

ПРОГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ: УСИЛЕНИЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА

Наличие в живой природе более совершенных и менее совершенных организмов никогда не вызывало сомнений и было очевидным задолго до появления эволюционного учения (Лункевич, 1936, 1940, 1943; Воронцов, 1984). Но пока большинство ученых верило в акт творения, вопрос о прогрессе в живой природе, как и вообще об эволюции, не стоял: речь шла лишь о наличии "лестницы существ", которая существовала с момента сотворения мира. Однако как только были высказаны предположения о том, что биологическая эволюция является реально существующим процессом, сопровождающимся появлением все более совершенных форм животных и растений, появилась необходимость в объяснении этого явления. И такой выдающийся эволюционист, как Ламарк (1935, 1937), одним из первых постарался дать ответ на этот вопрос в своей теории градаций.

Несмотря на то, что Ламарк был ярко выраженным материалистом, его представления об эволюционном прогрессе имели виталистический оттенок (как и у всех последующих ламаркистов), так как усложнение строения и поведения организмов в процессе эволюции он объяснял особым законом - внутренним стремлением к самоусовершенствованию (Ламарк, 1937). Во времена Ламарка это было вполне естественным объяснением, так как в то время еще не были выявлены основные физические законы и было принято объяснять механизмы большинства явлений живой и неживой природы наличием особых стремлений или специфических сил. С появлением теории естественного отбора Уоллеса-Дарвина стало очевидным, что объяснение любого эволюционного процесса, в том числе и прогрессивной эволюции, возможно без привлечения особых сил или законов. Несмотря на это, как показала стопятидесятилетняя история

эволюционного учения после Дарвина, в понимании причин и механизмов прогрессивной эволюции кардинальных изменений не произошло и позиции ламаркистов остаются достаточно прочными. Между тем в этой области эволюционного учения имеются и могут быть получены рациональные результаты, опирающиеся на теорию естественного отбора, достижения биологии и термодинамики неравновесных процессов (Зотин, Зотин, 1995). Эти результаты зависят от разработки количественных критериев прогрессивной эволюции, одни из которых связаны с изменением энергетики, другие - с изменением совершенства регуляции и управления в организмах. В данной части книги мы остановимся подробнее на первой группе критериев.

Глава 1. Критерии биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции

Как отмечалось, формула (14) показывает, что функция внешней диссипации организмов равна удельной теплопродукции живой системы, т.е. реальной диссипации энергии, происходящей в организме. С другой стороны, по энергетическому метаболизму можно судить о потенциальной возможности живой системы диссипировать энергию, так как дыхание и гликолиз соответствуют подводимой к системе мощности. Следовательно, для живых систем должно быть справедливо равенство (Зотин, 1988)

$$\bar{\psi} = \bar{q}_{O_2} + \bar{q}_{gl}, \quad (63)$$

где \bar{q}_{O_2} - интенсивность потребления кислорода (скорость потребления кислорода на единицу массы организма); \bar{q}_{gl} - интенсивность гликолиза.

В аэробных условиях у большинства животных величина \bar{q}_{gl} пренебрежимо мала и выражение (63) можно упростить до

$$\bar{\psi} = \bar{q}_{O_2}. \quad (64)$$

При $\bar{\Psi}_u = 0$ из (16) следует, что $\bar{\Psi} = \bar{\Psi}_d$, а так как $\bar{\Psi}_d = \bar{\dot{q}}$ (14), то

$$\bar{\dot{q}}_{O_2} = \bar{\dot{q}}, \quad (65)$$

где $\bar{\dot{q}}$ - интенсивность теплопродукции организмов.

Энергетический обмен выражают в разных единицах, но в последние годы все чаще в Вт/кг или мВт/г. Этим единицам мы будем придерживаться в книге, пересчитывая данные других авторов, когда это необходимо, используя оксикалорийный коэффициент равным 4,821 кал/мл O_2 (Briedis, Seagrave, 1984) и коэффициент 1,163 мВт·час/кал, если данные выражены в кал/час.

1. Стандартный обмен

Перейдем теперь к характеристике основных процессов, входящих в понятие энергетического обмена. Это прежде всего основной и стандартный обмен. Под *основным обменом* имеют в виду интенсивность потребления кислорода (а точнее теплопродукции) животными, находящимися в состоянии полного покоя, через сутки после приема пищи. В реальных экспериментах достигнуть полного покоя животных (кроме человека) практически невозможно, поэтому, обычно измеряют не основной, а *стандартный обмен*, который соответствует интенсивности потребления кислорода неподвижными или малоподвижными животными. Иногда этот вид энергетического метаболизма называют *обменом покоя*. Выделяют также понятия *обмена оцепенения* и *обмена сначки*, которые соответствуют минимальной интенсивности энергетического метаболизма в указанных состояниях, а также понятия *активного* и *максимального* обмена (Зотин, 1988).

В дальнейшем мы будем пользоваться главным образом понятием стандартного обмена, так как этот вид энергетического обмена, с одной стороны, хорошо характеризует стационарное состояние организмов, с другой - достаточно полно исследован у большого числа видов разнообразных групп животных.

Очевидна условность и неточность определения стандартного обмена, как интенсивности потребления кислорода в малоподвижном состоянии. Многие

мелкие животные (простейшие, ракообразные, насекомые) не могут достаточно долгое время (по сравнению с временем измерения дыхания) находиться в малоподвижном состоянии. Другие животные (некоторые насекомые, амфибии и рептилии), наоборот, способны долгое время сохранять такое состояние. Это значительно осложняет возможность сопоставления стандартного обмена у разных групп животных. Но другого выхода нет, так как основной обмен (а не стандартный), который может быть использован для характеристики стационарного состояния организмов, во-первых, изучен лишь у небольшого числа животных (главным образом у домашних животных и человека) и, во-вторых, это понятие страдает еще большей неопределенностью, чем понятие стандартного обмена.

Дело в том, что полный покой, который является необходимым условием определения основного обмена, в экспериментальных условиях не достижим - особенно у диких животных. Еще сложнее обстоит дело с голоданием, так как при этом происходит снижение интенсивности потребления кислорода, причем с разной скоростью у разных животных. У многих из них голодание, наоборот, вызывает повышение потребления кислорода, так как они переходят в состояние повышенной активности, связанной с поисками пищи или выхода из создавшегося положения, т.е. мы измеряем в данном случае не основной и даже не стандартный, а активный обмен. Неопределенности, связанные с измерением основного обмена, настолько велики, что в последние десятилетия попытки измерения его у диких животных практически прекратились. Но вернемся к понятию стандартного обмена.

Значение массы тела

Прежде всего, следует учитывать то, что стандартный обмен, как и другие виды энергетического обмена, связан с массой тела животных аллометрическими соотношениями (46) и (47). Из этих соотношений следует, что при сопоставлении стандартного обмена у разных видов животных нельзя сравнивать животных, имеющих разную массу. Когда есть необходимость сравнить стандартный обмен животных разных видов, имеющих разную массу, то, как говорилось, сопоставляют не величину скорости или интенсивности потребления кислорода, а величину коэффициента a из формул (46) или (47), который соответствует дыханию организма массой в 1 г.

Из формулы (46) следует, что для вычисления коэффициента a (при известных значениях \bar{Q}_{O_2} и M) необходимо знать величину коэффициента k .

По поводу этого коэффициента существует большая литература. Еще Рубнер (Rubner, 1883, 1902) и Рише (Richet, 1885, 1891) высказали естественное предположение, что скорость теплопродукции или дыхания пропорциональна относительной поверхности тела животного - это, так называемое, правило поверхности Рубнера-Рише. Для шарообразных тел правило поверхности приводит к утверждению, что $k=0.67$. Многочисленные измерения показали, что у большинства животных это не так. В результате на протяжении почти столетия происходили оживленные дискуссии по поводу справедливости правила поверхности Рубнера-Рише. До сих пор одни авторы считают, что оно справедливо (Дольник, 1978; Пантелеев, 1983; Иванов, 1984; Wieser, 1984; Зотин, 1988; Zotin, 1990; Озернюк, 1992), другие полностью или частично отвергают его (Benedict, 1938; Слоним, 1952; Винберг, 1956; Аршавский, 1967, 1982; Ломов, 1975а; Хаскин, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1982). Не вдаваясь в подробности этой дискуссии, мы в настоящей работе все же приходим к выводу, что правы последние, так как до сих пор не доказана справедливость правила поверхности Рубнера-Рише. Больше того, многочисленные данные о величине коэффициента k у разных классов и типов животных показали, что величина этого коэффициента крайне редко равняется 0.67 и почти не связана с формой тела (хотя казалось бы, что у видов близких к шарообразной форме этот коэффициент должен быть близок 0.67, а у видов сильно вытянутых по длине - единице).

Определение коэффициента k требует большого числа измерений дыхания у организмов разной массы. Следует учитывать при этом три обстоятельства. Прежде всего, внутривидовая аллометрия (46) обычно не совпадает с межвидовой (Зотин, 1988), т.е. мы не можем использовать коэффициент k на основании измерения дыхания в процессе роста животных одного и того же вида. Во-вторых, для установления достоверной величины коэффициента k необходимо не только большое число измерений, но большой диапазон массы организмов, у которых эти измерения проводятся. В-третьих, необходима правильная статистическая обработка результатов зависимости скорости

потребления кислорода от массы животных (Зотин, 1999), что делается крайне редко.

Еще Хеммингсен (Hemmingsen, 1970) показал, что при использовании достаточного числа данных и широкого диапазона масс зависимость скорости потребления кислорода от массы тела животных в логарифмической шкале координат выражается параллельными прямыми (рис.8), описываемыми соотношением (46).

Оказалось, при этом, что коэффициент k одинаков у одноклеточных, пойкилотермных и гомойотермных животных и равен 0.75

$$k = 0.75 \quad (66)$$

Позднее многие другие авторы поддержали это предположение, считая, что величина этого коэффициента одинакова для всех животных от простейших до млекопитающих и птиц, а различия получаемые экспериментальным путем связаны с ошибками измерений (Алимов, 1975, 1981; Винберг, 1976; Умнов, 1976; Дольник, 1982).

Следует отметить, что оценка коэффициентов аллометрического уравнения часто проводится без учета возможности использования этого уравнения для аппроксимации экспериментальных данных (Зотин, 1999). В логарифмическом масштабе график уравнения (46) представляет собой прямую линию. В связи с этим можно использовать разработанный в статистике критерий линейности (Хальд, 1956). Только в том случае, когда связь между логарифмами потребления кислорода и массы удовлетворяет критерию линейности, можно производить оценку аллометрических коэффициентов (46). В противном случае необходимо каким-то образом разделить данные на несколько совокупностей, удовлетворяющих критерию линейности. В частности, при описании данных, полученных для крупного таксона, в случае невозможности использования уравнения (46) для описания всех точек, логично провести разбиение на все более мелкие до тех пор, пока связь между дыханием и массой не удовлетворит критерию линейности. Расчеты показывают, что при таком подходе оценка коэффициента k в подавляющем большинстве случаев

достоверно не отличается от 0.75, то есть удовлетворяет выражению (66) (Зотин, 1999).

Принятие величины (66) в качестве универсальной константы (некоторые авторы называют ее константой Хеммингсена) значительно облегчает дело и позволяет вычислять коэффициент a для каждого из видов животных, для которого имеются данные о массе тела и скорости потребления кислорода. Мы будем придерживаться этого заключения во всех своих дальнейших расчетах. Однако так как в очень многих исследованиях приводятся оценки аллометрических коэффициентов зависимости дыхания от массы животных, мы также будем приводить значения коэффициента k , полученные при использовании всех экспериментальных данных, хотя, как правило, связь между логарифмами значений дыхания и массы в этих случаях достоверно нелинейна. Если использовать константу Хеммингсена (66) величина коэффициента a для конкретных таксонов будет иметь совсем иные значения.

Прежде чем переходить к получению аллометрических соотношений, рассмотрим вопрос о зависимости стандартного обмена от температуры среды.

Влияние температуры

Стандартный обмен, как и другие биохимические процессы, протекающие в организмах, сильно зависит от температуры среды, поэтому принято измерять потребление кислорода у пойкилотермных животных при 20°C, а гомойотермных - в термонеutralной зоне.

Пойкилотермные животные. Проводить измерения дыхания при 20°C не всегда возможно, так как многие из пойкилотермных животных живут при более низких или более высоких температурах. Поэтому для получения сопоставимых результатов, когда это необходимо, следует пересчитывать интенсивность потребления кислорода с помощью, так называемой, *кривой Крога* на температуру 20°C (Винберг, 1956; Сущеня, 1972; Алимов, 1975, 1981; Ивлева, 1981; Озернюк, 1985, 1992; Зотин, 1988). В аналитическом виде кривая Крога выражается экспонентой:

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = k_2 \exp(k_1 t^0) \quad (67)$$

Естественно, что при получении кривой Крога (зависимости дыхания от температуры), потребление кислорода следует выражать в сопоставимых

величинах. Для этих целей принимают, что скорость или интенсивность потребления кислорода при 20°C равна 100% и вычисляют потребление кислорода при других температурах в процентах от этой величины, которую можно обозначить через $\bar{Q}_{\%}$. При таких условиях мы получаем *нормальную кривую Крога* и формула (67) преобразуется к виду:

$$\bar{Q}_{\%} = 100 \exp[k_1 \cdot (t^0 - 20^0)] \quad (68)$$

Есть основание считать (Зотин, 1988), хотя некоторые авторы не согласны с этим (Сущеня, 1972; Алимов, 1975), что нормальная кривая Крога отражает единую для всех пойкилотермных животных закономерность, так как температура среды чисто физически действует на химические процессы. В некоторых случаях существуют специфические реакции организмов на изменение температуры, влияющие на характер кривой Крога. Однако изменением температурной зависимости, связанное с биологическими реакциями можно пренебречь по сравнению с физическим действием температуры на потребление кислорода.

Было показано, в частности, что у таких разных пойкилотермных животных, как простейшие (Владимирова, Зотин, 1985), ракообразные (Сущеня, 1972), рыбы (Винберг, 1956) и рептилии (Зотин, 1988), зависимость потребления кислорода от температуры удовлетворительно описывается кривыми Крога (рис. 9), имеющими сходные коэффициенты k_1 в соотношении (68): у рептилий $k_1=0,083$, у рыб $k_1=0,093$, у ракообразных $k_1=0,078$, у простейших $k_1=0,087$ (Зотин, 1988). Учитывая неточность определения стандартного обмена, можно было считать, что совпадение коэффициентов k_1 у указанных групп пойкилотермных животных вполне удовлетворительно.

Для того, чтобы еще раз убедиться в том, что имеется единая нормальная кривая Крога, справедливая для всех пойкилотермных животных, мы проделали специальную работу по сбору литературных сведений о зависимости потребления кислорода от температуры у пойкилотермных животных. В табл.2

представлены величины коэффициентов k_1 , вычисленные методом наименьших квадратов для большинства групп пойкилотермных животных. Как видно из этой таблицы, коэффициенты близки по абсолютной величине у самых разных животных от простейших до рептилий. Учитывая неточности, связанные с

Т а б л и ц а 2.

Зависимость потребления кислорода от температуры в разных группах животных. Приведены значения коэффициентов k_1 из формулы (68). N - число изученных видов, n - число измерений.

Тип или класс	k_1	N	n	Авторы
Простейшие	0.087		77	(1)*
Актинии	0.085	1	31	(2)
Черви	0.084	8	44	(3)
Ракообразные	0.074	62	359	(4)
Иглокожие	0.082		60	(5)
Паукообразные	0.090	28	121	(6)
Насекомые	0.084	60	329	(7)
Таракановые	0.085	3	15	(8)
Двукрылые	0.081	12	69	(9)
Прямokрылые, Жуки, Стрекозы	0.084	31	176	(10)
Перепончатокрылые, Клопы, Бабочки	0.085	22	120	(11)
Двустворчатые моллюски	0.085	26	180	(12)
Брюхоногие моллюски	0.077	105	607	(13)
Амфибии	0,085	41	175	(14)
Рыбы	0.093			(15)
Рептилии	0,089	67	374	(16)

* Авторы: (1) Владимирова, Зотин, 1985; (2) Ивлева, 1981; (3) Зотин, Зотин (в настоящей книге); (4) Алексеева, 1999; (5) Рябушко, 1992; (6) Зотин и др., 1998; (7) Зотин, Алексеева, 1997; (8) Донцова и др., 1985; (9) Алексеева и др., 1993; (10) Алексеева, Зотин, 1995; (11) Алексеева, Зотин, 1996; (12) Зотин, Зотин, 1998; (13) Владимирова, 1999; (14) Владимирова, Зотин, 1994; (15) Винберг, 1956; (16) Зотин, 1998.

определением стандартного обмена, это дает основание использовать для всех пойкилотермных животных единую кривую Круга. Для этой цели мы объединили все собранные данные о зависимости дыхания от температуры у пойкилотермных животных и получили средние значения коэффициентов k_1 . Единое уравнение Круга при этом принимает вид

$$\bar{Q}_{\%} = 100 \exp[0.085(t^0 - 20^0)] \quad (69)$$

Для расчета скорости потребления кислорода при 20^0C можно использовать следующий вариант формулы (69) (Зотин и др., 1998а):

$$\bar{Q}_{O_2} = \bar{Q}_{t^0} \cdot \exp[0.085(20 - t^0)], \quad (70)$$

где \bar{Q}_{O_2} - скорость потребления кислорода при 20^0C , \bar{Q}_{t^0} - скорость потребления кислорода при температуре измерений $t^0\text{C}$.

Гомойотермные животные. Довольно сложно обстоит дело и с гомойотермными животными (млекопитающие, птицы, некоторые перепончатокрылые насекомые). У гомойотермных температура тела поддерживается на определенном и достаточно высоком уровне, причем как при понижении температуры среды, так и при повышении интенсивность потребления кислорода возрастает (рис.10). Поэтому для целей сравнения у млекопитающих и птиц принято определять потребление кислорода в термонейтральной зоне, т.е. в зоне температур, где оно минимально, или приводить к этой зоне по кривым терморегуляции.

В отличие от пойкилотермных, у гомойотермных животных невозможно использовать единую кривую терморегуляции типа кривой, показанной на рис.9, выражаемой формулой (68). Кривые терморегуляции разных отрядов млекопитающих (рис.33) настолько отличаются друг от друга, что не может быть и речи о некой обобщенной кривой, единой для всех гомойотермных животных. Поэтому у гомойотермных приведение данных о потреблении

кислорода к термонейтральной зоне, а точнее к оптимальной точке (рис.10) необходимо осуществлять по кривым терморегуляции, полученным, по крайней мере, для отдельных отрядов.

Акклимация и акклиматизация

Упомянутые неточности определения зависимости стандартного обмена от температуры, помимо естественного разброса данных о потреблении кислорода животными (зависящего от состояния животного, времени суток, когда проводятся измерения, сезона года и др.), многие исследователи связывают с процессом акклимации к изучаемым температурам (Ивлева, 1981). Дело в том, что при изменении температуры среды переходной процесс достижения нового стационарного уровня дыхания (акклимация) требует некоторого времени: порядка 2-3 недель. Вид кривой $\bar{Q}_{O_2} = f(t^0)$ существенно зависит от того, в какой момент после изменения температуры среды произведено измерение скорости потребления кислорода. Кроме того, по мнению многих авторов, акклимированные и не акклимированные животные могут по разному реагировать на изменение температуры среды.

С последним, однако, нельзя согласиться без специальной экспериментальной проверки. Во всяком случае, полученные к настоящему времени данные на амфибиях (Fitzpatrick, Atebara, 1974; Vlem et al., 1986) не позволяют сделать однозначный вывод, так как различия в потреблении кислорода у акклимированных и не акклимированных животных лежат в пределах ошибки измерений (Владимирова, Зотин, 1994). До получения более четких результатов, как нам кажется, можно пользоваться наблюдениями, в которых не учитывалось влияние акклимации на зависимости дыхания от температуры. Все использованные нами расчеты, в результате которых получена зависимость (69), опирались на эти соображения.

Второй проблемой, которую необходимо учитывать при определении критерия упорядоченности при его сопоставлении у разных видов животных, является влияние экологических (точнее сказать, климатических) условий жизни на стандартный обмен. Существует, например, такое понятие, как температурная компенсация, которая означает, что у животных, живущих в более холодном климатическом поясе стандартный обмен выше, чем у животных из более

теплых поясов Земли (Schölander et al., 1953; Ивлева, 1972, 1981; Слоним.1982а,в; Зотин, 1988; Озернюк, 1992). Большое влияние на уровень стандартного обмена оказывают условия жизни в горах, в пустыне, в глубоководье и т.д. (Ивлева, 1981; Слоним, 1982б,г; Цейтлин, 1986; Зотин, 1988; Владимирова, Зотин, 1989; Озернюк, 1992). Нам, однако, кажется, что при рассмотрении *биоэнергетического прогресса*, т.е. при рассмотрении изменения стандартного обмена в процессе эволюции не требуется внесения поправок, связанных с климатическими особенностями жизни животных, так как в этом случае стандартный обмен обычно закреплен генетически. Иначе обстоит дело при определении собственно *прогрессивной эволюции*, описываемой с помощью критерия упорядоченности. В этом случае речь идет о степени удаленности животного или данной группы животных от состояния равновесия и эта величина не должна зависеть от экологических условий жизни. Рассмотрим, поэтому, более подробно понятие критерия упорядоченности и способы его измерения.

2. Критерий упорядоченности

Как уже говорилось, согласно предположению Ивлева (1959, 1963) и Дольника (1968, 1978) арогенез состоит в усилении энергетического обмена организмов: усилении основного или стандартного обмена. Это очень важное заключение для проблем прогрессивной эволюции. Рассмотрим, поэтому, подробнее термодинамическую основу такого критерия биоэнергетического прогресса как стандартный обмен.

С термодинамической точки зрения состояние равновесия соответствует полному беспорядку - наиболее вероятному состоянию системы. Если система уклоняется от состояния равновесия, вероятность ее состояния уменьшается и степень упорядоченности возрастает. Отсюда следует, что упорядоченность - понятие, обратное беспорядку. Следовательно, упорядоченность в устойчивом состоянии любой термодинамической системы будет тем выше, чем дальше система отстоит от состояния равновесия.

В классической термодинамике мерой беспорядка является энтропия и ее возрастание в ходе движения изолированной системы к состоянию равновесия

сопровождается увеличением неупорядоченности системы. Обратный процесс - уменьшение энтропии - соответствует увеличению упорядоченности системы. В термодинамике неравновесных процессов принимается, что движение открытой системы к равновесию характеризуется уменьшением диссипативной функции (12), а точнее функции внешней диссипации (13), (18). Следовательно, в открытых неравновесных системах возрастание неупорядоченности связано не с увеличением энтропии, а с уменьшением псидфункции. Соответственно, упорядоченность открытой системы в устойчивом состоянии тем больше, чем больше величина функции внешней диссипации. Эта функция обратно пропорциональна вероятности состояния системы (29), что еще раз подчеркивает ее связь с упорядоченностью. Таким образом, величина функции внешней диссипации в устойчивом состоянии открытой системы может служить мерой ее упорядоченности. Она показывает степень удаленности системы от равновесного состояния.

Исходя из сказанного, степень упорядоченности живых систем можно сопоставлять с величиной стандартного обмена. Действительно, диссипативная функция организмов равна интенсивности потребления кислорода (64) или, учитывая (65), интенсивности теплопродукции, а величина функции внешней диссипации или псидфункции организма, находящегося в состоянии покоя, показывает степень их удаленности от состояния равновесия, т.е. степень их упорядоченности.

