количественного эквивалента, что не позволяет оценить их значимость для понимания прогрессивной эволюции. Следовательно, важнейшим условием применения этих качественных определений является разработка их количественных эквивалентов. Этот вопрос будет подробнее рассмотрен позднее. Следует только отметить, что в настоящее время имеется лишь один достаточно хорошо разработанный критерий прогрессивной эволюции, связанный с увеличением степени организованности животных - это коэффициент энцефализации. Естественно, он касается в основном позвоночных животных.

Итак, как показывает приведенный выше анализ, в основе эволюционного прогресса организмов лежит биоэнергетический прогресс и совершенствование системы регуляции и управления жизненных процессов. Для конкретизации высказанных положений представим схему биологического прогресса, предложенную Северцовым (1934, 1939), в следующем виде (рис.7).

Эволюционный прогресс сопровождается не только возрастанием энергетических возможностей организмов, но и совершенствованием на этой основе морфологических и физиологических систем организмов. В частности, совершенствование высшей нервной деятельности животных немыслимо без увеличения их энергетики, так как согласно термодинамике информационных процессов (Поплавский, 1981) получение, хранение и использование информации требует повышенных затрат энергии. То же самое относится к надежности и точности работы любых жизненно важных органов и систем. Другими словами, увеличение интенсивности энергетического обмена открывает возможность и действительно сопровождается повышением уровня организации животных и растений, т.е. прогрессивной эволюцией. Следовательно, в конечном счете в основе прогрессивной эволюции лежит биоэнергетический прогресс.

4. Мегаэволюция

Выше мы рассматривали такие этапы эволюции, как микроэволюция и макроэволюция. Теперь остановимся на вопросах, связанных с проблемами мегаэволюции.

Мегаэволюцией Симпсон (1948), как и некоторые другие палеонтологи, называет образование таксонов высших категорий таких как отряды, классы и типы. Эта терминология не прижилась, так как выделение крупных таксонов достаточно условная вещь и во многом зависит от субъективного мнения исследователей. Логичнее и правильней, поэтому, использовать термин мегаэволюция для характеристики эволюционных процессов, касающихся всех организмов Земли. Такой подход включает в себя рассмотрение эволюции биогеоценозов, водных биоценозов, человеческой цивилизации, органического мира как единого целого, т.е. всей биосферы в целом.

Понятие биосфера формировалось постепенно, начиная с работ Ламарка (Вернадский, 1926, 1940) и кончая современными авторами (Лукашев, Выдковская, 1973; Перельман, 1973; Ковальский, 1974, 1982; Верзилин и др., 1976; Вассоевич, Иванов, 1977, 1983; Камшилов, 1979; Шварц, 1980; Шипунов, 1980; Водопьянов, 1981; Кордюм, 1982; Соколов, 1983, 1986; Шилова, 1983; Будыко, 1984; Захаров, 1984; Костицын, 1984; Сидоренко, 1984; Моисеев и др., 1985; Колчинский, 1990).

Как следует из работ Вассовича и Иванова (1983), Шиловой (1983) и Колчинского (1990) термином биосфера [введенным Зюссом (Suess, 1875)] обозначают совокупность живых организмов, обитающих на Земле, вместе с образуемыми этими организмами в прошлом и настоящем геологическими формациями.

В.И.Вернадский (1926, 1940, 1967) называл биосферой часть атмосферы, гидросферы и литосферы, строение и состав которой связаны с жизнедеятельностью организмов. Естественно, поэтому, что по мере органической эволюции происходило изменение химического состава этих слоев Земли. В свою очередь, изменение геохимической обстановки в целом и в отдельных регионах значительно влияло на процесс эволюции организмов. Несмотря на это, ведущими в процессе эволюции биосферы, по мнению большинства авторов начиная с Ламарка, были процессы, связанные с изменениями живых систем: возникновение огромных захоронений углеродистых остатков, существенные изменения состава атмосферы и гидросферы, изменение соотношения химических элементов и формирование некоторых геологических образований в поверхности Земли - все это результат деятельности и миграции различных видов организмов. Органический мир детерминирует основные параметры биосферы и играет ведущую роль в ее эволюции (Колчинский, 1990).

Таким образом, в основе эволюции биосферы, заканчивающейся ее преобразованием в ноосферу, лежат глобальные процессы, связанные с макроэволюцией организмов. Так как эти макроэволюционные процессы постепенно меняют биосферу и затрагивают всю массу живых существ на Земле, то изменения, вызываемые ими, можно назвать мегаэволюцией.

Механизмы мегаэволюции.

Свойства биосферы определяются входящими в ее состав биоценозами (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), поэтому ее эволюционные изменения должны начинаться с изменения структуры биоценозов и особенно биогеоценозов (Шварц, 1976). Отсюда следует, что только те макроэволюционные процессы, которые приводят к изменению организационной структуры биоценозов могут служить основой для мегаэволюции и изменения биосферы в целом. Следует отметить при

этом, что изменить сложившийся биоценоз не так-то просто: в результате действия стабилизирующего отбора, теорию которого подробно разработал Шмальгаузен (1946), и наличия в любом биоценозе целой сети положительных и отрицательных обратных связей их устойчивость к каким-либо воздействиям чрезвычайно велика. Под влиянием сети обратных связей (организационной структуры биогеоценоза) малейшее нарушение сложившихся в нем отношений ликвидируется и биоценоз восстанавливается в прежнем виде. Это не означает, конечно, что структура биоценоза абсолютно неизменна - наоборот она может время от времени изменяться, но изменяться около некоторого усредненного значения и только это усредненное значение является статистически постоянным.

Типичные колебательные изменения биогеоценозов связаны с изменением численности входящих в его состав популяций - это, так называемые, "популяционные волны" или "волны жизни". Они, как говорилось, являются одним из факторов микроэволюции и могут приводить к образованию новых видов. Но так как эти новые виды возникают в экологической среде со строго определенными свойствами, то они не должны сильно менять отношения, существующие в биогеоценозе, из-за сильнейшего действия обратных связей, т.е. организационной структуры биогеоценоза. То же самое относится к таким микроэволюционным способам видообразования, как репродуктивная и географическая изоляция: в целом они не должны сильно менять организационную структуру биогеоценоза, хотя и изменяют его видовой состав. Другими словами, микроэволюционные изменения не могут служить основой для понимания механизмов макроэволюции, а значит и эволюции биосферы.