Величина стандартного обмена связана с массой тела организмов аллометрической зависимостью (46), (47). Как говорилось, из этих зависимостей следует, что сравнивать стандартный обмен видов животных, имеющих разные размеры, затруднительно, так как масса организмов может отличаться на многие порядки. Поэтому, как отмечалось, для целей сравнения используют коэффициент a из аллометрической зависимости (46) или (47). Этот коэффициент может быть положен в основу количественной характеристики направления прогрессивной эволюции (Коноплев, Зотин, 1975; Коноплев и др., 1975; Зотин, Криволуцкий, 1982; Zotin, 1990). Чтобы показать это более наглядно, рассмотрим понятие *критерия упорядоченности*.

В термодинамике неравновесных процессов устойчивое состояние системы характеризуется величиной удельной диссипативной функции (8) или

величиной функции внешней диссипации (14). Удельная диссипативная функция связана обратной зависимостью с плотностью вероятности состояния (24), т.е., как говорилось, может быть использована в качестве показателя степени упорядоченности системы. В еще большей степени это относится к функции внешней диссипации, которая просто обратно пропорциональна плотности вероятности состояния системы (29).

Псидфункция равна интенсивности теплопродукции (14) и, поэтому, учитывая (30), можно записать соотношение (29) в виде $\bar{q} = Z / p$ или учитывая, что $\bar{q} \cong \bar{q}_{O_2}$

$$\bar{q}_{O_2} \cong \frac{z}{p} \quad (71)$$

Для того, чтобы можно было использовать формулу (71) в экспериментальной работе необходимо ввести понятие отношения вероятностей (Коноплев, Зотин, 1975; Коноплев и др., 1975). Пусть значение величин с индексом p относится к простейшим организмам, например, к амебам, а без индекса - к любым другим организмам. Используя (30) и (47) и учитывая, что для всех организмов $b=0.25$, напишем для отношения вероятностей живых организмов (P_o):

$$P_o = \frac{p}{p_p} = \frac{a_p M^{-0.25}}{a M^{-0.25}} = \frac{a_p}{a} \quad (72)$$

Расчет по данным, приводимым Хеммингсеном (Hemmingsen, 1960) для простейших и микроорганизмов дает величину $a_p = 0,098$ мВт/г (Зотин, Криволицкий, 1982). Использование более многочисленных наблюдений о стандартном обмене простейших показало (см. табл. 6), что в качестве эталона из группы простейших лучше использовать тип *Sarcosomastigophora*, для которого $a_p = 0,082$ мВт/г (Владимирова, Зотин, 1985). Уточнение методики расчета коэффициента k в формуле (46) показало, что для отряда Amoebida, который мы выбираем в качестве эталона, как наиболее просто устроенных эукариот, $a_p = 0.067$ мВт/г (табл.6). Исходя из этого, для условного организма с массой в 1

г, согласно формуле (72) выражение для отношения вероятностей состояния любого организма равно:

$$P_o = \frac{0.067}{a} \quad (73)$$

Таким образом, предложение Ивлева (1959, 1963) и Дольника (1968, 1978) использовать в качестве критерия эволюционного прогресса коэффициент a из аллометрических соотношений (46), (47) получает более надежную термодинамическую основу.

Для большей наглядности мы предложили использовать в сравнительных исследованиях величину обратно пропорциональную относительной вероятности состояния организма и назвали ее *критерием упорядоченности* (Коноплев, Зотин, 1975; Коноплев и др., 1975). Согласно (73), он равен

$$Cr = \frac{1}{P_o} = 14.9a', \quad (74)$$

В отличие от коэффициента a из формул (46), (47) коэффициент a' в формуле для критерия (74) зависит от некоторых особенностей физиологии животных и от экологических условий их жизни. Чтобы иметь это в виду, мы обозначили его через a' . Когда физиологическими и экологическими особенностями можно пренебречь, то $a' = a$.

Коэффициент a' в критерии упорядоченности Cr (74), так же как коэффициент a , зависит от температуры, при которой производится измерение дыхания животных. Мы приняли, что стандартный обмен пойкилотермных животных должен приводиться к температуре 20°C, а гомойотермных животных - к критической точке термонеutralной зоны. Это одно из условий определения указанных коэффициентов. При определении критерия упорядоченности гомойотермных животных следует учитывать также температуру тела животных. У млекопитающих она достигает 36-38°C, а у птиц и некоторых насекомых - 40-42°C.

Критерий упорядоченности (74), как говорилось, характеризует не столько стандартный обмен данного животного, а степень его удаленности от состояния равновесия. Поэтому его величина не должна зависеть от факторов внешней среды и таких особенностей гомойотермных животных, как терморегуляция. Отсюда следует, что для определения критерия упорядоченности гомойотермных животных, сопоставимого с критерием упорядоченности пойкилотермных, необходимо приводить коэффициент a' в формуле (74) по кривой Крога к температуре 20°C . Здесь мы снова прибегаем к довольно искусственному приему, так как температура тела равная 20°C в норме не встречается у гомойотермных животных. Но при определении критерия упорядоченности гомойотермных животных такой прием обязателен.

Вторая проблема, которую следует учитывать при вычислении критерия упорядоченности как пойкилотермных, так и гомойотермных животных состоит в следующем. При сопоставлении стандартного обмена животных с помощью аллометрических соотношений (46) и (47) предполагается, что в дыхании участвует вся масса тела животного. Но хорошо известно, что это не так: многие животные имеют специализированные опорные и защитные образования, которые не принимают или принимают незначительное участие в процессах дыхания. У многих водных пелагических беспозвоночных животных тело настолько оводнено, что трудно сопоставлять общую массу таких животных с массой донных животных и, тем более, наземных. Встает вопрос: как в этом случае определять сопоставимый стандартный обмен (коэффициент a') у разных видов животных?

Мы не будем подробно обсуждать этот вопрос, хотя ему посвящена довольно обширная литература, а примем, что его можно определять по содержанию воды в теле животного. Содержание воды колеблется в значительных пределах, поэтому приходится выбрать некий эталон, к которому приводить массу тела всех остальных животных. Для наземных животных за такой эталон мы принимаем содержание воды равное **70%**, к которому близко содержание воды в теле многих животных.

Например, в табл.3 приведены данные о содержании воды в теле некоторых млекопитающих, определенные прямым методом и методом разведения воды, меченой стабильными или радиоактивными изотопами

водорода (Culebras et al., 1977). Судя по данным, приводимым в этой таблице содержание воды в теле млекопитающих в среднем равно $68.7 \pm 0.9\%$. Это достоверно не отличается от эталонного содержания воды в 70% , тем более, что по измерению Калембраса и др. (Culebras et al., 1977) у крыс весом 227 г ($n=21$) содержание воды в теле, определенное прямым методом равнялось 70.2% , а методом разбавления тритиевой воды - 71.4% . Близкое к 70% содержание воды в теле получено и для других сухопутных животных, данные о дыхании которых приведены в этой книге. Оно равно в среднем 69.7 ± 0.6 ($n=64$).

Таблица 3.

Содержание воды в теле млекопитающих, определенное разными авторами прямым методом и методом разведения меченой воды (Culebras et al., 1977).

Вид	Содержание воды в теле (%)	
	Прямой метод	Метод разбавления
Крысы	65.3	-
	65 – 70	-
	57.6 - 68.7	-
	63.9	68.1
	66.5	70.8
	66.4	74.4
	70.2	71.38
Кролик	64.2	-
	68.8	-
	73.6	72.8
	-	65.5
Морская свинка	-	75.2
Собака	65,7	-

Критерий упорядоченности (74) опирается на коэффициент a' . Из формулы (46) следует, что коэффициент a равен

$$a = \bar{Q}_{O_2} M^{-k}. \quad (75)$$

В тех случаях, когда степень оводненности меньше эталонной величины, что связано с наличием скелетных образований, расчет коэффициента a' согласно формуле (75) и данным о содержании воды в теле сухопутных животных следует проводить по формуле:

$$a' = \frac{\bar{Q}_{O_2}}{\left(M \frac{c}{70}\right)^{0.75}}, \quad (76)$$

или

$$a' = \bar{q} \left(M \frac{c}{70}\right)^{0.25}, \quad (77)$$

где c – процентное содержание воды в теле животного.

Что касается водных животных, то у них содержание воды в теле иное, чем у наземных. Мы приняли в качестве эталона для водных животных содержание воды в теле простейших, так как в этом случае определение содержания воды в большинстве случаев не осложнено скелетными образованиями. У простейших содержание воды в теле в среднем равно **86.5%** (Владимирова, Зотин, 1983). Эту величину мы и примем за эталон для водных животных. Когда содержание воды в теле водных животных ниже этой величины следует использовать формулы аналогичные (76) и (77):

$$a' = \frac{\bar{Q}_{O_2}}{\left(M \frac{c}{86.5}\right)^{0.75}} \quad (78)$$

или

$$a' = \bar{q} \left(M \frac{c}{86.5}\right)^{0.25}, \quad (79)$$

так как разница скорее всего связана с наличием скелетных образований в теле животных.

Когда содержание воды в теле водного животного больше эталонного, что как правило связано с пелагическим образом жизни (например, у медуз или

гребневиков), мы также должны увеличивать реальные данные о стандартном обмене на разность между эталонным и измеренным в опыте. Но в этом случае нужно использовать формулы:

$$a' = \frac{\bar{Q}_{O_2}}{\left(M \frac{86.5}{c}\right)^{0.75}} \quad (80)$$

или

$$a' = \bar{q} \left(M \frac{86.5}{c}\right)^{0.25}, \quad (81)$$

Наконец еще одна проблема, которую, как считают многие специалисты, необходимо учитывать при сопоставлении стандартного обмена разных видов животных: экологические (точнее сказать, климатические) условия их жизни. Существует такое понятие, как *температурная компенсация*, которая означает, что у животных, живущих в более холодном климатическом поясе стандартный обмен выше, чем у животных из более теплых поясов Земли (Schölander et al., 1953; Ивлева, 1972, 1981; Слоним, 1982а,в; Зотин, 1988; Озернюк, 1992). Долгое время наличие температурной компенсации у животных вызывало недоверие, пока Шолендер и др. (Schölander et al., 1953) точно не показали ее у ракообразных (рис.11).

Наличие температурной компенсации показано не только для далеких видов, но и для близких видов и даже подвидов, например, змей и ящериц (Hailey, Davies, 1986; Patterson, Davies, 1989).

При определении сопоставимого стандартного обмена животных температурную компенсацию, как и влияние иных условий жизни (горы, пустыни и т.д.) можно не учитывать, так как величина коэффициента a закреплена генетически. Но в случае критерия упорядоченности учет этих обстоятельства желателен, так как в этом случае мы определяем степень удаленности данного животного или группы животных от состояния равновесия вне зависимости от того в каких условиях они живут. Исходя из этого, при расчетах коэффициента упорядоченности приходится получать данные о различиях коэффициента a' у представителей животных, живущих в разных

климатических поясах. В настоящее время мы можем это сделать достаточно грубо, относя одних животных к умеренному поясу, других - к тропическому.

При рассмотрении данных о стандартном обмене разных видов животных, живущих в разных климатических поясах, следует учитывать не только экологические условия жизни, но и видовую принадлежность. Чтобы уменьшить ошибку при определении температурной компенсации следует, поэтому брать средние данные о стандартном обмене данного вида, а не все имеющиеся наблюдения, которые для одних видов очень многочисленны, а для других - единичны. В табл. 4 приведены эти данные, взятые из статьи Зотина и Алексеевой (1997) о насекомых и рассчитанные по материалам статьи Зотина и Владимировой (1986а,б) о млекопитающих. Как видно из этой таблицы, имеются существенные различия в соотношении стандартного обмена умеренного и тропического поясов (a_y/a_T) у представителей разных отрядов насекомых и млекопитающих, но не исключено, что эти различия связаны с методическими неточностями при их определении. Поэтому было бы разумным принять, что для всех животных он одинаков. В среднем, судя по данным, приводимым в табл.4, $a_y/a_T=1.66$. Мы примем эту величину в качестве единого коэффициента при сопоставлении стандартного обмена животных, живущих в теплых странах с животными умеренного и арктического пояса. Грубость этого приема очевидна. Мы не учитываем также других условий жизни, с которыми, по-видимому, придется считаться при более точном определении критерия упорядоченности, чем мы это сделали в данной книге.

Т а б л и ц а 4

Сопоставимый стандартный обмен [коэффициент a (MW/m^2) из аллометрического соотношения (46)] и соотношение стандартного обмена умеренного и тропического поясов a_y/a_T у разных животных. N - число изученных видов.

Отряд	Климатические пояса	a	a_y/a_T	N
Насекомые				
Blattodea	Тропический	0.83±0.15		10
	Умеренный	1.05±0.19	1.28	19

Odonata	Тропический	2.14±0.13		12
	Умеренный	2.47	1.15	3
Orthoptera	Тропический	1.10±0.12		6
	Умеренный	2.49±0.13	2.26	26
Lepidoptera	Тропический	1.92±0.32		38
	Умеренный	2.84±0.25	1.48	40
Coleoptera	Тропический	1.19±0.10		38
	Умеренный	3.33±0.65	2.80	81
Diptera	Тропический	1.99±0.57		22
	Умеренный	3.76±0.61	1.89	47
Hymenoptera	Тропический			22
	Умеренный		1.13	47
Млекопитающие				
Insectivora				
Сем. Soricidae	Тропический	33.67±3.28		8
	Умеренный	55.30±5.17	1.64	14
Chiroptera				
Сем. Vespertilionidae	Тропический	12.73±1.22		6
	Умеренный	16.59±1.45	1.30	6
Carnivora				
Сем. Canidae	Тропический	15.85±2.37		4
	Умеренный	21.32±0.74	1.35	6
Rodentia				
Сем. Cricetidae	Тропический	20.24±0.86		31
	Умеренный	31.85±1.21	1.57	35
Сем. Muridae	Тропический	17.71±1.50		11
	Умеренный	37.07±5.56	2.09	5

Из сказанного ясно, что относительная упорядоченность животных, степень их отклонения от термодинамического равновесия можно измерить с помощью критерия упорядоченности (74), используя величину коэффициента a' , т.е. несколько видоизмененный коэффициент a из аллометрических соотношений (46) и (47). Таким образом, предложение Ивлева (1959, 1963) и

Дольника (1968, 1978) использовано и нами в данной работе. Следует только учитывать, что коэффициент a характеризует биоэнергетический прогресс организмов, а критерий упорядоченности собственно прогрессивную эволюцию - удаленности организмов от состояния равновесия.

Итак, в настоящее время в качестве критерия прогрессивной эволюции, по нашему мнению, следует использовать критерий упорядоченности (74). Очевидно, что для количественной характеристики, как *биоэнергетического прогресса*, так и собственно *прогрессивной эволюции* требуется получение возможно более точных и подробных данных о стандартном обмене представителей различных таксонов от простейших до млекопитающих и птиц.

3. Максимальный обмен

Как отмечалось, понятие стандартный обмен (обмен покоя) недостаточно четко определено, так как в состоянии покоя активность разных животных различна и, измеряя потребление кислорода в таком состоянии у разных животных, мы, фактически, попадаем на разные фазы активного обмена. В этом отношении предпочтителен максимальный обмен, который соответствует только одной фазе активного обмена - максимально возможному потреблению кислорода. Кроме того, знание максимального обмена имеет большое значение для понимания многих сторон жизнедеятельности животных, определяя такие особенности организмов, как максимальная мощность, скорости реакций на изменения, происходящие в среде, возможности освоения новых ареалов и др. По всей видимости, эволюция животных шла в направлении увеличения максимального обмена организмов, так как его величина создает большие преимущества в борьбе за жизнь.

Как и в случае стандартного обмена, максимальный обмен животных сильно зависит от массы тела животного и от температуры среды. Многими авторами показано (см. Донцова, Зотин, 1980), что зависимость максимального обмена от массы тела выражается аллометрическим соотношением типа (46). При этом у рыб $a=4,9$, $k=0,75$ (Винберг, 1956); у рептилий $a=16,0$, $k=0,82$ (Bennett, Dawson, 1976); у птиц $a=356$, $k=0,79$ (Hart, Berger, 1972); у млекопитающих $a=151$, $k=0,73$ и $a=228$, $k=0,79$ (Pasquis et al., 1970).

Броди (Brody, 1945), по-видимому, одним из первых предположил, что максимальный обмен животных определяется величиной основного обмена. Ломов (1975б) пошел еще дальше, считая, что относительная максимальная мощность животных, которую он определяет по максимальному обмену, находится в жесткой связи с основным обменом и между ними существует некоторое постоянное соотношение. В настоящее время эта идея получила признание и соотношение $D_M = \bar{q}_{\max} / \bar{q}_{O_2}$ получило название *метаболический диапазон* (Шмидт-Ниельсен, 1987).

На рис.12 приведены данные об соотношении $\bar{q}_{\max} / \bar{q}_{O_2}$, максимального (\bar{q}_{\max}) и стандартного (\bar{q}_{O_2}) обмена у 160 видов насекомых, рыб, амфибий, птиц и млекопитающих массой от 10^{-3} до 10^6 г (Донцова, Зотин, 1980). Как видно из рисунка это соотношение мало зависит от вида животного и массы тела. На основании этих данных можно прийти к выводу, что величина максимального обмена определяется уровнем стандартного обмена, т.е. соотношение этих величин является универсальной константой, одинаковой для различных групп животных. Расчет по данным, приводимым в работе Донцовой и Зотина (1980), показывает, метаболический диапазон для всех животных равен:

$$D_M = 9.6 \pm 0.3. \quad (82)$$

Безусловно, требуются дополнительные исследования, чтобы подтвердить сделанный вывод. Но если он справедлив, то значение максимального обмена, как критерия биоэнергетического прогресса, резко падает, так как его измерение значительно более трудоемкая работа и данных по максимальному обмену животных в настоящее время получено на 2-3 порядка меньше, чем стандартного обмена.

4. Константа Рубнера

Еще один критерий эволюционного прогресса, который может быть получен в цифровом выражении, предложен Э.С.Бауэром (Bauer, 1931; Бауэр, 1935) и назван им *константой Рубнера*. Этот критерий основан на следующем.

В процессе развития, роста и старения организмов происходит снижение стандартного обмена, прерываемое на некоторых стадиях эмбрионального и раннего постэмбрионального развития различными отклонениями от этого основного процесса (Зотин, 1974; Зотин, Зотина, 1976, 1993). Согласно Коловей (Calloway, 1974) у всех гомойотермных животных независимо от вида, предельная величина снижения интенсивности потребления кислорода к моменту смерти, наступающей в результате старения, равна 0.97 мВт/г. Хотя эта величина, по-видимому, завышена, она показывает, что продолжительность жизни имеет естественный предел. Следовательно, за весь онтогенез организм может использовать для осуществления процессов развития, роста и старения строго определенное количество энергии на грамм массы тела. Отсюда можно принять, что средняя интенсивность потребления кислорода взрослым организмом умноженная на продолжительность его жизни является величиной постоянной для данного вида, т.е.

$$Ru = L_{\max} \bar{q}_{O_2} \quad (83)$$

где L_{\max} - максимальная продолжительность жизни животного (годы); \bar{q}_{O_2} - средняя интенсивность потребления кислорода (мВт/г); Ru - константа, которую Бауэр (1935) и предложил назвать *константой Рубнера*, так как именно этот ученый впервые показал, что потребление энергии на протяжении жизни млекопитающих разных видов приблизительно одинаково (Rubner, 1908a,b).

Бауэр (1935) понимал, что для определения количества энергии, потребляемой организмом на протяжении всей жизни, следует использовать не

сумму средних величин интенсивности дыхания $\sum \bar{q}_{O_2}$, а интеграл вида $\int_{t_1}^{t_2} \bar{q}_{O_2} dt$.

Сравнительно недавно Райс (Reiss, 1989) пришел к сходной идее, предлагая характеризовать продолжительность жизни животных от момента

оплодотворения до смерти с помощью понятия удельного метаболизма всей жизни, которое может быть выражено формулой:

$$Ru = \int_{t_0}^{t_d} \bar{q}_{O_2} dt, \quad (84)$$

где t_0 - время оплодотворения; t_d - время смерти. Константа Рубнера в этом случае характеризует не только продолжительность жизни, но и скорость старения организма и в этом отношении имеет заметное преимущество перед определением (83). Однако для вычисления ее по формуле (84) необходимо иметь данные об изменении интенсивности дыхания животного в разные периоды онтогенеза. Таких данных в литературе немного, поэтому, при вычислении константы Рубнера для подавляющего числа видов животных приходится пользоваться формулой (83).

Аллометрическое соотношение для константы Рубнера можно получить и чисто теоретическим путем. Было обнаружено (Sacher, 1959, 1978; Lindstedt, Calder, 1976; Calder, 1976, 1984; Blueweiss et al., 1978; Prinzinger, 1979, 1989; Economos, 1980; Шмидт-Ниельсон, 1987; Гаврилов, 1991), что максимальная продолжительность жизни животных связана с массой тела аллометрическим соотношением

$$L_{\max} = l_m M^{k_1}, \quad (85)$$

где L_{\max} - максимальная продолжительность жизни (годы); M - масса тела (г); l_m и k_1 - коэффициенты. Нас будет интересовать в данном, случае коэффициент k_1 . Показано, что для млекопитающих $k_1=0,12$ и для птиц $k_1=0,16$ (Зотин, 1979). В тоже время мы приняли, как и многие другие авторы, что коэффициент b из аллометрического соотношения для зависимости интенсивности дыхания от массы тела (47) равен для всех животных -0.25 (66). Отсюда следует, что аллометрическое соотношение для константы Рубнера равно

$$Ru = \bar{q} L_{\max} = a M^{-0.25} l_m M^{0.12} = r M^{-0.13} \quad (86)$$

Очевидно, что константа Рубнера не может быть одинаковой у всех групп животных, так как они сильно отличаются по уровню стандартного обмена и тем более по продолжительности жизни.

Бауэр (Бауер, 1931; Бауэр, 1935) учел это обстоятельство и пришел к выводу, что в ходе прогрессивной эволюции происходит изменение константы Рубнера. Он предложил использовать константу Рубнера для характеристики прогрессивной эволюции. И действительно по его расчетам (табл.5) оказалось, что эта константа возрастает по мере усложнения строения животных.

Т а б л и ц а 5

Максимальная продолжительность жизни L_{\max} (годы), масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (ккал/день) и константа Рубнера Ru (кДж/г) у различных типов и классов животных (Бауэр, 1935).