Иначе обстоит дело с макроэволюционными процессами. Как правило, макроэволюционные изменения связаны с постоянно действующими факторами и как бы не была велика устойчивость биоценоза он вынужден меняться под напором непрерывного возникновения в его составе все новых видов и родов

организмов. Биогеоценоз не может справиться с этим макроэволюционным напором, так как не способен прекратить его на уровне видовых изменений. Таким образом, изменение биоценозов и мегаэволюция организмов в целом определяется направленностью и непрерывным действием макроэволюционных процессов. Эта направленность определяется эволюционным движением организмов из мест с повышенным давлением естественного отбора в места с пониженным давлением, но при двух неперемняемых условиях - существовании непрерываемого градиента давления и его воздействию на энергетику организмов в сторону ее усиления. В этих условиях в процессе эволюции возникают изменения, которые можно назвать «эволюционным ветром». Специфической особенностью «эволюционных ветров» является то, что они «дуют» не в пространстве, а во времени.

По нашему мнению «эволюционные ветра», наряду с глобальными катастрофами, являются основным источником и механизмом мегаэволюции и эволюции биосферы в целом. Они связаны с непрерывной необходимостью повышения энергетического обмена (при вынужденном уменьшении размеров тела особей данного вида, при отеснении вида в горы или на Север и т.д.).

Таким образом, по нашему мнению, механизмы макроэволюции и мегаэволюции, хоть и связаны с микроэволюционными изменениями, имеют свои специфические особенности. Следует еще раз подчеркнуть, что в обоих случаях в основе изменений организмов лежат микроэволюционные процессы, т.е. в конечном счете основным двигателем и макро- и мегаэволюция является естественный отбор. Больше того, естественный отбор создает разность давления борьбы за существование, которая и приводит к появлению эволюционных ветров, т.е. имеет прямое отношение к мегаэволюции.

Второе направление мегаэволюции, механизм которого совершенно иной, чем указанный выше, связано с регрессивной эволюцией.

Регрессивная эволюция.

Биосфера в целом и отдельные ее биологические составляющие (популяции, биоценозы, экосистемы) представляют собой термодинамические, открытые, организованные системы. Они должны, поэтому, подчиняться термодинамическим закономерностям, одним из которых является принцип наименьшей диссипации энергии, опирающийся на второе начало термодинамики.

Согласно принципу наименьшей диссипации энергии в процессе эволюции любой термодинамической системы происходит ее приближение к равновесному состоянию, т.е. уменьшение удельной функции внешней диссипации системы. Это должно быть верным и для процессов эволюции организмов на Земле. И действительно, многие авторы пришли к выводу, что преобладающей тенденцией в развитии живой природы является упрощение организации, деградация и вырождение, т.е. регрессивная эволюция организмов.

Советские историки дарвинизма (Завадский, 1958; Завадский, Ермоленко, 1966; Назаров, 1984), как и многие другие эволюционисты, не согласны с этим утверждением и считают, что хотя катагенез реально существует в живой природе, но лишь как одна из тенденций в эволюции наряду с арогенезом и аллогенезом. Сущность ошибки авторов регрессивной эволюции, по их мнению, состоит в том, что частные явления выдаются за основные и главные. Между тем, как отмечено выше, с точки зрения термодинамики неравновесных процессов утверждение, что основной тенденцией биологической эволюции является регресс совершенно правильно, так как оно вытекает из принципа наименьшей диссипации энергии, т.е. в конечном счете из второго начала термодинамики

Кратко остановимся на теориях регрессивной эволюции, опираясь, главным образом, на историю этих идей, приводимую в книге Назарова (1984). Одним из первых ученых, высказавшим и обосновавшим идею регрессивной эволюции, был Виганд (Wigand, 1874). И хотя его книга, как и работы многих авторов упомянутых

ниже, была направлена против дарвинизма, мы не будем останавливаться на этой стороне дела и изложим только суть идей самих авторов. Виганд (Wigand, 1874, Назаров, 1984) считал, что в далеком геологическом прошлом, когда возникали все крупные таксоны, эволюция протекала чрезвычайно активно и уровень "образовательной силы" достиг своего максимума. Затем начался регресс, сопровождающийся снижением "образовательной" силы, уменьшением эволюционной пластичности организмов, снижением их жизнедеятельности, уменьшением размаха видовой изменчивости и т.д.

Томас Морган (1926, 1936) также принимал регресс в качестве генеральной линии эволюционного развития, считая, что в ходе эволюции происходит непрерывная растрата "жизненной энергии". Многие другие европейские ученые пришли к мысли о регрессе, как основном направлении биологической эволюции (Назаров, 1984), но в наиболее развернутой форме эту идею разработал лауреат Нобелевской премии А.Львов (Lwoff, 1944). Сравнивая способность к синтезу различных органических веществ из неорганических в различных систематических группах бактерий, простейших и грибов, Львов обнаружил, что у примитивных форм она гораздо сильнее развита по сравнению с эволюционно более продвинутыми формами. Вывод: эволюция сопровождается деградацией способности к биосинтезам, регрессом физиологических возможностей организмов.

Львов опирался не только на свои исследования, но и на данные других авторов о постепенной утрате бактериями в процессе эволюции способности к синтезам и обеднении ферментного набора (Fildes, 1934; Knight, 1936) и пришел к выводу, что физиологическая деградация связана с уменьшением "энергетического потенциала".

Еще ближе к термодинамическому пониманию процесса регрессивной эволюции стоит А.В.Благовещенский, который связывал старение растительных

видов с уменьшением свободной энергии (Blagoveschenski, 1929), хотя и не отрицает наличия в растительном мире ароморфозов, названных им арохимозами (Благовещенский, 1939, 1950).

Близко к взглядам Львова стоят представления Ванделя (Vandel, 1949, 1967; Назаров, 1984), который считает, что в процессе эволюции организация любой зоологической группы упрощается и деградирует. В отличие от Львова он выделяет и подробно рассматривает предшествующий регрессу период эволюции, когда происходил обратный процесс усложнения и совершенствования организации животных. Таким образом, по представлениям Ванделя (1967) начальные этапы жизни связаны с прогрессивной эволюцией, а последующие и современные - с регрессивной. В этом отношении, по его мнению, филогенез напоминает онтогенез.

Подводя итоги, следует сказать, что с точки зрения термодинамики неравновесных процессов основной движущей силой биологической эволюции является принцип наименьшей диссипации, согласно которому любая система эволюционирует в направлении наиболее вероятного состояния, т.е. в направлении уменьшения диссипативных функций системы, уменьшения энергетического обмена, если это касается живых систем. Другими словами в основе биологической эволюции лежит регрессивная эволюция. Но в соответствии с другим термодинамическим принципом, принципом наискорейшего спуска в такой сложной системе как биосфера (все живые организмы Земли), должны появляться подсистемы, которые эволюционируют в обратном направлении - в направлении упорядоченности, в направлении менее вероятного состояния. Это является, с нашей точки зрения, тем, что называют прогрессивной эволюцией. Данная книга посвящена прогрессивной эволюции животных, поэтому, дальнейшее изложение будет связано в основном с этой стороной дела, а проблемы регрессивной

эволюции будут затронуты только в той мере в какой это диктуется приводимым экспериментальным материалом.