Вид	L_{\max}	M	\bar{Q}_{O_2}	Ru
Colenterata				
<i>Carmanina hastata</i>	0,2	14	0,007	0.193
<i>Rhizostoma pulmo</i>	0,2	77	0,083	0.416
Echinodermata				
<i>Cucumaria</i> sp.	5,0	10	0,022	19,4
Vermes				
<i>Hirudo</i> sp.	20,0	10	0,008	28,2
<i>Lumbricus</i> sp.	10,0	3	0,023	131,9
Mollusca				
<i>Limnaeus</i> sp.	4,0	2,3	0,022	67,3
<i>Ostrea virginica</i>	10,0	50,0	0,086	30,3
Arthropoda				
<i>Astacus</i> sp.	25,0	31,0	0,137	194,4
<i>Palinurus</i> sp.	25,0	250	1,27	223,5
<i>Homarus</i> sp.	25,0	310	2,47	350,5
Vertebrata				
<i>Equus caballus</i>	40	450000	13260	2074

<i>Ovis ammon</i>	12	70000	2856	869
<i>Canis familiaris</i>	11	15000	1462	1887
<i>Felis silvestris</i>	9,5	2500	204	1364
<i>Homo sapiens</i>	70	70000	2550	4487

Так как в состав константы Рубнера (83) входит интенсивность потребления кислорода (\bar{q}_{O_2}), то ее увеличение характеризует возрастание упорядоченности организмов. Но, с другой стороны, в ее состав входит максимальная продолжительность жизни, которая зависит от степени организованности животных, от экологических условий существования вида и др. Таким образом, константа Рубнера, как критерий прогрессивной эволюции, страдает некоторой неопределенностью.

Из сказанного следует, что требуются дополнительные, уточненные данные о величине максимальной продолжительности жизни животных, исследование зависимости этой величины от условий жизни, от величины мозга и др. прежде чем использовать константу Рубнера для уточнения "шкалы прогресса" в животном царстве.

Глава 2. Стандартный обмен и критерий упорядоченности у беспозвоночных животных

Как отмечалось, В.Р.Дольник (1968) показал, что сопоставимый стандартный обмен [коэффициент a из аллометрических соотношений (46), (47)] заметно возрастает по мере увеличения сложности организации животных от простейших до млекопитающих и птиц (табл.1). Еще интересней оказалась попытка сопоставления величины стандартного обмена отдельных групп животных с временем возникновения этих групп в реальном палеонтологическом времени (рис.6). Данные, приводимые на рис.6 показывают, что в процессе реальной эволюции шел непрерывный биоэнергетический прогресс.

Для характеристики направления прогрессивной эволюции важнее, однако, понятие критерия упорядоченности, так как, как говорилось, только этот

критерий показывает насколько изучаемая группа животных далека от состояния равновесия, от первичного бульона, в котором зародилась жизнь. Критерий упорядоченности показывает направление прогрессивной эволюции организмов и поэтому он может быть положен в основу макроэволюции и макросистематики животных и растений.

Очевидно, что для количественного описания биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции важно как можно точнее определить коэффициент a в разных группах животных. В настоящее время в отношении некоторых групп животных это сделать можно, так как в литературе имеется достаточно большое число измерений стандартного обмена представителей разных типов и классов животных. При вычислении критерия упорядоченности, как отмечалось, необходимо также учитывать содержание воды в теле животных [т.е. использовать формулы (76)-(81), а не (75)] и температурную, метаболическую компенсацию. Из-за сравнительной малочисленности данных это не всегда удается сделать, но стремиться к этому необходимо для более правильного определения критерия упорядоченности.

Специально для этой книги мы еще раз проверили значения величин аллометрических коэффициентов и рассчитали критерий упорядоченности для типов и классов животных, большинство из которых входят в табл.1, а также собрали данные по группам, не рассматривавшихся раньше.

Как говорилось, имеются различные трудности при сопоставлении данных, полученных разными авторами. Это вносит некоторую неуверенность в отношении правильности определения коэффициента a для различных групп животных. Эту неуверенность можно уменьшить только увеличением числа используемых данных, так что по мере использования новых публикаций о исследованиях стандартного обмена и критического анализа старых работ неточность определения величины a и, соответственно, критерия упорядоченности Cr , у разных видов животных должна уменьшаться.

В соответствии с мнением некоторых зоологов и, исходя из удобств изложения, мы разбили всех беспозвоночных животных на три группы: простейших, низших беспозвоночных и высших беспозвоночных. Каждая из этих групп включает в себя несколько типов животных, но все они значительно

отличаются от позвоночных животных не только морфологическим строением, но и количеством имеющихся в литературе данных о стандартном обмене. Поэтому мы выделили тип позвоночных животных в отдельную главу. Изложение мы начнем с материалов о стандартном обмене животных группы простейших (иногда их возводят в ранг подцарства).

1. Простейшие

Хотя к настоящему времени накоплено достаточно много материалов по дыханию простейших, работ, обобщающих и систематизирующих эти данные, сравнительно немного (John, 1941; Винберг, 1949; Zeuthen, 1953; Hemmingsen, 1960; Суханова, 1968; Brand, 1979, Владимирова, Зотин, 1983, 1985; Хлебович, Винберг, 1984). Последнее связано, по-видимому, с трудностями сопоставления результатов исследований, приводимых в разных работах, так как разные авторы изучали простейших на разных стадиях роста культуры, при разных условиях культивирования, при разных способах получения проб и измерения дыхания. Во многих работах не приводятся данные о массе простейших и в этом случае приходится судить о массе их тела по косвенным наблюдениям. Особенное значение имеет то, что измерения скорости потребления кислорода часто проводили при несопоставимых температурах и потребовалась специальная работа для приведения этих наблюдений к температуре 20°C (Владимирова, Зотин, 1983).

Содержание воды в простейших равно в среднем 86.5% (Владимирова, Зотин, 1983). Эту цифру мы приняли для водных организмов в качестве эталонной величины, т.е. при расчете коэффициента упорядоченности для простейших принимается, что $a=a'$.

Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела животных описывается аллометрическим соотношением вида (46). Это относится и к простейшим (Zeuthen, 1953; Hemmingsen, 1960; Хлебович, 1974; Хлебович, Винберг, 1984; Владимирова, Зотин, 1985). В дальнейшем мы будем

ориентироваться на данные, приводимые в работах Владимировой и Зотина (1983, 1985).

Как видно из рис.13 в логарифмической шкале координат имеет место линейная зависимость скорости дыхания от массы тела, т.е. для этой зависимости справедливо аллометрическое соотношение (46). Разброс экспериментальных данных довольно велик. Это объясняется, как указывалось, не только неточностями измерения дыхания, но и различными другими обстоятельствами (расчетом массы по косвенным измерениям, разными способами культивирования простейших, разной температурой опытов и др.). Поэтому значения коэффициентов a для отдельных подразделений простейших были вычислены при фиксированном значении коэффициента k .

К сожалению, коэффициент k определен для отдельных групп простейших также неточно (Владимирова, Зотин, 1985). Между тем этот коэффициент сильно влияет на величину a и, соответственно, как видно из формулы (74), на критерий упорядоченности Cr . Исходя из этого, сопоставление a и Cr в различных таксонах простейших лучше всего проводить, опираясь на гипотезу, что для всех простейших коэффициент k одинаков и равен 0.75, а коэффициент $b=0.25$.

Сходный прием мы применили и в отношении всех других беспозвоночных и позвоночных животных. Такой методический прием не есть что-то необычное и произвольное. Например, Винберг (1976) считал, что для всех животных от простейших до млекопитающих можно принять коэффициент k одним и тем же и равным 0,75. Эта идея настолько заманчива, что мы ее полностью принимаем в данной монографии. Тем более, что для простейших коэффициент k , судя по данным, показанным на рис.13 (где были использованы наблюдения о дыхании 78 видов простейших, 416 измерений, с диапазоном массы от 10^{-10} до 10^{-3} г) близок величине, предлагаемой Винбергом. При эндогенном дыхании свободноживущих простейших $k = 0.77$, а у наиболее изученного типа простейших *Sarcomastigophora* - $k = 0.76$ (Владимирова, Зотин, 1985). Хеммингсен (Hemmingsen, 1960) получил для одноклеточных и микроорганизмов величину $k = 0.75$.

Расчеты с применением критерия линейности по методике, описанной ранее (Зотин, 1999), дают величину коэффициента $k=0.766\pm 0.080$. Эта величина достоверно не отличается от константы Хеммингсена ($k=0.75$).

Классификация простейших претерпела за последнее время значительные изменения. Раньше принималось, что простейшие представляют собой один тип животных (Догель, 1947). В настоящее время эту группу животных разбивают на три типа: *Sarcomastigophora*, *Ciliophora* и *Apicomplexa* (Levine et al., 1980). Рассчитанные величины коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для различных отрядов и классов этих трех типов простейших представлены в табл.6. Коэффициент a для какой-либо группы или отдельных видов простейших вычисляли по формуле (75).

Т а б л и ц а 6

Величины коэффициента a (мВт/г) при 20°C и критерия упорядоченности Cr для разных таксонов простейших, рассчитанные по данным, приводимым в обзоре Владимировой и Зотина (1983). N - число изученных видов, n - число измерений.

Таксон	a	Cr	N	n
Тип Apicomplexa	0.046±0.016	0.66±0.22	22	73
Класс Sporozoea	0.046±0.016	0.66±0.22	22	73
Отряд Eucoccidiida	0.046±0.016	0.66±0.22	22	73
Тип Sarcomastigophora	0.081±0.0047	1.16±0.068	47	378
Подтип Sarcodina	0.066±0.0082	0.95±0.12	12	47
Класс Heliozoea	0.025	0.35	1	1
Отряд Actinophryida	0.025	0.35	1	1
Класс Eumycetozoea	0.036±0.0029	0.51±0.041	1	6
Отряд Dictyosteliida	0.036±0.0029	0.51±0.041	1	6
Класс Lobosea	0.072±0.0094	1.03±0.13	10	40
Отряд Amoebida	0.067±0.014	0.96±0.20	7	26
Отряд Pelobiontida	0.081±0.0070	1.16±0.10	3	14

Подтип Mastigophora	0.083±0.013	1.19±0.19	35	331
Класс Zoomastigophorea	0.058±0.0044	0.83±0.064	28	251
Отряд Polymastigina	0.021±0.0026	0.29±0.037	4	23
Отряд Kinetoplastida	0.062±0.0040	0.89±0.070	24	228
Класс Phytomastigophorea	0.163±0.013	2.33±0.19	7	80
Отряд Dinoflagellida	0.042	0.60	2	2
Отряд Euglenida	0.142±0.011	2.03±0.16	4	60
Отряд Cryptomonadida	0.274±0.038	3.93±0.54	1	18
Тип Ciliophora	0.313±0.027	4.48±0.39	27	148
Класс Polyphymenophorea	0.128±0.033	1.84±0.47	9	20
Отряд Heterotrichida	0.099±0.036	1.41±0.52	8	17
Отряд Нуротрихиды	0.247	3.53	1	3
Класс Oligohymenophorea	0.310±0.028	4.43±0.41	10	109
Отряд Нуменостоматиды	0.310±0.028	4.47±0.41	10	109
Класс Kinetofragminophorea	0.476±0.11	6.82±1.68	8	19
Отряд Простоматиды	0.156	2.23	3	5
Отряд Колподиды	0.562±0.14	8.04±2.02	5	14

В табл.6 мы расположили типы, подтипы, классы внутри подтипов и отряды внутри классов в порядке возрастания критерия упорядоченности. Как видно из этой таблицы по величине коэффициента a и критерию упорядоченности Cr разные отряды сильно отличаются друг от друга. Наименьшая величина этих показателей наблюдаются у простейших из отряда Polymastigina (тип Mastigophora), наибольшая - у свободноживущих простейших из отряда Colpodida (тип Ciliophora). У последних скорость потребления кислорода и коэффициент упорядоченности в 27 раз больше, чем у первых.

Как отмечалось, согласно Северцову (1925.1934.1939) биологический прогресс, т.е. успех в борьбе за существование, связан не только с морфофизиологическим прогрессом (арогенезом) или удачным приспособительным изменением строения и функционирования (аллогенезом), но и регрессивными

изменениями организмов (катагенезом). В первом случае в процессе эволюции происходит увеличение общей энергии жизнедеятельности (стандартного обмена), во втором она остается без изменения и в третьем - падает. Нет сомнений, что возникновение паразитизма связано с упрощением организации животных, т.е. эволюцией по пути морфо-физиологического регресса (Северцов, 1934; Шмальгаузен, 1939). Это подтверждается и данными по стандартному обмену и критерию упорядоченности у простейших (табл.6).

Для целей сравнения интенсивности дыхания разных групп простейших (как и всех остальных организмов) и для расчетов величины коэффициента упорядоченности важно установить эталонные организмы, относительную вероятность которых можно принять равной 1. В предыдущих работах мы основывались на данных Хеммингсена (Hemmingsen, 1960) и получили эталонное $a = 0.098$ мВт (Коноплев и др., 1975; Зотин, Криволицкий, 1982; Зотин, 1984). Однако в обзоре Хеммингсена использовано сравнительно немного материалов о дыхании одноклеточных и в их число, помимо простейших, включены микроорганизмы. Поэтому одной из целей работы Владимировой и Зотина (1985) было уточнение эталонной величины коэффициента a . Было принято, что для типа *Sarcomastigophora* $a=0.082$. Наконец, согласно данным, приводимых в табл.6, в качестве такой величины можно принять дыхание представителей отряда *Amoebida* из типа *Sarcomastigophora*. В этом случае эталонный коэффициент a равен 0.067. Выбор амеб в качестве эталона связан с тем, что, по мнению многих исследователей, эти организмы являются прототипом первых организмов, возникших на Земле. Итак мы принимаем, что эталонный коэффициент $a = 0.067$ мВт/г. Согласно данным о критерии упорядоченности, приводимым в табл.6, расположение отдельных типов простейших в макросистеме соответствует схеме:

Apicomplexa → Sarcomastigophora → Ciliophora

Расположение классов в типе *Sarcomastigophora*:

Eumycetozoea → Zoomastigophorea → Lobosea →

а в типе Ciliophora:

Polymenophorea→Oligohymenophorea→Kinetofragminophorea

В заключение еще раз напишем для разных типов простейших значения стандартного обмена и критерия упорядоченности:

Тип Apicomplexa	$a=0.046\pm 0.016$; $Cr=0.66\pm 0.22$	
Тип Sarcomastigophora	$a=0.081\pm 0.047$; $Cr=1.16\pm 0.068$	(87)
Тип Ciliophora	$a=0.313\pm 0.027$; $Cr=4.48\pm 0.39$	

2. Низшие беспозвоночные

Для большинства типов и классов беспозвоночных показана аллометрическая зависимость (46). Однако для многих типов низших беспозвоночных из-за ограниченного числа измеренных видов животных точность определения коэффициентов в подобного рода зависимости невелика. Для нас особенно важным является точное определение коэффициента k , поэтому независимо от того, какое значение этого коэффициента получено в различных работах, мы принимаем его равным 0.75.

Тип **Porifera** (Губки)

В отношении представителей типа Porifera в литературе имеются лишь единичные наблюдения о потреблении кислорода взрослыми особями. Этих данных слишком мало, чтобы рассчитать величину коэффициента a и критерий упорядоченности Cr . Кроме того, губки большей частью образуют обширные колонии и бывает трудно определить о какой массе организма должна идти речь, когда мы определяем коэффициент a и критерий упорядоченности Cr . Поэтому мы не будем приводить данных о стандартном обмене губок, хотя нам известно несколько работ, в которых измерялась интенсивность дыхания некоторых видов губок (Gordon et al., 1955; Ивлев,

Яковлева, 1963; Виленкина, Виленкин, 1969; Cotter, 1978).

Тип *Stenophora* (Гребневики)

Не очень многочисленные данные о потреблении кислорода взрослыми формами гребневиков, полученные при разных температурах, мы приводили к температуре 20°C по формуле (69).

Зависимость дыхания от массы тела у представителей типа гребневиков показана на рис.14(1). Как видно из этого рисунка характер кривой для типа гребневиков заметно отличается от кривой для типа кишечнополостных. Расчет по данным, приводимым на этом рисунке, показал, что аллометрическая зависимость скорости потребления кислорода от массы тела у гребневиков имеет вид:

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.057 M^{0.63}.$$

Однако число измерений и диапазон масс измеренных гребневиков не велик, поэтому мы будем считать, что и в этом случае $k=0.75$.

С данными об интенсивности потребления кислорода представителей этого типа животных дело обстоит примерно так же, как и с представителями некоторых других низших беспозвоночных: с одной стороны данных довольно мало, с другой - представители этого типа из-за пелагического образа жизни сильно оводнены. Средняя величина содержания воды в теле гребневиков (по данным Лазаревой, 1961; Ikeda, 1970; Ивлевой, Литовченко, 1978) равна $97.5 \pm 0.5\%$ ($N=10$, $n=11$). Так как мы принимаем, что эталонное содержание воды в теле водных животных без учета приспособления к пелагическому образу жизни равно 86.5%, то в данные о коэффициенте упорядоченности для гребневиков внесена поправка, рассчитанная по формуле (80).

Все известные нам материалы по стандартному обмену и критерию упорядоченности гребневиков представлены в табл.7.

Т а б л и ц а 7

Масса тела M (г), интенсивность потребления кислорода \bar{q}_{O_2} (мл/г·ч) при температуре опыта $t^{\circ}C$, коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr у представителей типа **Stenophora** (Гребневики).

Виды	M	\bar{q}_{O_2}	t°	Авторы	a	Cr
<i>Beroe oventris</i>	245	0.00050	16	(1)*	0.0156	0.23
<i>Cestus veneris</i>	70	0.00375	20	(1)	0.0609	0.99
	70	0.0029	20	(1)	0.0471	0.77
<i>Hormiphora</i>	0.43	0.027	6.7	(2)	0.379	6.17
<i>palmata</i>	0.26	0.037	6.3	(2)	0.472	7.70
<i>Pleurobrachia</i>	0.072	0.053	29	(3)	0.072	1.94
<i>globosa</i>	0.10	0.050	29	(3)	0.073	1.98
<i>Pleurobrachia plieus</i>	0.25	0.0147	21	(4)	0.053	1.45
	0.25	0.0014	5	(4)	0.020	0.54
	0.18	0.0133	20	(6)	0.049	1.31
	0.268	0.0093	20	(6)	0.038	1.02

* Авторы: (1) Ledebug, 1939; (2) Ikeda.1970; (3) Rajagopal, 1962; (4) Лазарева, 1961; (5) Павлова, 1968; (6) Кузьмичова, 1980.

При расчете критерия упорядоченности учитывалось сильная оводненность этих животных. Для типа гребневиков в целом получили следующие величины коэффициента a и критерия упорядоченности Cr :

Тип **Stenophora** $a = 0.113 \pm 0.043$; $Cr = 2.17 \pm 0.67$ (88)

Тип **Coelenterata** (Кишечнополостные)

Для типа **Coelenterata** в литературе имеется значительно больше данных об интенсивности потребления кислорода животными, чем для типа *Porifera* или *Stenophora*. Но и здесь при рассмотрении описанных в литературе результатов

сталкиваешься с известными трудностями. Во-первых, разные авторы измеряли потребление кислорода при разных температурах, и следовало привести их данные к температуре 20°C. Так как данных о влиянии температуры на дыхание представителей этой группы животных недостаточно, мы приводили стандартный обмен к 20°C по обобщенному уравнению Крога (69). Во-вторых, многие авторы рассчитывали интенсивность дыхания не на сырую, а на сухую массу, что затрудняет сравнение стандартного обмена кишечнopolостных как внутри типа, так и с представителями других типов животных. Чтобы пересчитать потребление кислорода на сырую массу мы приняли во внимание, что содержание воды в теле взрослых кишечнopolостных по данным, приводимым в работах Виноградова (1934), Яковлевой (1964), Ikeda (1970), Ивлевой, Литовченко (1978) и Ивлевой (1981) равно: в классе Hydrozoa (Гидроидные) - $96.4 \pm 0.4\%$ (N=13, n=18); в классе Siphonophora (Сифонофоры) - $96.0 \pm 0.6\%$ (N=9, n=10); в классе Scyphozoa (Сцифоидные) - $97.0 \pm 0.4\%$ (N=11, n=16) и в классе Anthozoa (Коралловые полипы) - $84.0 \pm 0.9\%$ (N=11, n=15).

Обработанные указанным способом данные о скорости потребления кислорода различными видами кишечнopolостных приведены на рис.14(2). По расчетам Ивлевой и Литовченко (1978) у Hydrozoa и Scyphozoa $k = 0.66$. Нам кажется, что это значение коэффициента k занижено. И действительно, расчет по данным, приводимым на рис.14(2) показал, что аллометрическая зависимость скорости потребления кислорода от массы тела у кишечнopolостных (n=36) имеет вид:

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.25M^{0.78},$$

где коэффициент $k=0.078 \pm 0.022$, т.е. достоверно не отличается от эталонной величины $k=0.75$.

При вычислении критерия упорядоченности Cr учитывалась также, что многие кишечнopolостные, как показано выше, сильно оводнены, что связано с приспособлением к пассивному пелагическому образу жизни. Для того, чтобы получить для них критерий упорядоченности и сравнить его с критерием упорядоченности других животных нужно было привести их массу тела к некоторой сопоставимой величине. Мы это делаем, внося соответствующую

поправку в коэффициент a при вычислении критерия упорядоченности Cr по формуле (79), с учетом того, что эталонное содержание воды в теле водных животных мы приняли равным 86.5%.

При вычислении критерия упорядоченности следует также учитывать меболитическую компенсацию, т.е. разницу в стандартном обмене кишечнорастворимых, живущих в умеренном климате по сравнению с тропическим или субтропическим. Расчет коэффициентов a у кишечнорастворимых, живущих в разных климатических зонах, показал, что $a_u / a_t = 1.8$, но и в этом случае мы приняли стандартный показатель $a_u / a_t = 1.66$.

Прежде чем переходить к рассмотрению данных о коэффициенте a и критерии упорядоченности Cr , приводимых в табл.8, следует учесть еще одно замечание. У большинства коралловых полипов очень трудно определить массу колонии, а, следовательно, и сравнить интенсивность дыхания с массой всей колонии. Кроме того, в некоторых случаях в колонии полипов речь идет о симбиозе кишечнорастворимых с одноклеточными водорослями, что затрудняет определение дыхания самих полипов. Поэтому мы не учитывали довольно многочисленные наблюдения об интенсивности потребления кислорода колониальными кишечнорастворимыми.

Т а б л и ц а 8

Масса тела M (г), интенсивность потребления кислорода \bar{q}_{O_2} (мл/г·ч) при температуре опыта t° , коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr у представителей типа **Coelenterata** (Кишечнополостные).

Виды	M	\bar{q}_{O_2}	t°	Авторы	a	Cr
Класс Scyphozoa					0.179	3.48
<i>Aequorea</i>	3.6	0.017**	10	(3)*	0.307	4.98
<i>Aurelia aurita</i>	28.5	0.0039	20	(4)	0.051	1.36
	70	0.0036	20	(6)	0.058	1.57
	170	0.0042	20	(6)	0.085	2.29

	152	0.0046	19	(7)	0.099	2.65
<i>Cassiopea</i>						
<i>Xamachana</i>	100	0.0125	20	(8)	0.222	3.60
<i>Cavmarina hastata</i>	100	0.00424	16	(8)	0.105	1.71
	30	0.0077	20	(9)	0.101	1.64
<i>Chrysaora</i>						
<i>Hysoscella</i>	164	0.006	15	(10)	0.184	2.99
<i>Cyanea</i> sp.	70	0.0129	15	(10)	0.320	5.19
<i>Gonionemus</i> sp.	0.041**	0.0533	29	(11)	0.051	1.38
<i>Rhizostoma pulmo</i>	232	0.0153	26	(12)	0.201	5.41
		0.00798	16	(9)	0.245	6.60
<i>Rhizostoma pulmo</i>	1222	0.0035	20	(4)	0.116	3.13
	4000	0.0081	20	(6)	0.361	5.67
<i>Phizostoma</i>						
<i>octopus</i>	550	0.0071	15	(10)	0.294	4.78
Класс Hydrozoa					0.194	3.54
<i>Aglatha digitala</i>	0.095	0.029	7.8	(1)	0.254	4.11
<i>Chelophyes</i>						
<i>Appendiculata</i>	0.103	0.036	20	(2)	0.114	3.07
<i>Sarsia mirabilis</i>	0.373	0.017	7.6	(1)	0.214	3.45
Класс Anthozoa					0.426	6.81
<i>Actinia equina</i>	2.14	0.024	20	(13)	0.163	3.94
	10.00	0.0134	20	(13)	0.134	3.24
	0.70	0.040	22	(14)	0.172	4.17
	2.29	0.066**	22	(15)	0.384	9.28
	1.67	0.047**	20	(22)	0.300	7.25
<i>Anemonia sulcataë</i>	120	0.0134	18	(16)	0.294	4.29
	120	0.0127	18	(9)	0.279	4.07
<i>Anthopheura</i>						
<i>Elegantissima</i>	1.14	0.088**	22	(17)	0.430	6.26

<i>Bunodosma</i>						
<i>Cavernatu</i>	2.0	0.060**	22.5	(18)	0.323	4.71
<i>Calliactis</i>						
<i>Parasitica</i>	8.0	0.061**	16	(19)	0.807	11.77
<i>Ceriantheopsis</i>	12.6	0.011	11.5	(20)	0.239	3.48
	5.6	0.055	24	(20)	0.337	4.91
<i>Metridium senile</i>	1.14	0.105**	22	(17)	0.513	7.48
<i>Pennatula rubra</i>	4.4	0.049**	16	(19)	0.558	8.14
<i>Pteroides griseum</i>	9.26	0.024**	16	(19)	0.329	4.80
	12.03	0.074**	20	(19)	0.773	11.26
<i>Renilla kolliker</i>	2.73	0.124**	18.5	(21)	1.014	14.78
<i>Veretillum</i>						
<i>Synomorium</i>	4.11	0.055**	16	(19)	0.616	8.98

* (1) Ikeda, 1970; (2) Павлова, 1975; (3) Arai, 1986; (4) Яковлева, 1964; Павлова, 1968; (6) Кузьмичова, 1980; (7) Аннинский, 1990; (8) McClendon, 1917; (9) Ledebur, 1939; (10) Krüger, 1968; Rajagopal, 1962; (12) Krumbach, 1927; (13) Ивлева, 1964; Виленкина, 1966; (15) Griffiths, 1977; (16) Buddenbroch, 1924; (17) Shick et al., 1979; (18) Ellington, 1982; (19) Brafield, Chapman, 1965; (20) Sassaman, Mangum, 1974; (21) Charman, 1972; (22) Ивлева, 1981. ** Авторы рассчитывали потребление кислорода на сухую массу животного, мы пересчитали на сырую массу, учитывая данные о содержании воды в теле животного.

Как следует из данных, приводимых в табл.8, наивысший стандартный обмен и критерий упорядоченности наблюдается в классе коралловых полипов, наименьшей - в классе сцифоидных. Поэтому мы можем располагать эти классы в макросистематике кишечнополостных в следующем порядке:

Scyphozoa → Hydrozoa → Anthozoa

Для всего типа кишечнополостных коэффициент a (при $k=0.75$) и критерий упорядоченности Cr , вычисленный с учетом степени оводненности представителей разных классов и температурной компенсации, равны:

3. Черви – Plathelminthes (Плоские черви)

Из группы червей мы остановимся только на типе Plathelminthes, но при вычислении зависимости дыхания от температуры учитывались данные, полученные для аннелид. Хотя данных по влиянию температуры на дыхание червей мы собрали недостаточно много (Davies, Walkey, 1966; Ивлева, 1972; Mangum, 1974; Тихонова, Дорошкевич, 1976; Щукина, Дорошкевич, 1976; Saroja, 1959, 1964), эта зависимость имела достаточно типичный вид. Для плоских червей и аннелид мы получили зависимость

$$\bar{Q}_{\%} = 100 \exp[0.084(t^0 - 20)],$$

которую мы и использовали для приведения данных авторов к температуре 20° С.

На рис.14(3) показана кривая зависимости скорости потребления кислорода от массы тела плоских червей по данным, представленным в табл.9. Имеет место типичная аллометрическая прямая в логарифмической шкале координат.

Все черви имеют вытянутую форму, поэтому, в соответствии с правилом поверхности Рубнера-Рише, они должны были бы иметь несколько иную величину коэффициента k в аллометрическом соотношении (46), чем другие животные. Оказалось, что это частично оправдывается для класса Turbellaria (расчет по данным, приводимым в табл.9), для которых аллометрическая зависимость скорости потребления кислорода от массы тела выражается соотношением

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.21M^{0.997},$$

но не оправдывается для всех червей в целом (обзор данных по круглым и кольчатым червям не опубликован), для которых $k = 0.80$. По расчетам Камлюка

(1974) для Polychaeta $k = 0.81$, для Oligochaeta $k = 0.75$ (водные), $k = 0.79$ (почвенные), для Hirundinae $k = 0.82$. Во всех случаях отличие от принятой нами для всех животных величины коэффициента $k = 0.75$ достоверно неотличимо. Поэтому и для плоских червей при расчете коэффициента a мы приняли стандартную величину $k = 0.75$.

При определении коэффициента a и критерия упорядоченности Cr мы сталкиваемся с теми же трудностями, что и у других беспозвоночных. Так, многие авторы приводят расчеты интенсивности потребления кислорода на сухую массу животного или даже на общий азот, а не на сырую массу. Имеются и некоторые другие трудности. Например, Камлюк (1974) опубликовал обзор о дыхании червей (в том числе и плоских червей), но при этом не приводит цифровых данных об интенсивности потребления кислорода и массе червей (только графики). Автор рассчитывает аллометрические соотношения и считает эти обобщения более нужным результатом своей работы, чем простые цифровые данные. Сделанные им обобщения, конечно, полезны, но они не позволяют уточнить коэффициенты, входящие в (46), прибавлением новых измерений к измерениям других авторов. Собственные наблюдения Камлюка, полученные для таких интересных объектов, как байкальские планарии, трудно использовать, так как они приведены только графически и без указания какие точки относятся к каким видам, а видов целых 8.

Некоторые другие обзоры, относящиеся к изучению плоских червей (Smyth, 1966; Vernberg, 1968), страдают другими крупными недостатками. В частности, в этих обзорах приведены довольно многочисленные наблюдения об интенсивности потребления кислорода и отсутствуют данные о сырой или хотя бы о сухой массе червей. Все это затрудняло использование указанных обзоров и заставило нас углубиться в литературу об энергетическом обмене плоских червей. И здесь мы столкнулись, помимо указанных трудностей, с тем, что многие плоские черви, относящиеся к классу трематод и цестод, являясь паразитами, живут внутри тела хозяина в условиях гипоксии. Это приводит к тому, что для многих из них нельзя пренебрегать аэробным гликолизом и расчет коэффициента a резко усложняется. По-настоящему нас ведь интересует

псидфункция (14), (50), т.е. интенсивность теплопродукции, а не дыхания, и пользуемся мы соотношением (64) только потому, что для большинства животных аэробным гликолизом можно пренебречь. Это не так в отношении паразитических животных, живущих в теле хозяина. К сожалению, данных об аэробном гликолизе паразитических плоских червей не так много, чтобы их можно было использовать при расчетах константы a . В табл.9 приведены данные только по интенсивности потребления кислорода, и, поэтому, теми из них, которые относятся к трематодам и цестодам надо пользоваться с большой осторожностью.

Т а б л и ц а 9

Масса тела M (г), интенсивность потребления кислорода \bar{q}_{O_2} (мл/г·ч) при температуре опыта $t^{\circ}C$, коэффициент a (при $20^{\circ}C$) и критерий упорядоченности Cr у представителей типа **Plathelminthes** (Плоские черви).

Виды	M	\bar{q}_{O_2}	t^0	Авторы	a	Cr
Класс Cestoda					0.249	3.71
<i>Schistocephalus solidus</i>	0.070	0.101	20	(16)*	0.292	4.35
	0.035	0.695	40	(17)	0.311	4.64
<i>Taenia taeniaeformis</i>	1.030	0.085	37	(18)	0.144	2.14
Класс Trematoda					0.285	4.40
<i>Proctoeces subtenuis</i>	0.0035	0.168	16	(13)	0.318	4.74
<i>Litomosoides carinii</i>	0.020	0.76	37.5	(14)	0.365	5.44
<i>Saccacoelium beauforti</i>	0.00158	0.154	18	(15)	0.202	3.01
Класс Turbellaria					0.466	6.93
Байкальские планарии	0.0635	0.253**	20	(1)	0.712	10.61
<i>Bipalium kewense</i>	1.00	0.219	30	(2)	0.521	7.76
<i>Crenobia alpina</i>	0.0014	0.119	14.5	(3)	0.203	3.03
	0.0054	0.148	14.5	(3)	0.110	1.65

	0.0033	0.320	20	(4)	0.430	6.41
	0.0033	0.240	15	(4)	0.487	7.25
	0.00467	0.244*	20	(1)	0.358	5.33
<i>Dendrocoelum lacteum</i>	0.012	0.200*	23	(5)		
<i>Dugesia dorotocephala</i>	0.706	0.249	22	(6)	0.107	1.60
	0.228	0.386	22	(7)		
	0.224	0.117	17	(9)	0.577	8.60
	0.224	0.150	22	(9)	0.485	7.23
<i>Dugesia gonocephala</i>	0.0033	0.290	20	(4)	0.390	5.81
	0.0099	0.250	20	(4)	0.443	6.60
<i>Plagnolia vandeli</i>	0.0069	0.200	9	(10)	0.810	12.07
<i>Planaria agilis</i>	0.00802	0.154	20	(11)	0.251	3.75
	0.550	0.160	18	(8)	0.907	13.51
	0.550	0.223	21	(8)	0.982	14.62
<i>Planaria maculata</i>	0.0022	0.232	20	(11)	0.282	4.20
	0.552	0.203	20	(7)	0.982	14.63
<i>Planaria polychroa</i>	0.0145	0.0973	14.5	(3)	0.295	4.39
<i>Polycelis cornuta</i>	0.00443	0.215*	20	(1)	0.309	4.61
<i>Polycelis felina</i>	0.00645	0.224	14	(10)	0.580	8.64
<i>Polyclis nigra</i>	0.0087	0.176	14.5	(3)	0.474	7.06
	0.00952	0.269*	20	(1)	0.470	7.00
	0.0125	0.230	23	(12)	0.332	4.94

* (1) Камлюк.1974; (2) Daly, Matthews, 1982; (3) Whitney, 1942; (4) Bläsing, 1953; (5) Владимирова, 1980; (6) Hyman.1919a; (7) Hyman, 1919b; (8) Hyman, 1920; (9) Jenkins, 1960; (10) Gourbault, 1968; (11) Allen.1919; (12) Владимирова, Донцова, 1979; (13) Freeman, 1962; (14) Bueding, 1943; (15) Vernberg, Hunter, 1961; (16) Davies, Walkey, 1966; (17) Walkey, Davies, 1968; (18) Brand, Bowman, 1961. ** Данные определены по рисунку.

При вычислении критерия упорядоченности мы не учитывали величину оводненности тела плоских червей, так как, с одной стороны, среди них имеются виды, живущие в водной среде, т.е. эталонное содержание воды должно быть

равным 86.5%, с другой - многие из них являются паразитами, т.е. живут в теле хозяина, и неизвестно какое в этом случае должно быть эталонное содержание воды. С учетом сказанного имеем для плоских червей:

Тип **Plathelminthes** $a=0.582\pm 0.078$; $Cr=8.67\pm 0.65$ (90)

4. Высшие беспозвоночные

К высшим беспозвоночным животным относят типы членистоногих (Arthropoda), моллюсков (Mollusca), иглокожих (Echinodermata), щетинкочелюстных (Chaetognatha), оболочников (Tunicata) и полухордовых (Hemichordata).

О дыхании представителей некоторых типов высших беспозвоночных в литературе имеется не много данных. Относительно же членистоногих и моллюсков имеется обширная литература. Для каждого из этих двух типов животных можно достаточно точно определить величины коэффициентов a и определить критерий упорядоченности не только для классов и отрядов, но даже для отдельных семейств - особенно в классе насекомых. Кроме того, для насекомых и моллюсков имеются достаточные для наших целей палеонтологические материалы о времени возникновения отдельных отрядов в процессе эволюции. Это позволяет построить кривую биоэнергетического прогресса, аналогичную показанной на рис.6, но уже не для всего животного царства, а отдельно для типа моллюсков или членистоногих и даже для отдельных классов этих типов. Мы рассмотрим, поэтому, данные о стандартном обмене в типе членистоногих и моллюсков с особенной полнотой.

Тип **Arthropoda** (Членистоногие)

Тип членистоногих включает в себя несколько классов животных, из которых мы рассмотрим меростомовых, многоножек, паукообразных, ракообразных и насекомых. Он содержит до 3 миллионов видов, из которых 90% составляют насекомые (Гиляров, 1968). Данные о стандартном обмене последних достаточно многочисленны, хотя обработка их, как и данных о других членистоногих, из-за

небрежности ряда авторов, измерявших, но не указавших в своих работах массу изученных животных или приводящих только сухую массу, представляют известные трудности. Есть и другие трудности, о которых подробнее будет сказано в соответствующем месте (чрезмерно развитый хитиновый скелет у жуков и клещей, повышенная температура тела у пчел, связанная со способностью роя пчел к терморегуляции и др.). Все это вносит ошибку в вычисление критерия упорядоченности для отдельных таксонов, которую можно уменьшить только увеличением числа наблюдений о стандартном обмене и внесением соответствующих поправок.

Особенно большую ошибку при определении коэффициента a и критерия упорядоченности Cr вносит малое число наблюдений о дыхании и малый диапазон массы исследованных групп членистоногих. Эту ошибку, как и при изучении других типов животных, можно уменьшить введением единой величины коэффициента $k=0.75$ для всего типа членистоногих.

По данным Райхле (Reichle, 1968), полученным на основании изучения 16 видов членистоногих, в аллометрической зависимости дыхания от массы тела (46) коэффициент $k=0.84$. Суцения (1972) получил для 70 видов ракообразных $k=0.759$. Нами использовано значительно больше данных о зависимости скорости потребления кислорода от массы тела у членистоногих (рис.15): для 14 видов многоножек (Бызова, 1972), 173 видов паукообразных (Зотин и др., 1998а), 168 видов ракообразных (Алексеева, 1999) и 384 видов насекомых (Зотин, Алексеева, 1997) - всего для 739 видов членистоногих. На основании этих наблюдений можно было рассчитать коэффициенты в аллометрической зависимости (46) по методике, описанной ранее (Зотин, 1999). При расчете данных по всем членистоногим величина коэффициента k составила 0.739 ± 0.057 , т.е. аллометрическое соотношение для членистоногих равно:

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = 1.32M^{0.74}$$

Как видно из этой зависимости коэффициент k для членистоногих достоверно не отличается от принятой нами для всех животных величине $k=0.75$, которую мы и будем использовать при расчете коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для всех видов, семейств, отрядов и классов членистоногих.

Как уже отмечалось, все классы членистоногих содержат очень большое число видов. Особенно многочисленны насекомые (по некоторым высказываниям - больше

двух миллионов видов). Поэтому, хотя для некоторых классов мы приводим не слишком многочисленные данные о стандартном обмене, мы рассмотрим отдельно каждый класс, расположив их в следующей последовательности: меростомовые, многоножки, паукообразные, ракообразные, насекомые. Для насекомых, ракообразных и паукообразных в литературе имеется такое большое число наблюдений о стандартном обмене, что коэффициент a и критерий упорядоченности Cr можно рассчитать не только для отдельных отрядов, но и для некоторых семейств.

Класс **Merostomata** (Меростомовые)

Дольник (1968) приводит оценки коэффициентов аллометрической зависимости между дыханием и массой тела у представителей отряда меченосцев, рассчитанные по данным Г.Г.Винберга (табл.1) [большинство видов этого класса членистоногих вымерли и в современное время сохранились лишь несколько видов отряда Xiphosura (Ланге, 19696)]. Судя по данным, приводимым в табл. 1, аллометрическая зависимость для этого класса членистоногих имеет вид

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = 0.47M^{0.81}$$

Исходя из этого, можно подсчитать и критерий упорядоченности для класса меростомовых, считая, что представители этого класса обитают в умеренном поясе:

$$\text{Класс Merostomata} \quad a=0.47; Cr=2.64 \quad (91)$$

Класс **Myriapoda** (Многоножки)

Данные по скорости потребления кислорода многоножками имеются в литературе в основном для отряда Diplopoda. В табл.10 приведены не очень многочисленные наблюдения для представителей класса многоножек, взятые в основном из обзора Бызовой (1972) и дополненные небольшим числом более новых работ. Все значения приведены к температуре 20°C с помощью кривой Крога. При вычислении критерия упорядоченности мы учитывали, что содержание воды в теле взрослых многоножек по данным Reichle (1968) и Edney (1977) равно 74.0% (N=4, n=4).

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \dot{Q}_{O_2} (мВт/животное) при 20° , коэффициент a (мВт/г) при $k = 0,75$ и критерий упорядоченности Cr у представителей класса Myriapoda (Многоножки) (Бызова, 1972).

Вид	M	\bar{Q}_{O_2}	a	Cr
<i>Amblyiulus continentalis</i>	0.140	0.038	0.166	2.37
<i>Chromatoiulus rossicus</i>	0.143	0.120	0.516	7.38
<i>Glomeris connexa</i>	0.083	0.0572	0.370	6.28
<i>Japonaria laminata</i>	0.300	0.143	0.353	5.04
<i>Julus sp.</i>	0.110	0.185	0.969	13.84
<i>Levizonus thaumasius</i>	0.280	0.157	0.408	5.83
<i>Pachyulus flavipes</i>	0.060	0.0842	0.695	9.93
	1.700	0.591	0.397	5.67
	2.541	0.741	0.368	5.26
<i>Polydesmus angustus</i>	0.009	0.0136	0.465	6.65
<i>P. inconstans</i>	0.008	0.0113	0.422	6.04
<i>Polydesmus sp.</i>	0.170	0.0763	0.288	4.12
<i>Sarmatiulus kessleri</i>	0.377	0.100	0.208	2.97
<i>Schizophyllum sabulosum</i>	0.265	0.169	0.458	6.54
<i>S. caspium</i>	0.350	0.0735	0.162	2.31
<i>Turanodesmus dmitriewi</i>	0.010	0,0135	0.427	6.10

Опираясь на представленные материалы, получим для класса многоножек ($n=16$):

Класс **Myriapoda** $a=0.405\pm 0.048$; $Cr=5.78\pm 0.69$ (92)

Класс **Arachnida** (Паукообразные)

Получено довольно много данных о дыхании разных видов пауков (Anderson, 1970; Greenstone, Bennett, 1980; Anderson, Prestwich, 1982; Prestwich, 1983;), клещей (Webb, 1970; Бызова, 1972; Wood, Lawton, 1973; Luxton, 1975) и других

паукообразных (Phillipson, 1962, 1963; Dresco-Dermout, 1969, 1973; Anderson, 1970; Paul et al., 1989).

Как мы уже не раз отмечали (Зотин, 1988; Алексеева, Зотин, 1995, 1996) у пойкилотермных животных существует, по-видимому, единая кривая зависимости скорости потребления кислорода от температуры. Но пока это не будет доказано достаточно строго имеет смысл пользоваться кривой зависимости дыхания от температуры для отдельных типов или классов животных. Для класса паукообразных была получена зависимость вида (69), но с несколько иным коэффициентом k (Зотин и др., 1999)

$$\dot{Q}_{\%} = 100 \exp[0.090(t^0 - 20)]$$

Эта зависимость была использована для расчета стандартного обмена и коэффициента a для всего класса паукообразных, а также для отдельных отрядов, подотрядов и семейств (Зотин и др., 1998а). Как говорилось выше, существует достаточно обширная литература о стандартном обмене паукообразных. В некоторых работах приводится аллометрическая зависимость дыхания от массы тела. В большинстве случаев она получена для сравнительно небольшого числа видов: для 16 видов ракообразных и паукообразных (Reichle, 1968), для 12 (Anderson, Prestwich, 1982) и 26 (Greenstone, Bennett, 1980) видов пауков, для 36 видов клещей (Wood, Lawton, 1973). Вместе с тем в литературе существует значительно больше материалов о дыхании паукообразных. Мы, например, собрали данные о потреблении кислорода 173 видов паукообразных (число измерений $n=244$). К сожалению, многие из цитированных нами авторов (Зотин и др., 1998а), проводили свои измерения не при стандартной температуре и поэтому для вычисления \dot{Q}_{O_2} пришлось их данные приводить к температуре 20°C по формуле, приведенной выше. Кроме того, некоторые авторы рассчитывали дыхание на сухую массу паукообразных, не приводя величины сырой массы. В этом случае пришлось воспользоваться данными о содержании воды в теле паукообразных, приводимых в работах Эдни (Edney, 1977), Лакстон (Luxton, 1975) и некоторых других авторов (Chernova et al., 1971, Edgar, 1971, Van Hook, 1971, Block, 1976, Steigen, 1976). Оказалось, что в среднем скорпионы содержат $68.5 \pm 1.08\%$ воды ($n=6$), пауки - $75.8 \pm 1.98\%$ ($n=6$), клещи - 57.9 ± 1.81 ($n=28$).

Обычно приводят единую аллометрическую зависимость дыхания от массы тела в изучаемом классе животных. При этом не учитывают, что изучаемый класс

животных может быть гетерогенен по параметрам аллометрических уравнений. Расчет показал, что у паукообразных различные таксоны имеют различные коэффициенты a , в то время как коэффициенты k , достоверно не отличаются и в среднем равны 0.769 ± 0.040 . Эта величина достоверно не отличается от константы Хемингсена, поэтому при расчетах коэффициентов a и критерия упорядоченности для отдельных таксонов класса паукообразных мы использовали $k=0.75$. В этом случае зависимость между скоростью потребления кислорода и массой тела у паукообразных в логарифмической системе координат хорошо аппроксимируется рядом параллельных прямых (рис. 16).

Для расчета критерия упорядоченности Cr [по формуле (74)], как отмечалось, необходимо помимо того, что мы сказали о вычислении коэффициента a , учесть экологические условия жизни и стандартизовать величину живой массы организмов на коэффициент a' . Для стандартизации массы тела паукообразных мы использовали формулу (76), которая включает в себя данные о содержании воды в теле, приведенные выше. Для отрядов, для которых мы не нашли данных о содержании воды в теле, принимается, что оно равно стандартному содержанию, равному 70% H_2O . В отношении экологических условий жизни паукообразных, как и других животных, мы смогли учесть только жизнь в тропическом или умеренном поясах. При этом мы приняли, что соотношение $a_v/a_t=1.66$.

Учитывая все сказанное, получим для изученных отрядов паукообразных коэффициенты a и критерии упорядоченности Cr (табл. 11).