Как следует из сказанного, между эволюцией, описываемой термодинамикой, и дарвинизмом нет той непроходимой пропасти, о которой говорилось в начале этой главы, просто термодинамика занимается проблемами феноменологии, а дарвинизм - механизмом биологической эволюции.

Глава 3. Термодинамика и биология

Вопрос об использовании термодинамики в биологии всегда вызывал ожесточенные споры (см. Лазарев, 1945; Touloukian, 1956; Wilkie, 1960; Пасынский, 1963; Тринчер, 1965, 1966; Зотин, 1971; Аршавский, 1982 и др.), однако нам, как и многим другим (Блюменфельд, 1977; Зотин, 1974, 1988; Николаев, 1976; Волькенштейн, 1978; Николис, Пригожин, 1979; Wicken, 1979, 1986, 1987; Wiley, Brooks, 1982, 1983; Brooks, Wiley, 1984, 1988; Рубин, 1984; Leuschner, 1989, Гладышев, 1996), кажется, что его следует решить положительно. Викин (Wicken, 1979, 1986, 1987) даже считает, что использование термодинамики неравновесных процессов для понимания проблем эволюции является новым переломным моментом, новой парадигмой в развитии эволюционного учения после Дарвина. Мы согласны с ним, и в данной книге принимается, что многие проблемы макро- и мегаэволюции, решение которых недоступно дарвинизму, следует рассматривать, опираясь на соотношения и методологию термодинамики неравновесных процессов.

Как известно, термодинамика является наукой о явлениях и процессах, протекающих в материальных системах и сопровождающихся образованием, переносом и превращением тепла. Процессы, происходящие в организмах и с организмами, сопровождаются интенсивным образованием тепла в результате диссипации энергии, и к ним, поэтому, применимы термодинамические

закономерности. Это было осознано довольно давно - фактически, с момента возникновения термодинамики - и попытки ее использования в биологии известны с давних времен (см. Лазарев, 1945; Гельфер, 1969, 1973; Брода, 1978).

Дело, однако, осложнялось тем, что до 50 годов нашего века термодинамика была разработана только для изолированных систем, находящихся в состоянии равновесия или квазиравновесия. Живые системы не являются изолированными системами и не находятся в состоянии равновесия. Более того, они очень далеки от такого состояния, т.е. являются сильно неравновесными, открытыми системами (Зотин, 1971). Поэтому классическая термодинамика применима к ним только в ограниченных пределах. В результате, хотя термодинамические расчеты получили достаточно заметное применение в физической биохимии (см., например, Eyring et al., 1960; Пасынский, 1963; Маршалл, 1981, Джоунс, 1982; Кеплен, Эссиг, 1986), неравновесные процессы, которые представляют наибольший интерес для биологии, не могли быть изучены на базе классической термодинамики.

Только с разработкой в трудах де Донде, Онзагера и Пригожина (de Donder, 1931; Onsager, 1931a,b; Prigogine, 1947, Пригожин, 1960) термодинамики линейных необратимых процессов стало возможным использование ее соотношений для описания некоторых биологических явлений. Здесь были достигнуты заметные успехи не только в отношении частных физиологических процессов (Katchalsky, Curran, 1965; Антонов, 1968; Glaser, 1876; Рубин, 1984), но и более общих, таких как развитие организмов (Зотин, 1974; Рубин, 1984; Brooks, Wiley, 1988; Leuschner, 1989; Зотин, Зотина, 1993), динамика популяций и изменения экосистем (Приц, 1974; Николис, Пригожин, 1979; Рубин, 1984; Brooks, Wiley, 1988; Ulanowicz, 1986), биологическая эволюция (Prigogine et al., 1972; Коноплев, Зотин, 1975; Зотин, Коноплев, 1976; Николис, Пригожин, 1979; Зотин, Криволицкий, 1982; Зотин, 1984; Brooks, Wiley, 1988; Wicken, 1987; Leuschner, 1989; Swensen, 1989, 1992, 1997; Zotin, 1990; Хазен, 1993; Зотин, Зотин, 1995; Zotin, Zotin, 1996 и др.).

Мы остановимся подробнее только на проблемах биологической эволюции, да и то позднее, а сейчас нам хотелось бы предостеречь от слишком

оптимистического отношения к возможности использования термодинамики для толкования биологических явлений. Соотношения термодинамики линейных необратимых процессов, которая, как и классическая термодинамика, к настоящему времени является завершенной наукой, недостаточны для рассмотрения указанных биологических явлений. Для этого необходимо построение термодинамики организованных систем, включающей термодинамику нелинейных процессов, которые пока еще не созданы в достаточно полном виде и носят во многом субъективный характер. Это не означает, что положения этих разделов термодинамики нельзя использовать в биологии, но не исключено, что многие из них будут значительно изменены в будущем.

Теперь кратко о принципиальных вопросах, связанных с основными понятиями термодинамики и их применимости в биологии.

1. Энтропия и негэнтропия

По поводу применимости термодинамики для описания биологических систем и процессов в научной периодике время от времени возникали (Беркинблит, 1965; Быховский, 1965; Сырников, 1965; Popper, 1965, 1967a,b; Волькенштейн, Сырников, 1966; Николаев, 1966; Зотин, 1966, 1971, Тринчер, 1965, 1966; Büchel, 1967; Woolhause, 1967a,b; Viswanadham, 1968; Wilson, 1968a,b) и возникают (Løvtrup, 1983; Wiley, Brooks, 1983) интенсивные дискуссии. Мы не имеем возможности подробно останавливаться на этих дискуссиях и рассмотрю только те вопросы, которые имеют отношение к проблемам и понятиям, которые рассматриваются и используются в данной книге.

Энтропия.

Понятие энтропии - одно из основных понятий термодинамики, без использования которого невозможно термодинамическое рассмотрение ни равновесных, ни неравновесных процессов (Зарафянц, 1935; Шамбадаль, 1967;

Гельфер, 1969, 1973). Сложность проблемы, если речь идет об использовании этого понятия в биологии, состоит в том, что, во-первых, оно определено только для равновесных систем, во-вторых - имеет совершенно разный смысл и выражение в феноменологической термодинамике, в статистической физике, в теории информации и в теории вероятности. В данной книге мы будем иметь дело только с физическим, феноменологическим определением энтропии, как экстенсивного термодинамического параметра, входящего в выражение для изменения тепла: $dQ = TdS$ (где Q - теплота, T - абсолютная температура и S - энтропия).

Мы не будем приводить выкладки, с помощью которых получено это выражение, их можно найти в любом учебнике по классической термодинамике. Необходимо только отметить, что при равновесных изменениях системы энтропия ничем не отличается в своем поведении от других экстенсивных параметров, таких как объем, число молей и т.д. Ее отличие от многих других параметров состоит в том, что энтропия не имеет наглядного образа, как объем, масса или электрический заряд, и поэтому воспринимается начинающими с недоверием (Зарафянц, 1935). Это недоверие еще больше возрастает, когда в процессе изучения термодинамики выясняется, что понятие энтропии имеет и другое существенное отличие: при протекании неравновесных процессов энтропия изолированной системы возрастает (Зарафянц, 1935; Шамбадаль, 1967; Гельфер, 1969).

Это увеличение энтропии имеет простой физический смысл. Согласно второму началу термодинамики любой неравновесный процесс сопровождается образованием теплоты, которая не может быть полностью превращена в работу. Другими словами, любой реальный процесс сопровождается диссипацией энергии, трением в обобщенном понимании этого термина (Путилов, 1971). Если мы рассматриваем открытые системы, т.е. системы, обменивающиеся с окружающей средой веществом и энергией (Пригожин, 1960), то здесь утверждение о возрастании энтропии может быть и несправедливым, хотя образование теплоты диссипации при протекании реальных процессов в таких системах происходит, как

правило, с большой интенсивностью. Дело в том, что теплота диссипации может покидать пределы открытой системы и энтропия системы может не возрастать, а в некоторых случаях даже убывать.

Из сказанного очевидно, что понятие термодинамической энтропии вполне применимо в отношении биологических объектов, так как она входит в выражение для изменения тепла, а тепловые процессы играют существенную роль в жизненных процессах. В то же время, для биологической системы, как разновидности открытых систем, термодинамические параметры и функции не играют той роли, которую они имеют для изолированных и закрытых систем, близких к равновесию, а изменение энтропии не характеризует направление эволюции живых систем. В этом случае правильней использовать соотношения и неравенства термодинамики неравновесных процессов, описанных в главе 1.

Негэнтропия.

Термин негэнтропия введен в термодинамику Бриллюэном (Brillouin, 1949, 1951; Бриллюэн, 1960, 1962) как меры порядка системы. С помощью этого понятия он попытался связать термодинамику, статистическую физику и теорию информации. Согласно предложенному им негэнтропийному принципу информации негэнтропия может переходить в информацию и обратно

$$\text{негэнтропия} \rightarrow \text{информация} \rightarrow \text{негэнтропия} \quad (48)$$

Связь между информацией и энтропией в этом случае определяется тем, что для получения, хранения и использовании информации необходимо совершить некоторые физические действия, которые неизбежно сопровождаются изменением энтропии системы.

Попытка связать термодинамику с теорией информации, естественно, вызвала большой интерес у биологов и физиков (см. Зотин, 1971, 1988; Блюменфельд, 1974). Многие из них, однако, в том числе и мы, не поняли всей

значимости проделанной Бриллюэном работы и отнеслись отрицательно к использованию этого термина негэнтропии в биологии (Зотин, 1971). Это отрицательное отношение было связано с тем, что многие биологи, да и не только биологи, слишком увлеклись понятием негэнтропии и иногда приходили к совершенно неприемлемым выводам. Например, была выдвинута такая экстравагантная, по выражению Вулхауса (Woolhause, 1967a), точка зрения, согласно которой поток негэнтропии в живых организмах равен продукции энтропии, т.е. вся теплопродукция организма приравнивалась негэнтропии и увеличению информационного содержания в нем (см., например, Быховский, 1965, 1966).

Только после появления монографии Р.П.Поплавского (1981), стал ясным смысл и значение работ Бриллюэна для построения термодинамики организованных систем, к которым относятся все без исключения живые организмы. Эта выдающаяся книга, к сожалению, не встретила широкого отклика среди специалистов может быть по тому, что в ней, как впрочем и у Бриллюэна, все рассуждения строятся на понятиях классической термодинамики и используются такие идеализированные системы, как система с демоном Максвелла. Была предпринята попытка перевести разработанные Поплавским представления на язык термодинамики неравновесных процессов (Зотин, 1988). Насколько это было удачно сделано, покажет только будущее. Главное преимущество проделанной работы, как мы считаем, состоит в том, что основные введенные в этой книге (Зотин, 1988) понятия поддаются экспериментальной проверке. Очень кратко указанная попытка изложена ниже.

2. Организованные системы

Бюргард (Beauregard Costa, 1960) отмечает, что термин информация в утверждении (48) употребляется в двух смыслах: в первом случае: негэнтропия \rightarrow информация - речь идет о собирании сведений, а во втором: информация \rightarrow негэнтропия - о

способности к организации. С этой точки зрения, понятие негэнтропия характеризует организованность живой системы.

Согласно Поплавскому (1981) первый член в утверждении (48) можно интерпретировать, как цену информации, так как для получения, хранения и использования информации необходимо совершать некоторые физические действия, сопровождающиеся изменением энтропии системы. Обозначим в этом случае изменение энтропии через ΔS_T (изменение энтропии термостата по Поплавскому). Конечный член в формуле (48) соответствует увеличению организованности системы, т.е. появлению свойства уменьшать энтропию на $\Delta N = -\Delta S_N$. Мы можем записать при этом формулу (48) в виде неравенства (Поплавский, 1981)

$$|\Delta S_T| > |\Delta I| > |\Delta S_N|. \quad (49)$$

где ΔS_T - изменение энтропии термостата, в который помещена изучаемая система; ΔI - изменение информации, выраженное в сопоставимых с энергией единицах; ΔS_N - изменение энтропии, связанное с полезным эффектом управления.

Если речь идет об открытых системах, в которых протекают необратимые процессы, то их организованность следует характеризовать не величиной изменения ΔS_N , а удельной функцией внешней диссипации $\bar{\Psi}_N$ (Зотин, Зотина, 1987; Зотин, 1988). Отсюда следует, что в системе, где протекают неравновесные процессы, характеризующиеся псидфункцией $\bar{\Psi}_d$, осуществляется контроль и управление, характеризующийся псидфункцией $\bar{\Psi}_k$, имеет место негэнтропийный эффект $\bar{\Psi}_N = \bar{\Psi}_n + \bar{\Psi}_c$, где $\bar{\Psi}_N$ - общий негэнтропийный эффект, $\bar{\Psi}_n$ - чистый негэнтропийный эффект, $\bar{\Psi}_c$ - негэнтропийный эффект, связанный с

осуществлением сопряженных процессов (Zotin, Zotin, 1996). Функция внешней диссипации для организованных систем $\bar{\Psi}_{or}$ равна

$$\bar{\Psi}_{or} = \bar{\Psi}_d + \bar{\Psi}_k - (\bar{\Psi}_n + \bar{\Psi}_c), \quad (50)$$

Негэнтропийный эффект $\bar{\Psi}_N = \bar{\Psi}_n + \bar{\Psi}_c$ характеризует степень организованности системы. Он связан с предшествующим действием управляющих систем (48), которое приводит к формированию специфической организации данной системы. В живых организмах в этом случае речь идет о реализации генетической программы, в искусственных системах - о реализации плана изготовления изделия.