Систематика класса Arachnida дана по Ланге (1969б). Отряды, подотряды и семейства в табл. 11 расположены в порядке возрастания критерия упорядоченности Cr . Приведенные в табл. 11 данные можно поэтому использовать для построения предварительной макросистематики паукообразных. Она несколько отличается в зависимости от того, основываться ли на величине коэффициента a или критерия упорядоченности Cr . В данной работе, в отличие от предыдущей (Зотин и др., 1998а), мы предпочитаем опереться на коэффициент упорядоченности Cr . В этом случае, согласно данным, приводимым в табл. 11, отдельные отряды паукообразных можно расположить в следующем порядке:

**Acariformes → Amblypygi → Scorpiones → Parasitiformes →
→ Aranei → Solifugae → Opiliones**

Коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr в разных таксонах класса Arachnida (Паукообразные). N - число видов, n - число измерений (Зотин и др., 1998а).

Таксон	N	n	a	Cr
Отряд Acariformes	52	80	0,277±0,028	4,87±0,50
Группа сем. Oribatei	40	66	0,214±0,015	3,67±0,26
Сем. Euphthiracaridae	1	2	0,090	1.54
Сем. Carabodidae	2	2	0,118	2.02
Сем. Phthiracaridae	6	12	0,119	2.05
Сем. Phthiracaridae	6	12	0,119	2.05
Сем. Phthiracaridae	6	12	0,119	2.05
Сем. Galumnidae	1	1	0,147	2.53
Сем. Metrioppiidae	1	1	0,164	2.82
Сем. Nanhermanniidae	1	1	0,168	2.89
Сем. Nothridae	2	4	0,175	3.00
Сем. Damaeidae	2	4	0,175	3.01
Сем. Camisiidae	2	3	0,178	3.06
Сем. Mycobatidae	1	1	0,217	3.74
Сем. Oribatulidae	1	1	0,220	3.77
Сем. Euzetidae	1	3	0,220	3.78
Сем. Chamobatidae	2	2	0,231	3.98
Сем. Belbidae	2	2	0,232	3.98
Сем. Oribatellidae	1	1	0,238	4.08
Сем. Achipteriidae	2	3	0,258	4.43
Сем. Oppiidae	2	6	0,258	4.43
Сем. Liacaridae	3	3	0,267	4.58
Сем. Ceratozetidae	2	7	0,340	5.85
Сем. Nanorchestidae	1	1	0,341	5.86
Сем. Hypochthoniidae	1	1	0,346	5.95
Сем. Xenillidae	1	1	0,450	7.72

Подотряд Trombidiformes	9	10	0,573±0,159	9,84±2,73
Сем. Hydrachnidae	1	1	0,033	0,57
Сем. Halacaridae	2	2	0,155	2,67
Сем. Tydeidae	1	1	0,276	4,74
Сем. Stigmaeidae	1	1	0,302	5,18
Сем. Scutacaridae	1	1	0,486	8,34
Сем. Bdellidae	1	1	0,654	11,23
Сем. Rhagidiidae	1	1	0,868	14,91
Сем. Eylaidae	1	2	1,400	24,06
Группа сем. Acaridiae	3	4	0,588±0,152	12,32±1,87
Сем. Acaridae				
Отряд Amblypygi	6	8	0,228±0,032	5,72±0,80
Сем. Tarantulidae				
Отряд Scorpiones	17	29	0,272±0,023	6,84±0,58
Сем. Buthidae	15	21	0,239	6,00
Сем. Scorpionidae	3	4	0,258	6,49
Сем. Chactidae	2	3	0,407	10,23
Сем. Vejovidae	1	1	0,630	15,84
Отряд Parasitiformes	29	37	0,513±0,084	8,82±1,44
Надсем. Uropodoidea	7	11	0, 197±0,021	3,38±0,36
Сем. Trachytidae	2	3	0,157	2,70
Сем. Uropodidae	2	5	0,173	2,98
Сем. Epicridae	7	11	0, 197	3,38
Сем. Pachylaelaptidae	2	2	0,320	5,50
Надсем. Gamasoidea	16	18	0,617±0,077	10,60±1,33
Сем. Veigaiidae	3	3	0,412	7,09
Сем. Eviphididae	1	1	0,441	7,58
Сем. Parasitidae	8	10	0,573	9,84
Сем. Rhodacaridae	1	1	0,676	11,62
Сем. Macrochelidae	2	3	1,008	17,32
Надсем. Ixodoidea	6	8	0,716±0,323	12,29±5,56
Сем. Ixodidae	4	4	0,201	3,36

Сем. Argasidae	2	4	1,230	21,13
Отряд Aranei (Пауки)	63	78	0,601±0,048	11, 19±0,77
Подотряд Liphistiomorphae	2	2	0,200	2,80
Сем. Liphistiidae				
Подотряд Mygalomorphae	10	13	0,232±0,011	5,40±0,25
Сем. Ctenizidae	1	1	0,163	3,80
Сем. Plectreuridae	2	2	0, 199	4,63
Сем. Filistatidae	1	4	0,216	5,03
Сем. Theraphosidae	3	3	0,251	5,86
Сем. Gnaphosidae	1	1	0,269	6,27
Сем. Atypidae	1	1	0,276	6,44
Сем. Clubionidae	1	1	0,290	6,75
Подотряд Araneomorphae	51	63	0,690±0,053	12,65±0,86
Сем. Sicariidae	2	2	0,335	7,81
Сем. Pisauridae	2	2	0,612	8,59
Сем. Lycosidae	17	26	0,611	9,86
Сем. Salticidae	6	7	0,495	10,60
Сем. Oxyopidae	2	2	0,517	12,06
Сем. Thomisidae	2	2	0,564	13,13
Сем. Araneidae	11	12	0,685	13,50
Сем. Theridiidae	5	5	0,834	19,43
Сем. Agelenidae	1	1	0,890	20,74
Сем. Linyphiidae	3	4	1,694	25,79
Отряд Solifugae (Сольпуги)	1	2	0,746±0,047	17,39±1,08
Сем. Eremobatidae				
Отряд Opiliones	5	10	3,019±0,493	48,51±6,18
Сем. Ischyropsalidae	1	3	1,838	46,22
Сем. Phalangiidae	4	7	3,526	49,49

Конечно, требуется дальнейшая работа по построению макросистемы паукообразных. Пример, приведенный в табл.11, показывает, что это можно сделать, используя знание величин сопоставимого стандартного обмена, хотя и очевидно, что требуется дальнейшее накопление данных о коэффициенте a и критерии

упорядоченности Cr . Последнее требует получения дополнительных материалов о содержании воды в теле разных видов паукообразных и тщательное исследование их экологии.

Суммируя данные, приведенные в табл.11, мы можем записать в настоящее время следующие величины коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для класса паукообразных в целом ($n=244$):

$$\text{Класс } \mathbf{Arachnida} \quad a=0.530\pm 0.045; \quad Cr=9.64\pm 0.70 \quad (93)$$

Класс **Crustacea** (Ракообразные)

Данных о дыхании ракообразных в литературе имеется даже больше, чем для паукообразных, не говоря уж о меростомовых или многоножках (Винберг, 1950, Ивлев, 1963, Сущеня, 1972, Алексеева, 1999). Несмотря на это, при их использовании встают те же трудности, что и случае других классов членистоногих.

Т а б л и ц а 12

Содержание воды в теле представителей разных отрядов класса ракообразных - Crustacea N - число видов, n - число измерений [по данным Виноградова (1937), Ikeda (1970) и Ивлевой(1981)].

Отряд	H ₂ O	N	n
Amphipoda	81.8	26	34
Branchiopoda	90.7	1	1
Copepoda	82.3	87	158
Cumacea	76.8	2	2
Cirripedia	76.2	3	33
Decapoda	74.3	36	448
Euphausiacea	77.9	7	32
Isopoda	72.7	11	163
Mysidacea	70.0	2	2
Ostracoda	79.7	6	16
Schizopoda	77.8	1	1
Stomatopoda	72.0	1	1

Во-первых, многие авторы проводили свои измерения не при температуре 20°C, что необходимо делать при определении стандартного обмена пойкилотермных животных. Для приведения таких измерений к температуре 20°C можно было бы использовать уравнение Крога, приводимое Сущенной (1972):

$$\dot{Q}_{\%} = 100 \exp[0.078(t^0 - 20)],$$

но мы предпочли использовать данные, собранные Алексеевой (1999), согласно которой

$$\dot{Q}_{\%} = 100 \exp[0.074(t^0 - 20)]$$

Во-вторых, часто приводят данные о дыхании в расчете на сухую массу ракообразных. Для того чтобы пересчитать эти данные на сырую массу, как принято в нашей работе, пришлось воспользоваться материалами о содержании воды в теле представителей разных отрядов ракообразных (табл.12). В среднем для всего класса содержание воды в теле ракообразных, судя по табл.12, равно $77.7 \pm 0.7\%$ (N=68, n=83).

В третьих, большинство ракообразных имеют развитые наружные покровы и при вычислении критерия упорядоченности также приходится учитывать содержание воды в теле согласно формуле (78).

Как отмечалось, данных о дыхании ракообразных довольно много. Это позволило определить некоторым авторам коэффициент k в аллометрической зависимости скорости потребления кислорода от массы тела с достаточной точностью. Согласно расчетам Сущени (1972), проведенным на основании данных о дыхании 70 видов ракообразных $k=0.759$. Алексеева (1999), используя данные о дыхании 188 видов ракообразных (n=487), получила $k=0.713 \pm 0.035$ (рис. 17). Эти величины достоверно не отличаются от принятого нами значения коэффициента $k=0.75$ для всех животных.

В табл.13 представлены данные о коэффициенте a для разных таксонов класса ракообразных, полученные Алексеевой (1999), и критерии упорядоченности этих же таксонов, рассчитанные нами. В тех случаях, когда нам были известны данные о климатическом поясе, в котором жили изученные виды ракообразных, мы использовали соотношение $a_y/a_T=1.66$ для тропических видов и $a_y/a_T=1$ во всех остальных случаях.

Т а б л и ц а 13.

Коэффициент a (мВт/г) (Алексеева, 1999) и критерий упорядоченности Cr в разных отрядах класса Crustacea (Ракообразные) N - число изученных видов, n - число измерений.

Таксон*	a	N	n	Cr
Подкласс Malacostraca	1.068±0.079	136	349	18.40±1.31
Отряд Cumacea	0.318	2	3	6.89
Отряд Mysidacea	0.743±0.201	10	30	13.32±3.52
Отряд Decapoda	0.770±0.055	61	138	14.61±1.05
Отряд Spelaogriphacea	1.047	1	1	16.90
Отряд Isopoda	1.089±0.258	18	73	18.49±4.37
Отряд Tanaidacea	0.911	1	1	19.57
Отряд Amphipoda	1.362±0.181	34	68	21.46±2.85
Отряд Euphasiacea	1.976±0.311	9	35	32.51±4.99
Подкласс Maxillopoda	1.185±0.073	55	114	20.32±1.92
Отряд Cirripeda	0.191±0.085	2	11	3.12±1.39
Подотр. Thoracica	0.191±0.085	2	11	3.12±1.39
Отряд Soropoda	1.292±0.123	53	102	22.17±2.04
Подотр. Harpacticoida	0.835	1	1	12.91
Подотр. Cyclopoida	1.287	3	3	19.91
Подотряд Calanoida	1.297±0.127	49	98	22.34±2.11
Подкласс Ostracoda	1.129	2	2	30.26
Отряд Ostracoda	1.129	2	2	30.26
Подкласс Branchiopoda	2.502±0.481	7	40	41.71±8.03
Отряд Phyllopoda	1.769±0.382	5	33	30.15±6.73
Подотр. Cladocera	1.078±0.330	3	25	19.49±6.56
Подотр. Notostraca	2.395±0.447	1	5	38.67±7.21
Подотр. Conchostraca	6.491	1	3	104.84
Отряд Anostraca	5.955±1.586	2	7	122.39±10.31

* Классификация дана по работе Бирштейна (1968)

Макросистематику для отрядов и подотрядов ракообразных, данные о критерии упорядоченности которых показаны в табл.13, можно представить в следующем виде:

Подкласс **Malacostraca**

Cumacea → Mysidacea → Decapoda → Spelaogriphacea →
→ Isopoda → Tanaidacea → Amphipoda → Euphasiacea

Подкласс **Maxillopoda**

Cirripeda → Copepoda (Harpacticoida → Cyclopoida → Calanoida)

Подкласс **Ostracoda**

Ostracoda

Подкласс **Branchiopoda**

Phyllopoda (Cladocera → Notostraca → Conchostraca) → Anostraca

В целом для класса ракообразных имеем:

Класс **Crustacea** $a=1.208 \pm 0.073$, $Cr=20.72 \pm 1.22$ (94)

Класс **Insecta** (Насекомые)

Долгое время в класс насекомых включали два подкласса низших и высших насекомых, а также инфракласс щетинохвосток (Бей-Биенко, 1980). Однако позднее низших насекомых и щетинохвосток выделили в отдельные классы и в классе Insecta оставили только крылатых насекомых (Росс и др., 1985). Чтобы упростить свою задачу мы будем придерживаться старой таксономии и начнем свое рассмотрение с низших насекомых. Однако прежде чем переходить к обсуждению биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции в классе насекомых, следует обсудить трудности, с которыми связано сопоставление данных по стандартному обмену насекомых. Они во многом те же, что и для других беспозвоночных.

Во-первых, многие авторы проводили свои измерения не при 20°C, и, как отмечалось, приходится приводить их данные по кривой Крюга к этой

температуре. Как говорилось, по нашему мнению, для всех пойкилотермных животных существует единая зависимость потребления кислорода от температуры (67). Но пока это утверждение не доказано достаточно строго, мы будем использовать кривые Крога для отдельных отрядов насекомых, полученные нами ранее (Табл.2). Для всех остальных насекомых будем использовать единую кривую Крога (69) (Зотин, Алексеева, 1997) вида:

$$\bar{Q}_{\%} = 100 \cdot \exp[0.085(t^0 - 20)]$$

По этой формуле мы рассчитывали дыхание при 20°C для тех видов насекомых, для которых она определена при иной температуре.

Во-вторых, нам удалось собрать достаточно подробные данные о дыхании представителей 10 отрядов насекомых (они включают в себя наиболее распространенные виды) и менее подробные о 2 отрядах (Донцова и др., 1985; Алексеева и др., 1993; Алексеева, Зотин, 1995, 1996, Зотин, Алексеева, 1997). Эти данные показали, что аллолометрическая зависимость потребления кислорода от массы тела у насекомых, показанная на рис.15, не является одной и той же для всех отрядов. Как видно из рис.18, каждый из отрядов имеет свой коэффициент a и k в аллометрической зависимости (46). В то же время расчет показывает, что согласно данным, приведенных на рис.15, аллометрическое соотношение для класса насекомых в целом выражается соотношением:

$$\bar{Q}_{O_2} = 1.00 \cdot M^{0.79} *$$

где $a=0.985 \pm 0.053$, $k=0.794 \pm 0.068$. Величина k достоверно не отличается от константы Хемингсена, т.е. для расчетов коэффициента a и критерия упорядоченности Cr отдельных отрядов и семейств насекомых можно использовать единый для всех животных коэффициент $k=0.75$. Это позволяет стандартизировать данные о коэффициенте a при вычислении критериев упорядоченности отдельных семейств и отрядов насекомых и сделать некоторое общие заключения о прогрессивной эволюции в классе насекомых.

В-третьих, разные группы насекомых имеют хитиновые покровы развитые в разной степени. Хитиновый покров насекомых не участвует в окислительных реакциях и в то же время входит в определение сырой и сухой массы при ее измерении путем взвешивания. Это следует учитывать при расчете критерия упорядоченности, так как при определении коэффициента a' по формуле (74) в

нее вводят данные о массе насекомых. Поэтому при определении критерия упорядоченности C_r , по которому мы судим насколько те или иные группы животных продвинулись по пути прогресса, мы вынуждены использовать косвенный прием, основанный, как и в случае с низшими беспозвоночными, на определении содержания воды в теле насекомых, приводя их дыхание к условному организму с содержанием воды в 70% - цифру, характерную для большинства наземных животных (Culebras et al., 1977; Edney, 1977).

Для того, чтобы осуществить это, нам естественно необходимо знать содержание воды в теле представителей отдельных таксонов насекомых. Мы провели такие определения и собрали литературные данные (Табл.14). Как видно из таблицы, содержание воды в теле насекомых колеблется от 58 до 82%. Для тех отрядов, для которых мы не нашли данных о содержании воды в теле, мы использовали среднюю цифру, полученную для 56 видов из табл.14, равную 67.0%. За эталонное содержание воды при расчете критерия упорядоченности мы принимали, как и для других наземных животных, величину 70%. При вычислении критерия упорядоченности (74) для насекомых это учитывалось по формуле (76).

Т а б л и ц а 14. Содержание воды в теле взрослых насекомых (Зотин. Алексеева, 1997). N - число изученных видов, n - число измерений.

Отряд	$H_2O(\%)$	N	n
<i>Collembola</i> (Ногохвостки)	82.2	1	1
<i>Thysanura</i> (Щетинохвостки)	70.0	1	1
<i>Orthoptera</i> (Прямокрылые)	68.7±1.5	8	9
<i>Blattodea</i> (Тараканы)	69.3	4	4
<i>Coleoptera</i> (Жуки)	58.3±2.6	12	14
<i>Copeognatha</i> (Сеноеды)	66.0	1	1
<i>Isoptera</i> (Термиты)	71.5	1	1
<i>Homoptera</i> (Равнокрылые)	69.0	1	1
<i>Hemiptera</i> (Клопы)	65.3	3	3
<i>Plecoptera</i> (Веснянки)	70.0	1	1

<i>Lepidoptera</i> (Бабочки)	63.9±3.1	8	11
<i>Hymenoptera</i> (Перепончатокрылые)			
Сем. Apidae (Пчелы)	62.1	4	4
Сем. Formicidae (Муравьи)	65.1±1.0	7	8
<i>Diptera</i> (Двукрылые)	74.7±2.2	7	10

В-четвертых, при определении коэффициента упорядоченности следует учитывать, так называемую, температурную компенсацию у насекомых, живущих в разных климатических зонах (Ивлева, 1981). Поэтому при расчетах коэффициента упорядоченности приходится учитывать климатический пояс обитания вида. В настоящее время мы можем это сделать достаточно грубо, относя одних насекомых к умеренной, других - к тропической зоне. В табл.4 приведены эти данные. Как видно из табл.4, имеются существенные различия в коэффициенте a у представителей тропических насекомых по сравнению с насекомыми умеренной зоны. Эти данные недостаточно надежны. Кроме того, кажется разумным принять, что температурная компенсация одинакова у всех животных. Поэтому мы принимаем, что для всех животных она равна, в среднем, судя по данным, приводимым в табл.4, $a_y / a_m = 1.66$.

Таким образом, в целом для насекомых при вычислении критерия упорядоченности использовали формулу:

$$Cr = 14.9 \cdot a' = 14.9 \frac{\bar{Q}_{O_2}}{(M \cdot \frac{c}{70})^{0.75}} \cdot \frac{a_y}{a_m} \quad (95)$$

Низшие насекомые – Apterygota

Данных о дыхании низших насекомых, к которым относят 4 отряда (Плавильщиков, 1957), немного, кроме, может быть, представителей отряда ногохвосток (Бызова, 1972). Согласно ее обзору два вида из отряда Thysanura (щетинохвостки) при 20°C имели следующий стандартный обмен: *Ctenolepisma* sp. самки - 2.16 мВт/г (M = 0.0338 г), самцы - 1.35 (M = 0.0285 г); *Lepisma saccharina* - 0.95 (M = 0.012 г). Принимая, что для всего класса насекомых

$k=0.75$, можно вычислить по формуле (76) значение коэффициента a для *Stenolepisma sp.* ($a = 0.74$) и для *L. saccharina* ($a = 0.31$). Отсюда можно принять условно, что для всего отряда Thysanura $a = 0.53$. Учитывая, что содержание воды в теле щетинохвосток равно 70% (табл.14) получим критерий упорядоченности согласно формуле (74) для этого отряда $Cr=8.72$, т.е. для отряда щетинохвосток пока имеем:

$$\text{Отряд Thysanura} \quad a=0.53; \quad Cr=8.72 \quad (96)$$

Для отряда **Collembola** (Ногохвостки) получено значительно больше данных (табл.15). Мы рассчитали по данным, приводимым в этой таблице, коэффициента a и k для отряда ногохвосток. Аллометрическая зависимость для отряда Collembola, судя по этим расчетам равна

Т а б л и ц а 15.

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (мВт) при 20°C, коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr у представителей отряда Collembola. Данные о массе тела и стандартному обмену взяты из обзора Бызовой (1972).

Виды	M	\bar{Q}_{O_2}	a	Cr
<i>Ceratophysella armata</i>	0.000050	0.000477	0.802	10.60
<i>Folsomia quadrioculata</i>	0.000040	0.000247	0.491	6.49
<i>Hypogastrura assimilis</i>	0.000140	0.000856	0.665	8.78
	0.000150	0.000886	0.654	8.63
<i>Isotoma hiemalis</i>	0.000215	0.001689	0.951	12.56
<i>I. viridis</i>	0.000915	0.00334	0.635	8.39
<i>Isotomiella minor</i>	0.000007	0.000059	0.434	5.73
<i>Neanura muscorum</i>	0.000325	0.000419	0.173	2.29
<i>Onychiurus armatus</i>	0.000125	0.000533	0.451	5.96
<i>O. fimatus</i>	0.000110	0.000506	0.471	6.22

<i>O. procampatus</i>	0.000010	0.000084	0.472	6.24
<i>Orchesella flavescens</i>	0.00183	0.00541	0.611	8.08
	0.00180	0.0121	1.385	18.29
<i>O. cincta</i>	0.00150	0.00421	0.552	7.30
	0.0016	0.00413	0.516	6.82
<i>O. plumbens</i>	0.0025	0.0187	1.679	22.09
<i>Proisotoma minuta</i>	0.000011	0.000064	0.335	4.43
<i>Sminthurus fuscus</i>	0.0020	0.00662	0.700	9.25
<i>S. viridis</i>	0.0020	0.00617	0.652	8.62
<i>Tomocerus longicornis</i>	0.0036	0.00646	0.440	5.81
<i>T. vulgaris</i>	0.0013	0.00321	0.469	6.19
<i>Tetrodontophora bielanensis</i>	0.007	0.00785	0.324	4.28

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = 0.87 M^{0.80}$$

Интересно было сравнить данные, представленные в табл.15 с результатами измерения дыхания у холодолюбивых видов ногохвосток. К сожалению, нам известны только материалы, полученные для одного вида этих насекомых - *Cryptopygus antarcticus*. Но и здесь расчеты коэффициента a довольно противоречивы. Так, исходя из одних наблюдений, полученных при 6° и 10°C (Tilbrook, Block, 1972), расчет на температуру 20°C дает $a = 1.24$, а по другим, полученным при 20°C (Block, Tilbrook, 1975) - $a = 0.52$. Судя по этим наблюдениям, антарктические виды ногохвосток по уровню дыхания мало отличаются от ногохвосток средней полосы (Табл.15).