Как следует из (19) и (50) принцип наименьшей диссипации энергии для организованных систем можно записать (Зотин, Зотина, 1987; Зотин, 1988; Завальнюк, 1991):

$$\bar{\Psi}_d + \bar{\Psi}_k - (\bar{\Psi}_n + \bar{\Psi}_c) = \min. \quad (51)$$

В этом случае критерий эволюции будет иметь вид

$$\frac{d}{dt} (\bar{\Psi}_d + \bar{\Psi}_k - \bar{\Psi}_n - \bar{\Psi}_c) \leq 0 \quad (52)$$

или согласно (14)

$$\frac{d\bar{q}_{or}}{dt} \leq 0. \quad (53)$$

Важным следствием принципа (51) является то, что функция внешней диссипации в устойчивом состоянии организованной системы должна быть меньше, чем она была бы при отсутствии процессов регуляции и управления в

системе. Принцип наименьшей диссипации энергии для стационарного состояния организованных систем осуществляется в этом случае в довольно своеобразной форме: диссипация не только минимальна, но и меньше, чем должна была бы быть в соответствии с физическими и химическими свойствами системы. На схеме, приводимой на рис.1(2), эта особенность организованных систем подчеркнута тем, что в устойчивом состоянии шарик находится на дне, но не чаши, а полусферы, лежащей ниже дна чаши. Вывод, показанный на рис.1(2), следует не только из принципа наименьшей диссипации энергии для организованных систем (51), но и из некоторых других соображений (Зотин, 1988).

Второе важное следствие, которое вытекает из принципа наименьшей диссипации энергии для организованных систем (51), касается стационарных процессов: интегральный принцип наименьшей диссипации энергии (20) в этом случае принимает вид:

$$\int_{t_1}^{t_2} \bar{q}_{or} dt = \int_{t_1}^{t_2} (\bar{\Psi}_d + \bar{\Psi}_k - \bar{\Psi}_n - \bar{\Psi}_c) dt = \min. \quad (54)$$

Графически интегральный принцип наименьшей диссипации энергии для организованных систем изображен на рис.2(2), на котором шарик катится по дну, находящемуся ниже дна желоба, характерного для устойчивого неравновесного процесса обычной физико-химической системы. Траектория, проходящая по дну желоба, соответствует минимальной суммарной диссипации энергии и максимальной устойчивости стационарного процесса. В биологии развития она получила название *креод* (Уоддингтон, 1970). Этот термин можно сохранить и для любого стационарного процесса, происходящего в организованной системе.

Живые системы.

В живых системах, которые можно определить, как открытые, далекие от равновесия, организованные системы, способные к размножению, всегда имеют место негэнтропийные эффекты. Они заключаются в том, что в соответствии с соотношением (50) в устойчивом состоянии такой системы функция внешней диссипации $\bar{\Psi}_{or}$ меньше, чем в точно такой же по физическому и химическому составу, но не организованной системе $\bar{\Psi}_a$ [рис.1(2)]. Это связано с тем, что организованность клеток, зародышей и целых организмов возникает в результате работы целой системы управления, реализующей программу, записанную в геноме. Поэтому в них всегда имеют место негэнтропийные эффекты: *локальный негэнтропийный эффект* биохимической регуляции, связанный с наличием в клетках аллостерических ферментов, активность которых регулируется конечными или промежуточными продуктами реакций, и сложной сети взаимодействующих биохимических процессов; *интегральный негэнтропийный эффект* биохимической регуляции, выражающийся в компарментализации биохимических процессов, мембранном контроле метаболизма, переходом ферментов из активной формы в неактивную и т.д.; *гормональный негэнтропийный эффект* и *негэнтропийный эффект нервной регуляции*, необходимые для поддержания строго определенного уровня теплопродукции и дыхания организма (Зотин, 1988). Кроме того, в живых системах протекает множество эндотермических, сопряженных процессов, что также связано с наличием негэнтропийных эффектов.

Из указанных негэнтропийных эффектов реально измеримым в настоящее время является только интегральный негэнтропийный эффект. Измерить его можно, сопоставляя теплопродукцию или дыхание целых организмов и их гомогенатов, в которых тем или иным способом увеличена проницаемость наружных мембран митохондрий. В таких гомогенатах все интегрирующие связи и компартменты разрушены и отсутствие негэнтропийного эффекта проявляется в значительном увеличении энергетического обмена.

Для примера, приведем данные, полученные для ооцитов вьюна (Озернюк и др., 1971). Показано, что потребление кислорода гомогенатами, митохондрии которых не были разрушены, возрастает в 1,4-2,4 раза по сравнению с интактными ооцитами. Судя по тому, что гликолиз ооцитов, который протекает в основном в цитоплазме, возрастает в некоторых случаях в 25 раз (Озернюк и др., 1971), а в зародышах вьюна в 80-100 раз (Мильман, 1965), данные по увеличению дыхания гомогенатов сильно занижены. К сожалению, до сих пор не проведено опытов, где бы помимо гомогенизации и добавления избытка субстратов дыхания проводилось бы частичное разрушение или увеличение проницаемости митохондрий, что позволило бы определить реальный, а не частичный интегральный негэнтропийный эффект изучаемого объекта. Однако наличие интегрального негэнтропийного эффекта у ооцитов и зародышей не вызывает сомнений (Зотин, Зотина, 1993).

В целом, учитывая все негэнтропийные эффекты, можно сказать, что организмы имеют достаточно широкий диапазон возможности изменения уровня основного обмена, как в сторону понижения, так и повышения. Чем шире такие возможности, тем шире зона адаптированности организмов и тем большие преимущества они имеют в борьбе за существование. Так как увеличение точности работы механизмов, ответственных за негэнтропийные эффекты, особенно гуморальной и нервной регуляции, связано с увеличением организации и сложности строения организмов, измерение этих эффектов могло бы служить объективным количественным критерием эволюционного прогресса. Однако, как отмечалось, в настоящее время для вычисления даже интегрального негэнтропийного эффекта нет соответствующих данных и их использование в качестве критерия эволюционного прогресса возможно только в будущем.