При расчете коэффициента a в классе насекомых мы приняли, что для всех представителей этого класса $k=0.75$. Поэтому, несмотря на приведенную выше аллометрическую зависимость, мы приняли для отряда ногохвосток указанную величину коэффициента k . При вычислении критерия упорядоченности учитывалась также степень оводненности тела ногохвосток, которая равна 82.2% (табл.14). С учетом сказанного имеем:

$$\text{Отряд Collembola} \quad a=0.630\pm 0.072; \quad Cr=8.32\pm 0.95 \quad (97)$$

К высшим насекомым относят около 25-30 отрядов класса Insecta (Плавильщиков, 1957; Бей-Биенко, 1980). В известных нам обзорах об интенсивности дыхания взрослых насекомых приводится сравнительно немного данных (Wigglesworth, 1953; Keister, Buck, 1974; Тыщенко, 1976). Например, в обзоре Кайстера и Бака (Keister, Buck, 1974) хотя и приводится достаточно обширная таблица о дыхании насекомых ($n \approx 116$), для взрослых насекомых приведены данные о дыхании и массе только для 13 видов (1 вид отряда Hemiptera, по 2 вида отрядов Diptera и Lepidoptera, по 4 вида отрядов Orthoptera и Coleoptera). Этого безусловно недостаточно, чтобы судить о стандартном обмене отдельных отрядов насекомых.

Как было показано в табл.1 и на рис.6, насекомые достаточно резко выделяются среди других пойкилотермных животных по уровню стандартного обмена. В табл.1, однако, приведены данные, взятые из книги Уигглсуорта (Wigglesworth, 1953), основанные на единичных наблюдениях. Удивительно, что все последующие авторы вслед за Дольником (1968) приводят в своих таблицах именно эти данные (Коноплев и др., 1975; Зотин, Коноплев, 1976; Зотин, Криволуцкий, 1982; Зотин, 1984). Это заставило нас не только экспериментальным путем определить скорость потребления кислорода у возможно большего числа видов насекомых, но и разобраться с имеющимися в литературе сообщениями на эту тему (Донцова и др., 1985; Алексеева и др., 1993; Алексеева, Зотин, 1995, 1996, Зотин, Алексеева, 1997; Алексеева и др., 1998).

Насекомые с неполным превращением

Отряд **Blattodea** (Таракановые).

Данных о дыхании тараканов сравнительно немного. В работе Донцовой и др.(1985) приведены собственные и литературные материалы о массе тела и интенсивности потребления кислорода у 6 видов тараканов (14 наблюдений). Позднее те же авторы (Алексеева и др., 1998) привели данные о дыхании 12 видов таракановых (35 наблюдений). Собранные ими материалы о стандартном

обмене тараканов представлены в табл.16. Расчет указанных авторов (Алексеева и др., 1998) показали, что аллометрическая зависимость скорости потребления кислорода от массы тела у таракановых выражается соотношением :

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.96 M^{0.79}$$

Т а б л и ц а 16.

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (мВт) при 20°C (Алексеевой и др., 1998), коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr у разных видов отрядов Blattodea класса Insecta.

Вид	M	\bar{Q}_{O_2}	a	Cr
<i>Blaberus craniifer</i>	2.960	1.607	0.712	16.75
<i>B. discoidalis</i>	4.080	2.564	0.893	17.16
	4.150	3.796	1.306	25.09
<i>B. giganteus</i>	6.000	3.703	0.966	18.56
	3.940	1.605	0.574	11.03
	4.330	2.351	0.783	15.05
	6.650	3.954	0.955	18.35
<i>Blatta orientalis</i>	0.141	0.165	0.717	10.77
<i>Blatta orientalis</i>	0.380	0.431	0.891	13.37
	0,345	0.384	0.853	12.81
	0.100	0.096	0.540	8.10
	0,150	0.166	0.689	10.54
	0,494	0.693	1.176	17.66
<i>Blattella germanica</i>	0,047	0.080	0.793	11.90
	0,055	0.150	1.321	19.83
	0.071	0.120	0.872	13.10
	0,090	0.133	0.809	12.15
	0,086	0.154	0.970	14.56

<i>Byrsotria fumagata</i>	4.950	3.638	1.096	21.07
<i>Eublaberus posticus</i>	2.200	2.765	1.530	29.41
<i>Gromphadorhina chopardi</i>	3.400	1.755	0.700	13.47
<i>G. portentosa</i>	5,000	3.315	0.991	19.05
	5.200	3.959	1.150	22.09
	6.540	2.715	0.664	12.76
<i>Neuphoeta cinerca</i>	0.607	0.817	1.188	17.84
<i>Parcoblatta</i> sp.	0.073	0.065	0.462	6.95
<i>Periplaneta americana</i>	0.900	1.593	1.724	25.88
	0,912	0.842	0.902	13.54
	0.870	0.962	1.068	16.03
	0,900	0.833	0.901	13.53
	0.870	1.172	1.301	19.53
	0.870	1.103	1.224	18.38
	0.780	0.815	0.982	14.74
	0.730	1.401	1.774	26.63
	0.852	1.195	1.348	20.23

Коэффициент k близок к величине, полученной для всех видов насекомых. В табл.16 мы привели расчеты коэффициента a , a , следовательно, и Cr , считая, что $k=0.75$. При расчете критерия упорядоченности было учтено, что содержание воды в теле тараканов близко эталонному и равно 69.3% [табл.14) и то, что стандартный обмен тараканов умеренного пояса в 1.28 больше, чем тропического (Табл.4). Как видно из этих расчетов, средняя величина коэффициента a значительно ниже, чем указанная в табл.1 для всех других высших насекомых. По мнению В.П.Тыщенко (1976) таракановые обладают самым низким энергетическим обменом среди всех насекомых и это заключение подтверждается данными, приводимыми в табл.20.

Сопоставимый стандартный обмен (коэффициент a) и критерий упорядоченности Cr у представителей отряда таракановых равны:

$$\text{Отряд Blattodea} \quad a=0.995\pm 0.052; \quad Cr=16.42\pm 0.88 \quad (98)$$

Для клопов (отряд полужесткокрылых) в литературе мы нашли лишь единичные наблюдения. Поэтому была проделана специальная работа по изучению скорости потребления кислорода разными видами клопов (Алексеева, Зотин, 1996) и к настоящему времени мы располагаем данными о дыхании 10 видов этих насекомых (14 измерений) из 4 семейств. На основании этих данных построен график зависимости дыхания от массы тела клопов, показанный на рис.18. Имеет место типичная аллометрическая зависимость вида (46). Как и для всех животных, мы принимаем, что коэффициент k в этой зависимости равен 0.75. Эту цифру мы также принимаем при расчетах коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для отдельных семейств отряда полужесткокрылых (табл.17). Следует учитывать, что при вычислении критерия упорядоченности принималось, что содержание воды в теле клопов равно 65.3% (табл.14). Так как данные о стандартном обмене клопов, найденные нами, относятся только к насекомым умеренной зоны, то поправки на климатические условия жизни для них мы не делали. Учитывая сказанное, можно принять, что коэффициент a и критерий упорядоченности Cr для этого отряда равны:

Т а б л и ц а 17.

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (мВт) при 20°C (Алексеевой и Зотина, 1996), коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr для разных семейств отряда Hemiptera класса Insecta. N - число изученных видов, n - число измерений.

Семейство	M	\bar{Q}_{O_2}	N	n	a	Cr
Naucoridae	0.040	0.034	1	1	0.377	5.91
Coreidae	0.088	0.153	1	1	0.947	14.86
Pyrrhocoridae	0.076	0.149	3	7	1.055	16.56
Oncodidae	0.053	0.167	1	1	1.476	23.16
Pentatomidae	0.087	0.297	4	4	1.786	28.04

Отряды **Dermaptera** (Уховертки), **Isoptera** (Термиты) и **Plecoptera** (Веснянки).

Для указанных отрядов мы также нашли в литературе немного данных о стандартном обмене. Все они представлены в табл.18.

Т а б л и ц а 18.

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (мВт) при 20°C, коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr для разных семейств отрядов **Dermaptera**, **Isoptera** и **Plecoptera** класса **Insects**. N - число изученных видов, n - число измерений.

Вид	M	\bar{Q}_{O_2}	Авторы	a	Cr
Отряд Dermaptera					
<i>Forficula auricularia</i>	0.085	0.209	(3)*	1.328	19.78
Отряд Isoptera					
<i>Termopsis nevadensis</i>	0.68	1.614	(1)	2.155	52.47
Термит	0.0021	0.00234	(2)	0.239	5.81
Отряд Plecoptera					
<i>Acroneuria pacifica</i>	0.200	0.511	(4)	1.709	25.46
<i>Capnia nana</i>	0.028	0.200	(4)	2.922	43.54
<i>Claassenia sabulosa</i>	0.178	0.400	(4)	1.460	21.75
<i>Isoperla fulva</i>	0.113	0.254	(4)	1.303	19.42
<i>Nemoura californica</i>	0.034	0.173	(4)	2.185	32.5
<i>N. cinctipes</i>	0.038	0.298	(4)	3.462	51.59
<i>Pteronarcella badia</i>	0.0535	0.215	(4)	1.933	28.80
<i>Pteronareys californica</i>	0.690	0.921	(4)	1.217	18.13

* (1) Cook, 1932; (2) Reichle, 1968; (3) Agrell, 1947; (4) Knight, Caufin, 1966.

упорядоченности по данным, приведенным в табл.18, равны:

Отряд Dermaptera	$a=1.328$; $Cr=19.78$	
Отряд Isoptera	$a=1.197$; $Cr=29.14$	(100)
Отряд Plecoptera	$a=2.024$; $Cr=30.15$	

Отряды **Orthoptera** (Прямокрылые), **Hemiptera** (Равнокрылые хоботные) и **Odonata** (Стрекозы).

По этим отрядам получено несколько больше данных о зависимости скорости потребления кислорода от массы тела. На основании материалов о дыхании представителей 31 вида (36 измерений) прямокрылых получены следующие аллометрические зависимости (46):

$$\bar{Q}_{O_2} = 2.03M^{0.76},$$

а для отряда стрекоз (15 видов, 16 измерений):

$$\bar{Q}_{O_2} = 2.18M^{0.85}$$

(Алексеева, Зотин, 1995). Данные о стандартном обмене и критерию упорядоченности отдельных семейств отряда прямокрылых, а также отдельных видов отряда равнокрылых хоботных и стрекоз приведены в табл.19 и 20. Здесь принимается, как и для других насекомых, $k=0,75$. При расчете критерия упорядоченности учитываются данные, приводимые в табл.4 и 14. Для стрекоз мы не нашли данных о содержании воды, поэтому приняли, что оно равно 70%. В этом случае получаем:

Т а б л и ц а 19.

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (мВт) при 20° (Алексеева, Зотин, 1995), коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr для 3 семейств отряда Orthoptera класса Insecta. N - число изученных видов, n - число измерений.

Семейства	M	\bar{Q}_{O_2}	N	n	a	Cr
Gryllidae	0.272	0.589	7	8	1.526	26.56

Acrididae	1.00	1.79	14	18	2.263	35.83
Tettigoniidae	0.334	0.996	10	10	2.332	38.11

Т а б л и ц а 20.

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (мВт) при 20° (Алексеева, Зотин, 1995), коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr для разных видов Homoptera и Odonata класса Insecta. N - число изученных видов, n - число измерений.

Вид	M	\bar{Q}_{O_2}	Авторы*	a	Cr
Отряд Odonata					
Anax junius	1.038	2.940	(1)	2.851	70.71
	1.019	2.570	(1)	2.532	62.70
Brachymesia gravida	0.334	0.964	(1)	2.146	53,08
Erythemis simplicicollis	0.263	0.544	(1)	1.481	36.64
Erythrodiplax berenice	0.125	0.272	(1)	1.294	32.00
E. connata	0.052	0.135	(1)	1.240	30.66
Gomphus vulgatissimus	0.382	0.787	(1)	1.620	24.13
Lastes dryas	0.063	0.404	(1)	3.232	48.16
Libellula auripennis	0.464	0.865	(1)	1.539	38.06
L. needhami	0.518	1.038	(1)	1.700	42.05
Miathyria marcella	0.171	0.538	(1)	2.023	50.04
Pachydiplax longipennis	0.186	0.443	(1)	1.564	38.69
Pantala flavescens	0.339	1.038	(1)	2.336	57.79
Perithemis tenera	0.061	0.205	(1)	1.670	41.31
Sympetrum flaveolum	0.130	0.387	(1)	1.788	26.63
Tramea carolina	0.383	1.112	(1)	2.284	56.49
Отряд Homoptera					
Cystosoma saunderii	1.200	1.824	(2)	1.591	39.78
Diceroprocta apacha	0.600	0.883	(3)	1.295	32.38
	0.622	0.851	(4)	1.215	30.38

<i>Philaenus spumarius</i>	0.00393	0.0389	(5)	2.478	37.33
<i>Brevicoryne brassicae</i>	0.000968	0.0097	(6)	1.768	26.62
<i>Drepanosiphum platanoides</i>	0.001	0.0147	(7)	2.614	26.62
<i>Eucallipterus tilliae</i>	0.001	0.0189	(7)	3.361	39.37

* (1) Алексеева, Зотин, 1995; (2) Mac Nally, Young, 1981; (3) Bartholomew, Burnhard, 1984; (4) Hadley et al., 1991; (5) Wiegert, 1964; (6) Т.А.Алексеева (неопубл.); (7) Dixon, 1973.

Отряд Orthoptera	$a=2.118\pm 0.19$; $Cr=34.40\pm 3.13$	
Отряд Homoptera	$a=2.046\pm 0.30$; $Cr=36.64\pm 2.03$	(101)
Отряд Odonata	$a=1.957\pm 0.14$; $Cr=44.32\pm 3.35$	

Насекомые с полным превращением

Отряд **Coleoptera** (Жесткокрылые).

Для этого отряда имеются данные о массе тела и дыхании (117 видов насекомых, 133 измерений) из 19 семейств (Алексеева, Зотин, 1995). Авторы приводят следующие аллометрические зависимости (46) для жуков:

$$\bar{Q}_{O_2} = 1.19M^{0.80}$$

Более точные расчеты дают величину $k=0.730\pm 0.050$, достоверно не отличающуюся от константы Хемингсена ($k=0.75$). Мы, исходя из величины $k=0.75$, рассчитали для семейств жесткокрылых величины коэффициента a (табл.21). Критерий упорядоченности Cr , приводимый в табл.21, вычислен, исходя из наблюдений, что содержание воды в теле жуков равно 58.3% (табл.14), а стандартный обмен жуков умеренного пояса в 1.66 раз больше, чем тропического (хотя согласно данным табл.4 $a_y / a_m = 2.80$).

Т а б л и ц а 21

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (мВт), при 20°C (Алексеева, Зотин, 1995), коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr для разных семейств отряда Coleoptera класса Insecta. N - число изученных видов, n - число измерений.

Семейство	M	Q_{O_2}	N	n	a	Cr
Cucujidae	0,000289	0,00904	2	2	0.023	0.56
Elmidae	0,000735	0,00164	2	2	0.353	6.04
Coccinellidae	0,0172	0,0369	3	3	0.827	14.13
Curculionidae	0,0598	0,0937	7	7	0.910	15.54
Oedemeridae	0,0095	0,0302	1	1	0.992	16.96
Dytiscidae	2,200	1,901	1	1	1.052	17.99
Carabidae	0,364	0,382	12	12	1.016	18.03
Tenebrionidae	0,529	0,460	16	24	0.936	21.01
Cantharididae	0,764	0,189	4	4	1.273	21.75
Chrysomelidae	0,0619	0,155	9	11	1.405	24.01
Scarabaeidae	2,057	3,072	19	20	1.236	27.96
Silphidae	0, 193	0,444	5	5	1.659	28.36
Rhynchophorida	0,00336	0,0070	1	1	1.325	34.77
Passalidae	0,563	0,543	1	1	0.832	39.83
Cerambycidae	1,183	1,904	22	22	1.663	41.13
Dermestidae	0,053	0,283	2	2	2.779	47.50
Meloidae	0,433	1,042	1	1	1.952	55.38
Rhipiceridae	0,291	0,581	1	1	1.466	70.17

Как видно из табл.21 полученные величины коэффициента a ниже, чем в отрядах прямокрылых и стрекоз. Здесь, однако, следует учитывать следующее. Все жуки обладают очень тяжелым наружным хитиновым скелетом: содержание воды в теле жуков составляет 58.3%, против 62-74% у других насекомых (табл.14). Если учесть это обстоятельство и принять, что массу жесткокрылых при расчетах критерия упорядоченности следует уменьшить на 11.7%, то по этому показателю жуки приближаются к другим насекомым. Итак, для жесткокрылых имеем:

$$\text{Отряд } \mathbf{Coleoptera} \quad a=1.235 \pm 0.072; \quad Cr=26.08 \pm 1.75 \quad (102)$$

Отряд **Lepidoptera** (Чешуекрылые).

Для бабочек (отряд чешуекрылых) также получено довольно много наблюдений о скорости потребления кислорода (Zebe, 1954; Bartholomew, Casey,

1978; Алексеева, Зотин, 1996). С учетом измерений, приводимых в последней работе, мы имеем данные о дыхании 74 видов ($n=83$) из 18 семейств чешуекрылых.

Как было показано выше (рис.18) у бабочек, как и у других насекомых, имеет место типичная аллометрическая зависимость между скоростью потребления кислорода и массой тела. Данных об этой зависимости для бабочек значительно больше, чем для многих других насекомых. Можно, поэтому, рассчитать величину коэффициентов a и k для отряда чешуекрылых (Алексеева, Зотин, 1996):

$$\bar{Q}_{O_2} = 2.07 \cdot M^{0.83}.$$

Здесь коэффициент $k = 0.828 \pm 0.051$. Учитывая, что эта величина достоверно не отличается от константы Хемингсена, мы принимаем, что $k = 0.75$. Эту цифру мы используем также при расчетах коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для отдельных семейств отряда чешуекрылых (табл.22). Следует учитывать, что при вычислении критерия упорядоченности принималось, что содержание воды в теле бабочек равно 63.9% (табл.14). Принималось также, что стандартный обмен насекомых умеренного пояса в 1.66 раз больше стандартного обмена животных тропического пояса.

Т а б л и ц а 22.

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (мВт) при 20°C (Алексеевой и Зотина, 1996), коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr для разных семейств отряда Lepidoptera класса Insecta. N - число изученных видов, n - число измерений.

Семейство	M	\bar{Q}_{O_2}	N	n	a	Cr
Satyridae	0.049	0.111	4	4	1.071	17.10
Alucitidae	0.0097	0.039	1	1	1.262	20.15
Liparidae	0.242	0.414	1	2	1.312	20.96
Tineidae	0.018	0.730	2	2	1.467	23.43
Zygaenidae	0.039	0.145	1	1	1.655	26.44
Lycaenidae	0.055	0.185	2	2	1.689	26.97

Noctuidae	0.258	0.349	6	6	1.565	27.68
Lasiocampidae	0.249	0.490	4	5	1.556	31.06
Hesperiidae	0.046	0.205	1	1	2.061	32.91
Pieridae	0.048	0.216	4	4	2.071	33.09
Nymphalidae	0.185	0.751	6	8	2.545	40.65
Megalpygidae	0.627	1.133	1	1	1.608	42.64
Cossidae	1.772	2.962	1	1	1.929	45.59
Eriocraniidae	0,015	0.075	1	1	1.752	46.40
Pyralididae	0.053	0.227	4	5	2.485	46.57
Sphingidae	1.236	2.402	17	17	2.177	53.01
Saturniidae	0.837	2.418	15	16	2.465	55.67
Notodontidae	0.367	0.942	2	2	2.126	56.38
Bombycidae	0.457	0.538	1	4	2.888	76.58

Учитывая сказанное, можно принять, что коэффициент a и критерий упорядоченности Cr для отряда чешуекрылых равен:

$$\text{Отряд Lepidoptera} \quad a=2.096\pm 0.11; \quad Cr=44.09\pm 2.38 \quad (103)$$

Отряд **Diptera** (Двукрылые).

В табл.23 представлены средние величины коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для отдельных семейств отряда двукрылых. Эти величины основаны на данных о стандартном обмене 66 видов (123 измерения), представляющих 14 семейств отряда Diptera (Алексеева и др., 1993). Согласно вычислениям авторов коэффициенты в аллометрическом соотношении для двукрылых равны

$$\bar{Q}_{O_2} = 3.58M^{0.82}$$

Наши вычисления дают величину $k=0.770\pm 0.011$. Коэффициент k и в этом случае статистически не отличается от принятого нами для всех животных $k=0.75$. При вычислении критерия упорядоченности Cr учтено также, что содержание воды в теле представителей отряда двукрылых составляет 74.7% (табл.14) и что

двукрылые умеренного пояса дышат в 1.89 (табл.4) раз сильнее тропических.

Исходя из этого, получим

$$\text{Отряд Diptera} \quad a=2.894\pm 0.11; \quad Cr=48.43\pm 1.84 \quad (104)$$

Это очень высокая величина сопоставимого стандартного обмена a и критерия упорядоченности Cr , возможно самая высокая среди насекомых (исключая, конечно, некоторых насекомых, способных создавать суперорганизмы, о которых речь пойдет ниже). Таким образом, подтверждается положение, высказанное Тыщенко (1976), согласно которому двукрылые обладают среди насекомых одним из самых высоких уровней стандартного обмена.

Т а б л и ц а 23.

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (мВт) при 20°C (Алексеева и др., 1993), коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr в разных семействах отряда Diptera класса Insecta. N - число изученных видов, n - число измерений.

Семейство	M	\bar{Q}_{O_2}	N	n	a	Cr
Stratiomyidae	0,100	0,1515	1	1	0.852	12.15
Anthomyiidae	0,0132	0,0586	1	1	1.505	21.46
Hippoboscidae	0,0055	0,0352	1	1	1.743	24.86
Chloropidae	0,0305	0,1667	1	2	2.285	32.59
Pantophthalmidae	1.746	2,0190	1	1	1.329	35.83
Drosophilidae	0,0013	0,0144	11	37	2.219	36.96
Culicidae	0,0016	0,0215	15	26	2.524	43.61
Tabanidae	0,112	0,6215	2	2	3.319	47.34
Cordyluridae	0.0309	0.246	1	1	3.341	47.65
Scatophagidae	0,0309	0,2462	1	1	3.341	47.65

Tachinidae	0,0567	0,4059	7	18	3.523	50.25
Muscidae	0,0155	0,1738	7	13	3.965	57.80
Asilidae	0,0903	0,4537	15	16	3.078	72.86
Simuliidae	0,0023	0,0549	2	2	5.249	74.87
Tipulidae	0,101	1,208	1	2	6.545	93.35

Отряд **Hymenoptera** (Перепончатокрылые).

Отряд перепончатокрылых помимо обычных сложностей, связанных с небрежностями авторов при исследовании дыхания беспозвоночных, представляет особые трудности для выяснения сопоставимого стандартного обмена и критерия упорядоченности, так как некоторые представители семейства пчелиных, входящих в этот отряд, обладают способностью к терморегуляции (Heinrich, 1981a,b; Chappell, 1984). Кроме того, многие пчелы и муравьи образуют, так называемые, *суперорганизмы* - рои, гнезда и муравейники, способные к поддержанию внутри высокой температуры отличной от окружающей среды. Все это заставляет по разному решать вопрос о коэффициенте a и критерии упорядоченности Cr для отдельных, изолированных особей и особей объединенных в коллектив - для суперорганизмов.

Индивидуальные перепончатокрылые. Следует прежде всего решить вопрос как быть с пчелами. Они, как говорилось, обладают способностью к терморегуляции не только в коллективе, но и в одиночном состоянии (Allen, 1959, Cahill, Lustik, 1976; Heinrich, 1981a,b; Chappell, 1984; Southwick, 1990 Moritz, Southwick, 1992). Даже в термонеutralной зоне температура их тела достигает 32-35°C (Cahill, Lustik, 1976; Heinrich, 1981a,b). Очевидно, что эту повышенную температуру тела следует учитывать при определении истинного уровня стандартного обмена пчел. Считая, что при любом измерении дыхания пчел температура их тела равна 35°C, при расчете критерия упорядоченности следует пересчитать скорость их дыхания на температуру 20°C с помощью кривой Круга (68). Это сделано в табл.24 при рассмотрении данных о стандартном обмене и коэффициенте упорядоченности. В этой таблицы данные о стандартном обмене пчел и ос (Сем. Apidae и Vespidae) приведены в расчете на

температуру среды равную 20°C, а при вычислении критерия упорядоченности внесена поправка, связанная с тем, что температура тела пчел равна 35°C.

При расчете средней величины массы тела и скорости потребления кислорода представителей этих семейств не приняты во внимание данные о *Bombus vosnesenskii* (Kammer, Heinrich, 1974) ввиду уникальности их массы - до 8.8 г, не характерной для подавляющего большинства представителей этого семейства (Алексеева, Зотин, 1996). Аллометрическая зависимость дыхания от массы тела (46) у пчел заметно отличается от муравьев (рис.18), поэтому мы рассчитали ее отдельно для семейства пчелиных (Алексеева, Зотин, 1995):

$$\bar{Q}_{O_2} = 4.74M^{0.91}$$

Т а б л и ц а 24.

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода при 20°C \bar{Q}_{O_2} (мВт), коэффициент a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr для разных семейств отряда Hymenoptera (Перепончатокрылые) класса Insecta. N - число изученных видов, n - число измерений (по данным, приводимым в обзоре Алексеевой и Зотина, 1996).

Семейство	M	\bar{Q}_{O_2}	N	n	a	Cr
Dolihoderidae	0.0028	0.0058	1	1	0.476	7.50
Mutillidae	0.0079	0.0162	1	1	0.611	11.26
Formicidae	0.012	0.0206	39	71	0.654	12.59
Apidae	0.146	0.803	7	13	4.122	73.47
Vespidae	0.229	1.948	2	2	5.815	94.79

Что касается муравьев (сем. Formicidae), то здесь имеются свои трудности, связанные, во-первых, с тем, что многие исследователи, изучавшие дыхание муравьев, приводят данные о сухой массе и не приводят о сырой. Поэтому, чтобы использовать довольно многочисленные работы по муравьям мы воспользовались данными о содержании сухой массы в процентах от сырой,

приводимыми в некоторых работах: *Atta colombica* - 37.6% (Lighton et al., 1987), *Camponotus herculeanus* - 30.0% (Jensen, 1978), 37.9% (Nielsen et al., 1982), *Eciton hamatum* - 31.4% (Bartholomew et al., 1988), *Formica polyctena* - 23.0% (Coenen-Stass et al., 1980), *Pogonomyrmex badius* - 31.5% (Golley, Gentry, 1964), 38.5% (Porter, 1986), *Sclenopsis invicta* 32.1% (Elzen, 1986): средняя величина - 32.8% (Алексеева, Зотин, 1995).

Во-вторых, имеется значительный полиморфизм муравьев: известно, что насекомые даже из одного муравейника значительно отличаются друг от друга, как по морфологии, так и по массе. Это ставит вопрос о правомерности использования любых каст муравьев для определения межвидовой величины коэффициента a . Особенно велики различия как по массе так и по интенсивности дыхания рабочих муравьев от плодоносящей самки (королевы) и летающих самцов (см., например, Beraldo, Mendes, 1981). Поэтому при расчетах усредненной массы тела в семействе Formicidae и скорости потребления кислорода мы не использовали данные, полученные на самцах и самках муравьев. Аллометрическая зависимость для муравьев выражается формулой (Алексеева, Зотин, 1996):

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.90M^{0.85}$$

Несмотря на то, что мы получили для пчел $k=0.91$, а для муравьев $k=0.85$, при расчете коэффициента a и критерия упорядоченности Cr мы, как и для других животных, использовали $k=0.75$. В конечном счете для семейства пчел и муравьев, а также для всего отряда перепончатокрылых в целом из табл.24 следуют величины коэффициента a и критерия упорядоченности Cr (с учетом данных о содержании воды в теле перепончатокрылых):

Сем. Apidae	$a=4.122\pm 0.58$; $Cr=73.47\pm 10.85$	
Сем. Formicidae	$a=0.654\pm 0.061$; $Cr=12.59\pm 1.53$	(105)
Отряд Hymenoptera	$a=1.330\pm 0.18$; $Cr=24.31\pm 3.30$	

Суперорганизмы. Совсем иные значения коэффициента a и критерия упорядоченности Cr получаются, если рассматривать суперорганизмы из отряда перепончатокрылых. Известно, что многие пчелы (Moritz, Southwick, 1992) и муравьи (Holldobler, Wilson, 1990) образуют рои или строят муравейники,

которые обладают свойствами гомойотермных организмов, т.е. способны к поддержанию постоянной и достаточно высокой температуры внутри этого суперорганизма. Например, в рое пчел (Moritz, Southwick, 1992) при снижении температуры среды скорость дыхания у них не уменьшается, как у других пойкилотермных животных, а сначала возрастает, проходит через максимум (вершинный обмен) и только после этого начинает снижаться (рис.19).

Механизм терморегуляции пчел связан с усилением или ослаблением активных движений крыльями и соответствующего увеличения или уменьшения температуры тела. Таким образом, терморегуляция в рое достигается за счет активного обмена пчел (Moritz, Southwick, 1992).

Иначе происходит терморегуляция муравейника. Она осуществляется не за счет повышения или понижения энергетического обмена отдельных муравьев, а в результате их целенаправленной деятельности и использования внешних источников тепла (Бахем, Лампрехт, 1983).

Однако и у муравьев энергетический обмен зависит от того, находятся ли они в одиночном состоянии, в составе маленькой группы или в составе большой группы. Так, показано, что у одиночных муравьев и муравьев из небольших контейнеров стандартный обмен в 2-4 раза ниже, чем у муравьев из крупных контейнеров (рис.20). Имеется, как пишут авторы (Jaffe, Fonck, 1994), точка бифуркации, в которой увеличение числа муравьев в контейнере приводит к резкому возрастанию стандартного обмена (при дальнейшем увеличении размеров контейнера стандартный обмен снижается).

В свою очередь, энергетика роя пчел, например, превышает энергетику млекопитающих (рис.21) и по расчетам Морица и Саусвика (Moritz, Southwick, 1992) для роя пчел при 15°C выражается зависимостью $\bar{Q}_{O_2} = 88.46M^{0.76}$ кал/ч г (Southwick, 1985). Следовательно, для такого суперорганизма, как рой пчел при 15°C $a=88.46$ мВт/г.

В свою очередь показано, что муравейник, содержащий 108 600 муравьев, производит 18 800 мВт тепла (Coenen-Staß et al., 1980). По этим данным можно рассчитать коэффициент a для муравейника принимая, что вес всех муравьев [считая, что вес одного муравья 0.012 г.(табл.25)] равен 1303 г. Расчет по

формуле (74) показывает, что в этом случае $a=86.69$ мВт. Следовательно, для суперорганизмов пчел и муравьев мы можем принять:

$$\begin{aligned} & / \text{ пчелы } a=88.46, \\ \text{Суперорганизмы} & \hspace{15em} (106) \\ & \backslash \text{ муравьи } a=86.69, \end{aligned}$$

Таким образом, по этим предварительным расчетам энергетический метаболизм суперорганизмов в 1.5 - 2.0 раза выше, чем у видов насекомых, имеющих наибольший стандартный обмен.

Подводя итоги для класса насекомых в целом и исходя из формул (97)-(104), имеем:

$$\text{Класс } \mathbf{Insecta} \quad a=1.792 \pm 0.058, \text{ Cr}=33.10 \pm 1.05 \quad (107)$$

Макросистематика насекомых

Класс насекомых включает от 24 до 30 отрядов (классификация класса находится еще в процессе становления и точное число отрядов не установлено). Из них мы будем говорить только о 12 наиболее распространенных отрядах, для которых имеются данные о стандартном обмене (табл.15-24). На их примере мы попытаемся показать, как можно располагать отряды в классе насекомых по критерию упорядоченности.

В настоящее время отсутствуют общепризнанные критерии порядка расположения отрядов в классе насекомых. Это видно хотя бы по тому, как менялось положение отрядов в макросистеме насекомых в разные годы и у разных авторов для указанных 12 отрядов (Зотин, Алексеева, 1997). Каждый автор располагал отряды так, как ему казалось удобным. Было бы правильней, как нам кажется, выработать общие для макросистематики приемы расположения более мелких таксонов внутри более крупных. Большинство авторов считают, что таким критерием являются родственные связи, т.е. степень родства разных таксонов. Это, конечно, правильный путь построения естественной макросистемы животных и растений, но вносит значительный произвол при практическом построении системы. Мы предлагаем

комбинированный путь построения макросистемы: когда очевиден признак выделения крупных групп животных, например, насекомых с полным и неполным превращением, использовать его в качестве основного. В остальных случаях ориентироваться на критерий упорядоченности Cr , как признак, измеряемый количественно, а не качественно. Это уменьшит степень произвола, вносимого в макросистематику животных. Критерий упорядоченности показывает степень удаления организмов от состояния равновесия, от состояния той первичной среды, в которой возникли живые системы на Земле (Зотин, 1984), т.е. он основан на эволюционном принципе. Расположение отрядов в макросистеме класса насекомых с точки зрения указанных принципов осуществлен в табл.25. Тот же принцип, как нам кажется, может быть положен в основу расположения семейств внутри отдельных отрядов насекомых. В таблице 25 отряды и семейства насекомых расположены в соответствии с величиной критерия упорядоченности и эта макросистематика сопоставлена с макросистематикой, приводимой Плавильщиковым (1957). Как видно из этого сопоставления имеется заметное различие между макросистемой, основанной на критерии упорядоченности и принятой некоторыми авторами. Отряд Hymenoptera помещен последним в табл.25, хотя критерий упорядоченности (105) наименьший среди насекомых с полным превращением. Это объясняется тем, что в этом отряде имеются суперорганизмы, коэффициент a которых, а, следовательно, и критерий упорядоченности (106), намного выше, чем у других насекомых.

Т а б л и ц а 25.

Макросистематика отрядов и семейств класса насекомых, основанная на критерии упорядоченности [табл. 15-24 и формулы (97)-(105)], в сопоставлении с макросистематикой, приводимой в определителе Плавильщикова (1957).

Расположение отрядов и семейства насекомых		
По Плавильщикову	По критерию упорядоченности	Cr
Низшие насекомые		
Отряд Collembola	Отряд Collembola	8.32
Отряд Thysanura	Отряд Thysanura	8.72

Высшие насекомые

Насекомые с неполным превращением

Отряд Blattodea	Отряд Blattodea	16.51
Отряд Isoptera	Отряд Hemiptera	19.43
Отряд Hemiptera	Сем. Naucoridae	5.91
Сем. Coreidae	Сем. Coreidae	14.86
Сем. Naucoridae	Сем. Pyrrhocoridae	16.56
Сем. Oncodidae	Сем. Oncodidae	23.16
Сем. Pentatomidae	Сем. Pentatomidae	28.04
Сем. Pyrrhocoridae	Отряд Dermoptera	19.78
Отряд Dermoptera	Отряд Isoptera	29.14
Отряд Plecoptera	Отряд Plecoptera	30.15
Отряд Odonata	Отряд Orthoptera	34.40
Отряд Orthoptera	Сем. Gryllidae	26.56
Сем. Tettigoniidae	Сем. Acrididae	35.83
Сем. Gryllidae	Сем. Tettigoniidae	38.11
Сем. Acrididae	Отряд Homoptera	36.64
Отряд Homoptera	Отряд Odonata	44.32

Высшие насекомые

Насекомые с полным превращением

Отряд Coleoptera	Отряд Coleoptera	26.08
Сем. Carabidae	Сем. Cucujidae	0.56
Сем. Dytiscidae	Сем. Elmidae	6.04
Сем. Silphidae	Сем. Coccinellidae	14.13
Сем. Cucujidae	Сем. Curculionidae	15.54
Сем. Coccinellidae	Сем. Oedemeridae	16.96
Сем. Cantharididae	Сем. Dytiscidae	17.99
Сем. Dermestidae	Сем. Carabidae	18.03
Сем. Oedemeridae	Сем. Tenebrionidae	21.01
Сем. Chrysomelidae	Сем. Cantharididae	21.75
Сем. Meloidae	Сем. Chrysomelidae	24.01
Сем. Tenebrionidae	Сем. Scarabaeidae	27.96

Сем. Curculionidae	Сем. Silphidae	28.36
Сем. Scarabacidae	Сем. Rhynchophoridae	34.77
Сем. Passalidae	Сем. Passalidae	39.83
Сем. Elmidae	Сем. Cerambycidae	41.13
Сем. Rhipiceridae	Сем. Dermestidae	47.50
Сем. Rhynchophoridae	Сем. Meloidae	55.38
Сем. Cerambycidae	Сем. Rhipiceridae	70.17
Отряд Lepidoptera	Отряд Lepidoptera	44.09
Сем. Eriocranidae	Сем. Satyridae	17.10
Сем. Zygaenidae	Сем. Alucitidae	20.15
Сем. Pyralidae	Сем. Liparidae	20.96
Сем. Tineidae	Сем. Tineidae	23.43
Сем. Pieridae	Сем. Zygaenidae	26.44
Сем. Alucitidae	Сем. Lycaenidae	26.97
Сем. Lycaenidae	Сем. Noctuidae	27.68
Сем. Hesperidae	Сем. Lasiocampidae	31.06
Сем. Nymphalidae	Сем. Hesperidae	32.91
Сем. Cossidae	Сем. Pieridae	33.09
Сем. Satyridae	Сем. Nymphalidae	40.65
Сем. Noctuidae	Сем. Megalpygidae	42.64
Сем. Bombycidae	Сем. Cossidae	45.59
Сем. Lasiocampidae	Сем. Eriocraniidae	46.40
Сем. Saturniidae	Сем. Pyralidae	46.57
Сем. Sphingidae	Сем. Sphingidae	53.01
Сем. Notodontidae	Сем. Saturniidae	55.67
Сем. Liparidae	Сем. Notodontidae	56.38
Сем. Megalpygidae	Сем. Bombycidae	76.58
Отряд Diptera	Отряд Diptera	48.43
Сем. Tipulidae	Сем. Stratiomyidae	12.15
Сем. Culicidae	Сем. Anthomyiidae	21.46
Сем. Simuliidae	Сем. Hippoboscidae	24.86
Сем. Stratiomyidae	Сем. Chloropidae	32.59

Сем. Pantophthalmidae	Сем. Pantophthalmidae	35.83
Сем. Tabanidae	Сем. Drosophilidae	36.96
Сем. Cordyluridae	Сем. Culicidae	43.61
Сем. Chloropidae	Сем. Tabanidae	47.34
Сем. Asilidae	Сем. Scatophagidae	47.65
Сем. Anthomyiidae	Сем. Tachinidae	50.25
Сем. Muscidae	Сем. Muscidae	57.80
Сем. Tachinidae	Сем. Asilidae	72.86
Сем. Scatophagidae	Сем. Simuliidae	74.87
Сем. Hippoboscidae	Сем. Tipulidae	93.35
Отряд Hymenoptera	Отряд Hymenoptera	24.31
Сем. Vespidae	Сем. Dolihoderidae	7.50
Сем. Apidae	Сем. Mutillidae	11.26
Сем. Formicidae	Сем. Formicidae	12.59
Сем. Mutillidae	Сем. Apidae	73.47
Сем. Dolihoderidae	Сем. Vespidae	94.79

Будущее покажет насколько оправдана переделка произвольного расположения отрядов и семейств внутри класса насекомых на макросистематику, основанную на критерии упорядоченности, т.е. в конечном счете, на данных об энергетическом метаболизме насекомых.

* * *

Подводя итоги для всего типа членистоногих, получим средние данные, исходя из формул (91), (92), (93), (94) и (107):

Тип **Arthropoda** $a=0.881$; $Cr = 14.38$ (108)

Тип **Mollusca** (Моллюски)

Сложность изучения дыхания моллюсков связана главным образом с определением массы тела, так как большинство моллюсков имеют раковину,

масса которой сильно зависит от экологических условий жизни и возраста животного. Вместе с тем, у некоторых моллюсков раковина отсутствует или сильно редуцирована (голожаберные, головоногие).

Обычно авторы приводят данные о потреблении кислорода в расчете на сухую массу мягких тканей моллюска, а иногда в расчете на общую массу тела моллюска (Алимов, 1981). То и другое не совсем удобно, так как в первом случае мы имеем дело с сухой массой, в то время как для большинства беспозвоночных и особенно позвоночных животных расчет ведется на сырую массу тела, и в результате нельзя сравнивать дыхание моллюсков с дыханием других животных, что является одной из основных задач настоящего исследования. Во втором случае не принимается во внимание то, что раковина моллюсков не потребляет кислорода, в то время как она часто составляет основную часть массы животного, и данные по интенсивности потребления кислорода оказываются сильно заниженными.

По указанным выше причинам мы будем приводить только данные о потреблении кислорода моллюсков, рассчитанных на сырую массу мягких частей тела. В тех случаях, когда авторы не приводят данных о сырой массе тела, мы рассчитывали ее, учитывая содержание воды в мягких тканях. Следует помнить при этом, что содержание воды в мягких тканях представителей разных классов моллюсков несколько отличается. Особенно это относится к классу головоногих моллюсков, поверхностные ткани которых по плотности значительно отличаются от плотности тканей других моллюсков, играя, по-видимому, опорную и защитную функции. В тех случаях, когда нам не известно содержание воды в мягких тканях моллюсков, мы приняли ее равной средней величине для всего типа, которая по данным Виноградова (1937) равна 81,8% ($n=84$).

подавляющее большинство моллюсков являются водными животными, поэтому при определении критерия упорядоченности мы приняли в качестве эталона содержание воды в теле равное 86,5%, а метаболическую адаптацию $a_y/a_T=1.66$.

На рис.15 показаны данные о зависимости скорости потребления кислорода от сырой массы мягких тканей у представителей разных классов типа моллюсков. Как видно из этого рисунка аллометрические зависимости дыхания

от массы тела заметно отличаются в разных классах моллюсков, но это в основном касается уровня дыхания, а не коэффициента k . Особенно велики отличия класса головоногих от всех остальных классов моллюсков. Перейдем теперь к более детальному рассмотрению этих данных.

Класс **Loricata** (Панцирные моллюски)

Панцирные моллюски - это своеобразная группа животных, живущая в зоне приливов и отливов, в зоне прибоя, и их строение и физиология носит явные черты приспособления к этим условиям существования: они имеют обтекаемую форму и способны очень прочно присасываться к поверхности камней и скал (Властов, Матейкин, 1968). Оказалось, что в связи с особенностями места существования, потребление кислорода у них отличается в воде и на воздухе (Murdoch, Shumway, 1980). Это вносит известные трудности при сравнении интенсивности дыхания панцирных моллюсков с другими животными. К счастью, судя по данным Мердоха и Шамвей (Murdoch, Shumway, 1980), во-первых, эти различия небольшие и не превышают 20%, во-вторых, кривая аллометрической зависимости дыхания от массы тела у изученных моллюсков в воде и на воздухе перекрещиваются и известна масса моллюсков, при которой их дыхание одинаково в обоих случаях. Для сопоставления дыхания представителей класса панцирных моллюсков с другими животными расчет интенсивности потребления кислорода следует вести на сырую массу мягких частей тела. Так как мы нашли в литературе не много данных по дыханию панцирных моллюсков, то пришлось использовать и те работы, в которых не приведена сырая масса тканей животного. В этом случае мы считали, что сухая масса составляет 19.2% от сырой. В тех случаях, когда авторы приводили только общую сырую массу панцирных моллюсков, включая раковину, мы вычисляли сырую массу тканей по формуле (Murdoch, Shumway, 1980):

$$M_T = 0.435 \cdot M_{об}^{0.969}, \quad (109)$$

где M_T – сырая масса тканей, $M_{об}$ – общая масса моллюсков.

Учитывая малочисленность наблюдений о дыхании панцирных моллюсков и все сказанное выше, расчет сопоставимого стандартного обмена (коэффициента a) и критерия упорядоченности для панцирных моллюсков, приводимые в табл.26, нельзя считать надежным.

Масса мягких частей тела M (г), интенсивность потребления кислорода \bar{q}_{O_2} (мл O_2 /г·час) при температуре $t^{\circ}C$, a (мВт/г) при температуре $20^{\circ}C$ и критерий упорядоченности Cr у представителей класса **Loricata** (Панцирные).

Виды	M	\bar{q}_{O_2}	t°	Авторы	a	Cr
<i>Acanthochiton zelandicus</i>	6.05*	0.0628	15	(1)***	0.842	13.09
<i>Amaurochiton glaucus</i>	1.86*	0.162	15	(1)	1.219	18.25
<i>Cryptoconchus porosus</i>	42.86*	0.0322	15	(1)	0.705	10.96
<i>Ischnochiton maorianus</i>	3.33*	0.0664	15	(1)	0.769	11.94
<i>Mopalia lignosa</i>	4.05**	2.207	19	(2)	0.773	19.94
<i>Nuttallina cflifornica</i>	0.396**	0.573	13.5	(3)	1.148	29.61
<i>Onithochiton neglectus</i>	10.42*	0.0703	15	(1)	1.081	16.79
<i>Sypharochiton pelliserpontis</i>	0.50*	0.116	15	(1)	0.835	12.98
<i>Tonicella lintata</i>	0.308**	0.050	20	(4)	0.209	5.39
	0.364*	0.117	13.5	(3)	0.962	24.82

Примечания: * Авторы приводят данные о сухой массе, сырую массу мы вычисляли, считая, что содержание воды в теле моллюсков составляет 81.8%.

Масса тканей вычислена по формуле (109). * Авторы: (1) - Murdoch, Shumway, 1980; (2) Lebsack, 1975; (3) Robbins, 1975; (4) Kincannon, 1975.