3. Термодинамические подходы к проблемам биологической эволюции

Термодинамический подход к проблеме эволюции и подход с точки зрения естественного отбора резко отличаются друг от друга и поэтому долгое время эти две теории эволюции практически не соприкасались. Высказывались, правда, (еще основателями термодинамики) самые общие положения относительно роли живых организмов в замедлении скорости деградации солнечной энергии, т.е. замедлении скорости роста энтропии в системе Земля-Солнце (Больцман, 1970; см. также Анри, 1917; Лазарев, 1945; Шамбадаль, 1967; Гельфер, 1973; Брода, 1978).

Больцман (1970) пошел еще дальше, высказав идею, что борьба за существование является борьбой за энтропию, которой можно располагать при переходе энергии от Солнца к холодной Земле (сходную идею развивал Шредингер (1947), правда, не в отношении проблем эволюции). Однако эти общие положения укладывались в рамки дарвинизма и не вносили ничего существенного в теорию биологической эволюции.

Были, конечно, и раньше, и в настоящее время попытки более основательного рассмотрения проблем эволюции с позиций классической термодинамики (Ауэрбах, 1911, 1913; Бауэр, 1935; Viswanadham, 1968; Руденко, 1969; Гладышев, 1977, 1988, 1996; Ершов, 1983; Голубев, 1991; Гладышев, Гладышев, 1994), но можно однозначно сказать, что такого рода попытки обречены на неудачу. Дело в том, что классическая термодинамика, как отмечалось, - это термодинамика равновесных или в лучшем случае квазиравновесных изменений системы, как правило, изолированной системы. Живые организмы являются не только системами, далекими от равновесия, но и открытыми, организованными системами. Нельзя сказать, что к ним не применимы понятия, выработанные в классической термодинамике. Просто они не играют той роли, которую они играют при рассмотрении равновесных процессов и уж, конечно, не могут быть адекватно использованы при изучении таких сильно неравновесных явлений, как биологическая эволюция или эволюция биосферы.

В последние годы, как уже отмечалось, для понимания закономерностей и направленности биологической эволюции многие биологи и физики стали возлагать особые надежды на термодинамику неравновесных процессов и теорию информации (Коноплев, Зотин, 1975; Коноплев и др., 1975; Зотин, Коноплев, 1975, 1976; Николис, Пригожин, 1979; Wicken, 1979-1987; Зотин, 1979, 1984; Saunders, Но, 1981; Crasraft, 1982; Зотин, Криволицкий, 1982; Wiley, Brooks, 1982; Brooks, 1984, 1986; Brooks, Wiley, 1984, 1988; Моисеев, 1987; Leuschner, 1989; Зотин и др., 1990; Zotin, 1990; Старобогатов, Левченко, 1993; Хазен, 1993, 1996; Зотин, Зотин, 1995; Zotin, Zotin, 1996; Swensen, 1997). Можно надеяться, поэтому, что теорию морфо-физиологического прогресса, т.е. теорию прогрессивной эволюции, включающую в себя механизмы макроэволюции, можно создать, опираясь на положения термодинамики неравновесных процессов (чему, фактически, и посвящена настоящая книга).

Термодинамика и направленность эволюции

По вопросу о направленности эволюции существует не только большая литература, но и длительная, почти 200-летняя, дискуссия между ламаркистами и дарвинистами, конца которой не видно (Назаров, 1984; Северцов, 1990). Краткая суть этой дискуссии состоит в том, лежат ли в основе биологической эволюции особые законы (эволюция на основе закономерностей - номогенез) или для понимания всех ее особенностей достаточно теории естественного отбора (эволюция на основе случайностей - селекционизм). Выше говорилось, что термодинамика, как чисто дедуктивная наука, решает наиболее общие вопросы, связанные с изучением направления и движущих сил любого реального процесса. Это позволяет надеяться, что использование ее понятий и методологии создаст новые возможности в понимании общих закономерностей биологической эволюции и эволюции биосферы. Подобную возможность осознают не только физики и механики (Prigogine et al., 1972; Николис, Пригожин, 1977; Эбелинг, 1979; Пригожин, 1983; Моисеев, 1987; Хазен, 1993а.1996), но и биологи (Wicken,

1979-1987; Wiley, Brooks, 1983; Brooks, 1984; Brooks, Wiley, 1984, 1988; Swensen, 1989, 1992, 1997).

П е р в а я п р о б л е м а, которая встает при попытке использования термодинамики при построении закономерностей биологической эволюции состоит в том, как применить термодинамические критерии (12), (13), (18), показывающие, что в процессе эволюции физической системы к равновесию или стационарному состоянию происходит непрерывное уменьшение диссипативных функций, с увеличением сложности строения и организованности живых организмов в процессе прогрессивной эволюции? Эта проблема, несмотря на ее кажущуюся трудность, решается довольно просто: в большой системе, такой как биосфера, всегда возможно существование подсистем, которые в процессе изменений не приближаются, а удаляются от равновесного состояния за счет сопряженных процессов, происходящих в основной системе [см.(10)]. К этому выводу, естественно, пришли многие авторы, рассматривающие возможность использования термодинамики для понимания проблем эволюции (Wicken, 1979; Гладышев, 1988, 1996; Голубев, 1991).

К сожалению, многие из них опираются при этом на методологию классической термодинамики, хотя и используют иногда такие понятия, как поток свободной энергии, диссипация энергии. Например, Голубев (1990, 1991) за основу критериев прогрессивной эволюции биосистем принимает увеличение удельной свободной энергии. Нет, однако, доказательств, что удельная свободная энергия более продвинутых по пути прогрессивной эволюции организмов выше, чем у организмов, стоящих на более низкой ступени организации. Более вероятно, что она одинакова, например, в классе млекопитающих у приматов и однопроходных или в типе моллюсков у головоногих и панцирных. Все дело в том, как отмечалось выше, что открытые системы, далекие от равновесия, какими являются все без исключения живые организмы, не следует характеризовать такими термодинамическими величинами, как свободная энергия, энтропия, энтальпия и др., но только скоростями изменения этих величин: продукцией и потоком

энтропии (5), диссипативными функциями (8), (9), (14), (15), критериями эволюции (12), (13), (17), (18), (52), (53).

Сказанное относится не только к работам Голубева (1990, 1991) или Гладышева (1977, 1988, 1996), но и ко многим другим современным исследованиям, в которых разрабатываются проблемы эволюции с позиции термодинамики (Wicken, 1979-1987; Wiley, Brooks, 1982; Brooks, 1984, 1986; Brooks, Wiley, 1984, 1988; Swensen, 1989, 1992, 1997; Хазен, 1993а,б, 1996). Хотя последние хорошо осознают необходимость использования для понимания проблем эволюционного учения не классической термодинамики, а термодинамики неравновесных процессов, в решении многих проблем, связанных с рассмотрением вопросов увеличения сложности и организованности животных и растений в процессе прогрессивной эволюции, они остаются на позициях термодинамики равновесных процессов, особенно когда пользуются понятиями теории информации.

И все же в этих работах высказано много идей, которые полезны для понимания прогрессивной эволюции и проблемы направленности эволюционного процесса. Прежде всего это касается, как отмечалось, сопряженных процессов, за счет которых может осуществляться прогрессивная эволюция в биосфере. Викин (Wicken, 1980), например, речь ведет о градиенте свободной энергии, создаваемой Солнцем, в пределах которого эволюция биосферы осуществляется в направлении стационарного состояния с минимальной диссипацией энергии и максимальной структурированностью.

В то же время при обсуждении проблем возрастания сложности строения организмов в процессе прогрессивной эволюции и увеличения молекулярной информации в последовательностях ДНК за счет естественного отбора Викин (Wicken, 1980, 1987), так же как Брукс и др. (Brooks et al., 1984; Brooks, Wiley, 1988) опирается на понятия информации и негэнтропии. Позднее Хазен (1993а,б, 1996), не используя понятие негэнтропии, пришел к сходным представлениям. К сожалению и в подобного рода исследованиях авторы остаются на позициях

классической термодинамики, которая способна описать только конечные состояния системы, так как в классических построениях процессы протекают бесконечно медленно и понятия скоростей, столь характерные при неравновесных процессах, протекающих в открытых системах, не входят в методологию равновесной термодинамики.

Вторая проблема касается кинетики перехода биосферы к конечному стационарному состоянию и сил, вызывающих этот процесс. Классическая термодинамика (включая и второе начало) ничего не говорит о подобного рода процессах, так как она может судить только о конечных состояниях системы. Это можно сделать, только опираясь на термодинамику неравновесных процессов, для которой скорости процессов и время не являются чужеродными понятиями. Николис и Пригожин (1979), в частности, приходят к выводу, что в сильно неравновесной системе, поддерживаемой непрерывным потоком энергии, как это имеет место в системе Солнце-Земля, могут возникнуть структурные флуктуации, которые по принципу положительной обратной связи способны ускорить возникновение новых структурных флуктуаций согласно схеме:



Авторы приходят к выводу, "... что в качестве движущей силы эволюции следует рассматривать энергетическую диссипацию. Здесь уместно отметить, что, несмотря на повышение уровня организации и сложности живых систем, с течением времени происходит ускорение биологической эволюции. Этот процесс можно представить так, что каждая новая ступень функциональной организации

несет в себе зародыш дальнейшей эволюции" (Николис, Пригожин, 1979, с.456). На наш взгляд (Зотин, Зотин, 1995) схема (55) показывает возможный механизм прогрессивной эволюции, но не ее движущие силы. Последние связаны с принципом наискорейшего спуска термодинамики неравновесных процессов и существованием градиента солнечной энергии.

В системе Солнце-Земля, где градиент подводимой к Земле энергии приблизительно постоянен на протяжении миллиардов лет, возникает гигантский переходной процесс в виде возникновения жизни и образования биосферы. Он заканчивается, когда гидросфера и литосфера полностью заполняются жизнью и она достигает максимального совершенства в отношении улавливания солнечной энергии, т.е. когда эффективность фотосинтеза растений близка современному значению. К этому моменту биосфера достигает стационарного уровня и медленно (так как величина попадающей на Землю солнечной энергии практически не меняется) начинает эволюционировать в сторону равновесия. На всех этапах эволюции биосферы действует механизм естественного отбора, но для прогрессивной эволюции материал ему поставляют возникающие по схеме (55) живые системы с более сложной и совершенной структурой. Движущей силой на всех этапах эволюции биосферы является градиент солнечной энергии и термодинамические силы, определяемые принципом наискорейшего спуска.

В первой главе было показано, что в термодинамике неравновесных процессов разработан принцип, который может быть равнозначен началу термодинамики и который описывает макрокинетику необратимых процессов - *принцип наискорейшего спуска*. Если исходить из этого принципа, то оказывается, что неравновесная термодинамическая система (в данном случае биосфера) тем быстрее движется к состоянию равновесия, чем больше в ней образуется подсистем с возрастающей неравновесностью. Другими словами, приближение общей термодинамической системы к состоянию равновесия сопровождается появлением подсистем, двигающихся в противоположном направлении, т.е. по пути прогрессивной эволюции (Зотин, Зотин, 1995; Zotin, Zotin, 1996). Более того,

появление таких подсистем является обязательным следствием принципа наискорейшего спуска.

Сходные идеи раньше нас развил Свенсен (Swensen, 1992) и Хазен (1993а). Свенсен еще в 1982 г., опираясь на закон максимальной продукции энтропии, показал, что при возникновении порядка энтропия продуцируется быстрее, чем при возникновении беспорядка (Swensen, 1992). Если исходить из принципа наискорейшего спуска, то это означает, что возникновение порядка в процессе эволюции является обязательным условием его осуществления.

Хазен (1993а) исходил из статистической интерпретации понятия энтропии и информационног смысла этого понятия. Даже название его статьи, «Принцип максимума производства энтропии и движущая сила прогрессивной биологической эволюции», опубликованной в журнале «Биофизика» за 1993 год, показывает, насколько близки наши взгляды. Однако мы шли к использованию понятий неравновесной термодинамики, к пониманию движущей силы прогрессивной эволюции разными путями. В то время как Хазен использовал информационное толкование понятия энтропии и изменение нормировки энтропии, мы опирались на чисто феноменологический принцип - принцип наискорейшего спуска термодинамики неравновесных процессов (Зотин, Зотин, 1995). По нашему мнению этот путь более прост и, главное, позволяет проверить сделанные выводы на многочисленных экспериментальных материалах, полученных при изучении энергетического обмена разных видов животных. Теория Хазена, основанная на понятии энтропии в статистической и информационной интерпретации, относится к более сложной и мало разработанной области статистической термодинамики и теории информации, и не совсем ясно можно ли и как можно ее использовать в термодинамике биологических процессов. Примеры, приводимые автором, носят качественный характер и не позволяют количественно характеризовать прогрессивную эволюцию животных. Вместе с тем путь, намеченный Хазеном (1991, 1992, 1993а), кажется перспективным, особенно для понимания возникновения и использования

генетической информации, работы мозга и др. Несмотря на это в дальнейшем при рассмотрении проблем прогрессивной эволюции мы будем опираться на чисто феноменологический подход, так как он имеет более зримую биологическую основу.

Следует остановиться еще на одном вопросе. При возникновении жизни (предбиологическая эволюция по Эйгену), при распространении жизни по поверхности Земли и в процессе прогрессивной эволюции решающее значение имеет естественный отбор. Из теории естественного отбора вытекают различные принципы оптимальности (Розен, 1969; Ханин и др., 1978; Озернюк, 1992), которые по внешней форме и по критериям иногда напоминают термодинамические принципы и критерии эволюции. Например, принцип минимума энергии в онтогенезе, предложенный Озернюком (Озернюк, 1988, 1989, 1992), вытекает из естественного отбора, так как минимальные траты на развитие явно выгодны для организмов. В то же время этот принцип вытекает также из чисто термодинамических принципов: интегрального принципа наименьшей диссипации энергии и принципа наискорейшего спуска. Наоборот, попытку использовать принцип наименьшей диссипации энергии для понимания проблем эволюции (Моисеев, 1987) можно легко свести к принципу оптимальности, т.е. к довольно тривиальному утверждению, что естественный отбор действует в направлении наиболее экономного расходования энергии организмами. Вообще, в тех случаях, когда принцип оптимальности, вытекающий из теории естественного отбора, относится к энергетическим процессам он, как правило, соприкасается с термодинамическим принципом минимальной диссипации энергии. Естественно, эти принципы не противоречат один другому.

Но есть области теории эволюции, где термодинамические подходы не стыкуются с принципами оптимальности или играют более существенную роль для понимания эволюционных проблем. Это прежде всего критерии эволюции (18), (52) и (53), которые указывают направление изменений биологических процессов при индивидуальном и историческом развитии организмов и биосферы

в целом. Это касается и принципа наискорейшего спуска - основного двигателя прогрессивной эволюции. Естественный отбор (но не принципы оптимальности), как и процессы типа (55), играют, конечно, роль в механизме осуществления прогрессивной эволюции, но не они являются главным двигателем происходящих изменений.

4. Общие соотношения биологической термодинамики

В обычных условиях покоя организмы находятся в устойчивом состоянии с минимальной интенсивностью потребления кислорода, соответствующему основному или стандартному обмену. Под воздействием внешних или внутренних факторов организмы могут уклоняться от стационарного состояния и после прекращения воздействия снова возвращаться к прежнему состоянию. Одновременно во время развития, роста и старения или в процессе адаптации к измененным условиям существования происходит непрерывное приближение к некоторому конечному стационарному состоянию. Следовательно, организмы характеризуются двумя типами стационарных состояний: одно из них стационарное состояние в каждый данный момент времени, другое - конечное стационарное состояние, к которому эволюционирует организм в процессе жизни. Было предложено назвать процесс приближения организма в процессе развития, роста и старения к конечному стационарному состоянию конститутивным процессом, временное уклонение или приближение организма к текущему стационарному состоянию - индуцибельно-импульсным, а значительно более медленный процесс адаптации к измененным условиям среды - индуцибельно-адаптивным (Зотин, 1988). Индуцибельно-адаптивный процесс включает в себя процесс акклимации, когда речь идет об изменениях, длящихся дни и недели, процесс акклиматизации, когда речь идет об изменениях, длящихся месяцы и годы, и процесс генотипической адаптации, когда речь идет о нескольких поколениях организмов, живущих в измененных условиях среды. Таким образом, можно

выделить четыре типа изменений, определяющих функцию внешней диссипации отдельного организма (Lamprecht, Zotin, 1978; Brooks, Wiley, 1988; Зотин, 1988; Leuschner, 1989; Зотин, Зотина, 1993):

$$\bar{\Psi}_{or} = \bar{\Psi}_{(b)} + \bar{\Psi}_{(i)} + \bar{\Psi}_{(a)} + \bar{\Psi}_{(k)}, \quad (56)$$

где усредненные функции внешней диссипации: $\bar{\Psi}_{or}$ - организма в целом; $\bar{\Psi}_{(b)}$ - основного (стандартного) обмена; $\bar{\Psi}_{(i)}$ - индуцибельно-импульсной реакции; $\bar{\Psi}_{(a)}$ - индуцибельно-адаптивного процесса; $\bar{\Psi}_{(k)}$ - конститутивного процесса.

Соотношение (56) включает в себя все основные явления, происходящие с отдельными организмами: их устойчивость, реакции на внешние и внутренние факторы, проведение различного рода работ и двигательных реакций, адаптацию к меняющимся условиям среды, развитие, рост и старение. При этом изменения организмов в процессе жизни определяется неравенствами (52), (53).

Если речь идет о популяции организмов, то ее функция внешней диссипации складывается из псидфункций организмов (56), входящих в ее состав и в усредненном виде должна иметь вид:

$$\bar{\Psi}_{po} = \frac{\sum_{i=1}^n (\bar{\Psi}_i^{(or)} M_i^{(or)})}{\sum_{i=1}^n M_i^{(or)}} + \bar{\Psi}_k^{(po)} - \bar{\Psi}_N^{(po)}, \quad (57)$$

где $\bar{\Psi}_{po}$ - удельная функция внешней диссипации популяции; $\bar{\Psi}_i^{(or)}$ и $M_i^{(or)}$ - соответственно псидфункция и масса i организма; $\bar{\Psi}_k^{(po)}$ - псидфункция,

сопровождающая регуляцию и управление в популяции; $\bar{\Psi}_N^{(po)}$ - псидфункция, связанная с негэнтропийными

эффектами в популяции [смысл функций $\bar{\Psi}_k^{(po)}$ и $\bar{\Psi}_N^{(po)}$ см.(50)].

Соответственно, псидфункция биоценоза ($\bar{\Psi}_{bi}$) равна

$$\bar{\Psi}_{bi} = \frac{\sum_{i=1}^n (\bar{\Psi}_i^{(po)} M_i^{(po)})}{\sum_{i=1}^n M_i^{(po)}} + \bar{\Psi}_k^{(bi)} - \bar{\Psi}_N^{(bi)}, \quad (58)$$

а всех живых организмов Земли ($\bar{\Psi}_{li}$)

$$\bar{\Psi}_{li} = \frac{\sum_{i=1}^n (\bar{\Psi}_i^{(bi)} M_i^{(bi)})}{\sum_{i=1}^n M_i^{(bi)}} + \bar{\Psi}_k^{(li)} - \bar{\Psi}_N^{(li)}. \quad (59)$$

При этом критерий эволюции для биоценозов и всей массы организмов Земли имеют вид:

$$\frac{d\bar{\Psi}_{bi}}{dt} \leq 0 \quad (60)$$

и

$$\frac{d\bar{\Psi}_{li}}{dt} \leq 0, \quad (61)$$

в то время как для популяций может выполняться, как такое же, так и обратное неравенство:

$$\frac{d \bar{\psi}_{po}}{dt} \begin{matrix} > \\ < \end{matrix} 0. \quad (62)$$