Для вычисления критерия упорядоченности использовали формулу (79). При этом принималось, что содержание воды в теле панцирных моллюсков равно 81.8%, а соотношение для тропических и субтропических видов $a_t/a_{\tau}=1.66$. С учетом этих замечаний имеем для панцирных моллюсков ($n=10$):

$$\text{Класс } \mathbf{Loricata} \quad a=0.802\pm 0.079; Cr=16.45\pm 2.25 \quad (110)$$

Класс *Bivalvia* (Двустворчатые моллюски)

Вычисление коэффициента a и критерия упорядоченности C_T у двустворчатых моллюсков затруднено не только тем, что их общая масса определяется авторами, как правило, вместе с раковиной, но и тем, что эти моллюски при работе с ними закрывают створки, захватывая заметное количество воды из среды. Поэтому, когда авторы приводят только общую сырую массу изученных ими двустворчатых моллюсков, приходится вычислять массу мягких тканей, используя косвенный прием: определяя массу раковины и мантийной жидкости по формулам зависимости того и другого от общей массы. К сожалению, таких зависимостей мы нашли в литературе немного, и поэтому по величинам, полученных таким путем, можно получать лишь приблизительные величины сырой массы двустворчатых моллюсков. Для всех представителей *Bivalvia* мы использовали формулы, полученные для гребешка (расчет по данным Van Dam, 1954):

$$\text{Pecten grandis} \quad M_T = 2.16 \cdot M_{об}^{0.61},$$

двух видов мидий (Зотин и др. 1987):

$$\text{Mytilus edulis} \quad M_p = 0.31 \cdot M_{об}^{0.95}; M_M = 0.24 \cdot M_{об}^{0.96}$$

$$\text{M. galloprovincialis} \quad M_p = 0.46 \cdot M_{об}^{1.03}; M_M = 0.27 \cdot M_{об}^{1.02},$$

двух видов перловиц, двух видов жемчужниц и одного вида беззубок (Зотин А.А., Владимирова И.Г., неопубликовано):

$$\text{Unio pictorum} \quad M_p = 0.49 \cdot M_{об}^{0.96}; M_T = 0.45 \cdot M_{об}^{0.91}$$

$$\text{U. tumidus} \quad M_p = 0.48 \cdot M_{об}^{0.97}; M_T = 0.28 \cdot M_{об}^{1.03}$$

$$\text{Margaritifera laevis} \quad M_p = 0.37 \cdot M_{об}^{1.07}; M_T = 0.18 \cdot M_{об}^{0.99}$$

$$\text{M. margaritifera} \quad M_p = 0.34 \cdot M_{об}^{1.09}; M_T = 0.16 \cdot M_{об}^{1.00}$$

$$\text{Anodonta anatina} \quad M_p = 0.25 \cdot M_{об}^{1.04}; M_T = 0.43 \cdot M_{об}^{0.91}$$

где M_p - масса раковины; M_M - масса воды в мантийной полости; M_T - сырая масса тканей; $M_{об}$ - общая масса моллюска.

Плотное закрытие раковины двустворчатыми моллюсками при малейшей опасности затрудняет определение дыхания этими животными не только потому, что бывает трудно определить массу живых тканей, но и потому, что в закрытом состоянии создаются условия для анаэробноза и скорость потребления кислорода уменьшается. Например, у *Mytilus edulis* дыхание «закрытых» мидий ниже

«открытых» приблизительно на 40% (Famme, 1980). Между тем большинство авторов не считаются с тем, насколько открыты раковины моллюсков в то время, когда у них определяют потребление кислорода. Это вносит дополнительную ошибку в определение дыхания двустворчатых моллюсков.

В связи с трудностями определения сырой массы тела двустворчатых моллюсков большинство авторов приводят данные о сухой массе мягких частей тела животного и ведут расчет интенсивности потребления кислорода на сухую массу. Содержание воды в мягких тканях тела двустворчатых моллюсков равно $82.5 \pm 0.4\%$ ($n=58$) (Виноградов, 1937). Поэтому при расчете сырой массы изучаемых моллюсков, когда авторы не приводили ее величину, мы принимали процентное содержание сухой массы в теле равное 17.5%.

Алимов (1975, 1981) на основании данных о дыхании 20 видов двустворчатых пресноводных моллюсков получил следующую аллометрическую зависимость между скоростью потребления кислорода и общей массой тела моллюсков, включающей раковину и мантийную жидкость. Автор выражал скорость потребления кислорода в мг O_2 /час, мы пересчитали ее в мВт и получили

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.368 \cdot M^{0.721}$$

Хотя константа k в этом случае равнялась 0.72, Алимов, как и многие другие авторы, считает, что допустимо принять ее для всех пойкилотермных животных равной 0.75, что мы и сделали в данной работе. В табл. 27 представлены данные о средней величине коэффициента a и критерия упорядоченности Cr в разных таксонах класса двустворчатых моллюсков.

Как следует из табл.27, расположение изученных отрядов в классе двустворчатых моллюсков следует располагать в следующей последовательности:

Taxodonta → Eulamellibranchia → Dysodonta

При определении критерия упорядоченности принимали, что моллюски умеренного пояса дышат в 1.66 раз сильнее, чем тропического. В этом случае получаем для класса двустворчатых моллюсков:

Т а б л и ц а 27.

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода \bar{Q}_{O_2} (мВт) при 20°C, a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr в разных таксонах класса **Bivalvia**

(Двустворчатые моллюски). N - число изученных видов, n - число измерений (Зотин, Зотин, 1998).

Таксон	M	\bar{Q}_{O_2}	N	n	a	Cr
Отряд Taxodonta	7.76	1.85	3	3	0.45	6.94
Сем. Solemyidae	9.89	1.75	1	1	0.31	4.94
Сем. Nuculanidae	6.69	1.91	2	2	0.52	7.99
Отряд Eulamellibranchia	6.35	2.80	34	47	0.54±0.06	8.41±0.99
Подотряд Schizodonta					0.36	5.61
Сем. Unionidae	5.20	1.49	13	20	0.33	5.14
Сем. Margaritiferidae			2	2	0.07	1.09
Подотряд Adapedonta					0.41	10.46
Сем. Mastridae	0.13	0.09	1	1	0.41	10.46
Подотряд Heterodonta					0.70	10.90
Сем. Sphaeriidae	0.11	0.12	3	5	0.65	10.08
Сем. Donacidae	0.15	0.10	2	2	0.42	10.83
Сем. Cardiidae	7.66	3.61	4	7	0.73	11.32
Сем. Dreissenidae	0.12	0.18	1	3	0.77	11.85
Сем. Corbiculidae	1.73	0.83	1	2	0.56	14.24
Сем. Myidae	26.17	15.9	2	2	1.00	15.41
Сем. Veneridae	32.30	14.7	2	2	1.10	16.98
Сем. Arcticidae	2.86	2.97	1	1	1.35	20.88
Отряд Dysodonta	6.48	3.04	13	28	0.76±0.11	12.94±1.70
Сем. Pectinidae	12.58	4.69	1	1	0.70	10.85
Сем. Mytilidae	5.85	2.81	10	25	0.77	12.59
Сем. Ostreidae	17.26	8.64	1	1	1.02	15.75

Класс **Bivalvia** $a=0.603\pm 0.032$; $Cr=10.64\pm 0.85$ (111)

Класс **Gastropoda** (Брюхоногие)

Данные о стандартном обмене брюхоногих моллюсков обобщены в работе Владимировой (1999), которой мы и будем придерживаться при изложении

материалов по дыханию представителей этого класса животных. Аллометрическая зависимость скорости потребления кислорода брюхоногих моллюсков на основании данных о дыхании 144 видов (n=259) от сырой массы тканей тела имеет вид (Владимирова, 1999):

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.689M^{0.76}$$

Полученный коэффициент $k=0.763\pm 0.155$ достоверно не отличается от принятого в данной работе $k=0.75$. Последний мы и использовали при расчете критериев упорядоченности для различных отрядов и семейств брюхоногих (табл.28) по данным, приводимым Владимировой.

Т а б л и ц а 28.

Коэффициент a (мВт/г) (Владимирова, 1999) и критерий упорядоченности Cr у представителей класса **Gastropoda** (Брюхоногие). N - число изученных видов, n - число измерений.

Таксоны	a	N	n	Cr
Подкласс Pulmonata	0.689±0.055	48	82	13.23±1.23
Отряд Basommatophora	0.616±0.058	30	61	11.57±1.42
Сем. Acroloxidae	0.467	1	3	6.82
Сем. Ancyliidae	0.431±0.048	2	5	6.87±0.41
Сем. Physidae	0.388	3	3	7.30
Сем. Amphibolidae	0.596	2	3	9.93
Сем. Siphonariidae	0.518±0.137	4	5	10.22±2.29
Сем. Lymnaeidae	0.791±0.060	7	17	12.62±0.91
Сем. Planorbidae	0.615±0.139	9	23	13.16±3.61
Сем. Bulinidae	0.608	2	2	15.43
Отряд Stylommatophora	0.982±0.122	18	21	18.07±2.16
Сем. Succineidae	0.43	1	1	6.58
Сем. Philomycidae	0.426	1	1	11.24
Сем. Bulimulidae	0.562	2	2	14.68
Сем. Limacadae	0.710±0.133	5	5	15.10±4.61
Сем. Ceriidae	0.646	1	1	16.77
Сем. Helicidae	0.793	3	4	18.08

Сем. Arionidae	1.228	2	3	19.67
Сем. Bradybaenidae	1.427	3	4	27.20
Подкласс Prosobranchia	0.660±0.036	79	158	14.02±0.92
Отряд Archaeogastropoda	0.571±0.039	29	52	12.29±0.94
Сем. Haliotidae	0.320	1	1	8.77
Сем. Neritidae	0.438±0.090	8	12	10.32±2.29
Сем. Acmaeidae	0.518±0.159	4	5	11.55±3.69
Сем. Patellidae	0.616±0.057	8	19	12.99±1.63
Сем. Trochidae	0.655±0.067	8	15	13.47±1.34
Отряд Megogastropoda	0.650±0.054	36	72	13.35±1.33
Сем. Hydrobiidae	0.262	1	3	3.82
Сем. Potamididae	0.277	2	2	7.27
Сем. Calyptraeidae	0.300	2	3	7.61
Сем. Melanopsidae	0.524	1	1	8.06
Сем. Naticidae	0.490	3	3	9.67
Сем. Lacunidae	0.742	1	1	10.82
Сем. Littorinidae	0.582±0.060	11	28	11.59±1.49
Сем. Planaxidae	0.476	1	1	12.07
Сем. Ampullariidae	0.580±0.064	7	15	12.98±1.83
Сем. Valvatidae	0.921±0.236	2	5	13.65±3.51
Сем. Viviparidae	1.115±0.299	3	8	24.10±8.26
Сем. Cerithidae	1.429	1	1	36.43
Сем. Pyramidellidae	1.399	1	1	37.39
Отряд Neogastropoda	0.817±0.104	14	34	18.09±2.84
Сем. Melongenidae	0.290	1	2	8.08
Сем. Buccinidae	0.659	1	1	10.30
Сем. Muricidae	0.553±0.072	8	19	10.35±1.47
Сем. Nassariidae	1.335±0.198	4	12	32.67±5.73
Подкласс Opisthobranchia	0.926±0.114	17	19	15.22±2.05
Отряд Gymnosomata	0.687±0.159	8	8	10.40±2.34
Сем. Polyceratidae	0.492	4	4	7.42

Сем. Lamellidorididae	0.620	2	2	9.31
Сем. Archidorididae	0.592	1	1	9.74
Сем. Goniidorididae	1.698	1	1	25.17
Отряд Sacoglossa	0.980	3	3	14.27
Сем. Elysiidae	0.378	1	1	5.47
Сем. Stiligeridae	1.281	2	2	18.67
Отряд Nudibranchia	1.154±0.231	5	6	17.21±3.50
Сем. Dendronotidae	0.696	1	2	10.90
Сем. Tergipedidae	0.937	2	2	13.03
Сем. Aeolidiidae	1.697	1	1	26.08
Сем. Glaucidae	1.962	1	1	29.30
Отряд Cephalaspidea	1.118	1	2	29.95
Сем. Aglajidae	1.118	1	2	29.95

Критерии упорядоченности вычислены с учетом того, что содержание воды в мягких тканях брюхоногих моллюсков равно $80.7 \pm 1,4\%$ ($n=19$) (Виноградов, 1937). Принималось также, что дыхание видов, живущих в умеренном поясе выше, чем тропических ($a_y/a_T=1.66$).

Расположение отрядов и семейств в табл.28 дано в соответствии с величиной критерия упорядоченности. Оно практически совпадает с макросистематикой по энергетическому обмену, приводимой в работе Владимировой (1999). Конечно, из-за малочисленности наблюдений о дыхании брюхоногих еще рано судить о правильности макросистематики, представленной в табл.28. Более точно об этом можно будет говорить после накопления дополнительных данных о дыхании и экологии брюхоногих моллюсков. Пока же расположение подклассов и отрядов внутри подклассов можно представить себе следующим образом:

Подкласс Pulmonata:

Basommatophora → Stylommatophora

Подкласс Prosobranchia:

Archaeogastropoda → Megogastropoda → Neogastropoda

Подкласс Opisthobranchia:

**Gymnosomata → Sacoglossa → Nudibranchia →
→ Cephalaspidae**

В целом для класса брюхоногих моллюсков имеем:

Класс **Gastropoda** $a=0.685\pm 0.032$; $Cr=13.86\pm 0.70$ (112)

Класс **Cephalopoda** (Головоногие)

Головоногие моллюски выделяются среди всех моллюсков и беспозвоночных совершенством строения, поведения и образа жизни (Акимушкин, 1968). Многие из них обладают хорошо развитыми органами чувств (особенно совершенными органами зрения) и нервной системой. Устройство глаз поражает сложностью, а величина оптической области мозга и сам головной мозг - своими размерами (Maddock, Young, 1987). У многих головоногих легко вырабатываются стойкие условные рефлексы, они легко приручаются и дрессируются (Wells, 1966; Акимушкин, 1968).

Этому соответствует и высокий уровень сопоставимого стандартного обмена - величина коэффициента a из соотношения (46). В табл.29 представлены данные разных авторов о стандартном обмене и критерии упорядоченности некоторых видов головоногих моллюсков и

Т а б л и ц а 29.

Масса тела M (г), интенсивность потребления кислорода \bar{q}_{O_2} (мл O_2 /г·час), a (мВт/г) и критерий упорядоченности Cr у представителей класса **Cephalopoda** (Головоногие)

<u>Виды</u>	M	\bar{q}_{O_2}	t°	Авторы	a	Cr
Подкласс Tetrabranchia					1.03	27.6
<i>Отряд Nautilida</i>					1.03	27.6
Nautilus pompilus	500	0.030	17	(1)*	1.03	27.5
	518	0.027	17	(2)	0.93	24.9
	518	0.065	25	(2)	1.14	30.4
	497	0.028	16	(3)	1.03	27.5
Подкласс Dibranchia					4.83±0.50	107.57± 9.95
Отряд Ostopoda					1.87±0.16	50.08± 4.25

<i>Octopus briareus</i>	345	0.042	20	(4)	1.01	27.0
<i>O. cyanea</i>	326	0.097	25	(4)	1.51	40.4
	1783	0.082	25	(5)	1.95	52.3
<i>O. dofleini</i>	9800	0.024	11	(1)	2.95	79.0
	10300	0.014	11	(6)	1.63	43.6
	9487	0.023	11	(7)	2.65	71.0
<i>O. maya</i>	80	0.146	24.7	(24)	1.65	44.1
<i>O. vulgaris</i>	2300	0.043	15.5	(4)	2.44	65.3
	280	0.067	25	(4)	1.00	26.9
	1033	0.091	22,5	(3)	2.34	62.7
	1297	0.046	21	(8)	1.41	37.8
	1300	0.069	19.5	(9)	2.33	62.5
	703	0.070	22	(10)	1.70	45.6
	793	0.064	21	(23)	1.60	42.8
Отряд Decapoda					6.63±0.50	142.57± 10.33
Подотряд Myopsida					5.26	140.87
<i>Lolliyuncula brevis</i>	13.4	0.764	28.5	(22)	3.97	106.3
	13.4	0.410	14.5	(22)	7.10	190.0
	40.0	0.483	24.3	(24)	4.72	126.3
Подотряд Oegopsida					6.84±0.55	142.82± 11.49
<i>Illex illecebrosus</i>	400	0.202	15	(11)	7.74	124.8
	100	0.178	13	(12)	5.72	92.3
	100	0.195	11	(13)	7.27	117.0
	100	0.228	15	(14)	6.18	99.9
	135	0.104	7	(14)	6.01	96.9
<i>Loligo forbest</i>	856	0.146	11	(15)	9.50	153.3
<i>L. opalesiens</i>	41	0.254	14	(16)	6.00	96.8
	40	0.230	15	(14)	4.96	80.0
<i>L. pealei</i>	95	0.247	23	(1)	8.13	131.2
	100	0.183	20	(14)	5.80	93.6
<i>Sthenoteuthis oulaniensis</i>	78.8	0.96	28	(9)	8.12	217.4
	750	0.348	29.5	(17)	2.10	56.2

	150	0.533	27	(18)	5.76	154.4
<i>S. pteropus</i>	139.3	0.209	18	(19)	4.76	127.6
	152.4	0.560	28	(13)	5.58	149.5
	100	0.141	10	(13)	5.84	156.6
	150	0.629	27	(20)	6.81	182.2
	331	0.508	28	(21)	6.15	164.6
<i>Thysanotenthes rhombus</i>	265	0.540	27	(21)	6.73	180.2
<i>Todorodes sagitatus</i>	36.9	0.585	18.5	(9)	9.14	244.7

*(1) Johansen et al., 1978; (2) Redmond et al., 1978; (3) Wells, Wells, 1985; (4) Borer, Lane, 1971; (5) Maginnis, Wells, 1969; (6) Johansen, Lenfant, 1966; (7) Johansen, 1965; (8) Wells, Wells, 1983; (9) Аболмасова, 1978; (10) Houlihan et al., 1982; (11) Webber, O'Dor, 1986; (12) De Mont, O'Dor, 1984; (13) Аболмасова, Белокопытин, 1987; (14) Аболмасова и др., 1990; (15) Boudier-Rodoni, Mangold, 1989; (16) O'Dor, 1982; (17) Шульман и др., 1983; (18) Аболмасова, 1985; (19) Аболмасова, Столбов, 1991; (20) Аболмасова, Муравская, 1985; (21) Белокопытин, 1982; (22) Wells et al., 1988; (23) Wells et al. 1983; (24) Sagawa, Hanlon, 1988.

вычисленные на основании этих данных величины для подклассов, отрядов и подотрядов. Большинство головоногих, в отличие от других моллюсков, практически не имеют раковины, кроме представителей класса Nautiliformes: например, у *Nautilus pompilus* масса мягких частей тела составляет 518 г, а масса раковины 267 г (Redmond et al., 1978). В этом случае мы рассчитывали скорость потребления кислорода на единицу сырой массы мягких частей тела так же, как для всех остальных представителей типа моллюсков. Головоногие они имеют наивысший уровень стандартного обмена (особенно в отряде Decapoda) (табл.29) среди беспозвоночных животных. К ним приближаются по этому показателю только представители класса насекомых из типа членистоногих (см. табл.23,24).

То же самое относится, естественно, к критерию упорядоченности. Мы приняли, что содержание воды в теле головоногих равно $77.8 \pm 2.2\%$ ($n=7$) (Виноградов, 1937) и критерий упорядоченности вычисляли с помощью формулы (79). Принималось также, что у головоногих моллюсков умеренной географической зоны стандартный обмен выше тропических животных в 1.66 раза. Исходя из этого, для тропических головоногих вводилась соответствующая поправка.

Критерии упорядоченности для разных видов головоногих, рассчитанные с учетом этих замечаний, представлены в табл.29. В соответствии с данными о

критерии упорядоченности расположение изученных отрядов головоногих моллюсков должно быть следующее:

Nautiliformes → **Octopoda** → **Decapoda** (Кальмары) →
→ **Decapoda** (Каракатицы)

Учитывая, что данных по энергетическому обмену отдельных отрядов головоногих моллюсков еще слишком мало (табл. 29), следует считать, что эта схема является предварительной, как и средние данные о коэффициенте a и критерии упорядоченности в отдельных отрядах. В целом же о стандартном обмене и критерии упорядоченности класса головоногих ($n=41$) мы можем говорить более уверенно, и они равны:

Класс **Cephalopoda** $a=4.46\pm 0.48$; $Cr=99.77\pm 9.72$ (113)

Подводя итоги, следует прежде всего отметить, что представители головоногих моллюсков резко отличаются по энергетическому обмену и по критерию упорядоченности (впрочем и по многим другим признакам) от представителей остальных классов типа моллюсков. Было бы поэтому разумным указать, исходя из данных, приводимых в табл.26-28 и на рис.22, коэффициент a и критерий упорядоченности для всего типа моллюсков без учета данных о головоногих моллюсках: $a= 0.670$, $Cr=12,90$ ($n=359$). В этом случае в макросистематике животных тип моллюсков должен был бы предшествовать членистоногим. Но в типе членистоногих, так же как в типе моллюсков, выделяется один класс - класс насекомых, без учета которого критерий упорядоченности членистоногих мало отличается от моллюсков. Если же принять во внимание значение коэффициента a и критерий упорядоченности головоногих, то оба этих показателя превышают у моллюсков членистоногих

Тип Mollusca	$a=1.06$;	$Cr=21.03$	
без Cephalopoda	$a=0.670$;	$Cr=12.10$	(114)
Класс Cephalopoda	$a=4.46$;	$Cr=99.77$	

Исходя из данных о критерии упорядоченности, расположение изученных классов в типе моллюсков должно быть следующее:

Bivalvia→ Gastropoda→ Loricata→ Cephalopoda

Тип **Echinodermata** (Иглокожие)

Работ, в которых изучалась скорость потребления кислорода взрослыми формами иглокожих сравнительно немного. Больше других в этом отношении сделали Вебстер (Webster, 1975) и Рябушко (1978, 1992).

Пересчет данных Рябушко о зависимости дыхания от температуры в типе Echinodermata показал, что в относительном выражении она равна

$$\bar{Q}_{\%} = 100 \cdot \exp[0.082 \cdot (t^{\circ} - 20)],$$

т.е. она мало отличается от зависимостей, полученных для других животных. Исходя из этого мы, как и в случае других пойкилотермных животных, при приведении стандартного обмена иглокожих к температуре 20°C будем использовать формулу (69).

Зависимость скорости потребления кислорода при 20°C от массы тела иглокожих в логарифмической шкале координат представлена на рис.23. Имеет место типичная аллометрическая зависимость. Согласно вычислениям Рябушко (1992) эта зависимость выражается формулой

$$\bar{Q} = 0.18 \cdot M^{0.80},$$

т.е. коэффициент $k = 0.80$. Мы определили эту зависимость для всего типа иглокожих, опираясь на данные разных авторов, приводимых на рис.23 и в табл.30, и получили ее в следующем виде:

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.35M^{0.62},$$

т.е. коэффициент $k=0.619 \pm 0.146$. Эта величина достоверно не отличается от константы Хемингсена. При расчетах коэффициента a и критерия упорядоченности Cr мы будем использовать для иглокожих принятый нами для всех животных коэффициент $k=0.75$ [табл.30,31, формула (115)].

При определении критерия упорядоченности, как отмечалось, важно также знание содержания воды в теле животных. У взрослых иглокожих оно равно в среднем (по данным Виноградова, 1937; Рябушко, 1978; Smith, 1983; Hopcroft et al., 1985; Рябушко и Проппа, 1985; Sisak, Sander, 1985; Warnock, Liddell, 1985): в классе морских звезд 70.9% (N=10), морских ежей 71.5% (N=8), морских лилий 61.4% (N=3), голотурий 89.2% (N=7) и офиур 62.5% (N=4). Все иглокожие относятся к водным животным, для которых мы приняли эталонное содержание воды в теле равным 86.5%, т.е. для расчета коэффициента a' , казалось бы, следовало использовать формулу (78) или (79). Но в случае иглокожих это не так. Они относятся к донным животным, защищенным довольно мощным скелетом в виде панциря и иголок у морских ежей и сильно заизвествленным кожаным покровом у морских звезд и офиур. Поэтому правильной использовать не формулу (78) или (79), а (76) или (77).

Наконец, при определении критерия упорядоченности мы учли температурную адаптацию, принимая, что у иглокожих, как и других животных, дыхание животных умеренного и арктических поясов в 1.66 выше животных тропических поясов.

С учетом этих замечаний мы получили следующие величины коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для разных видов и классов иглокожих (табл.30).

Таблица 30.

Масса тела M (г), интенсивность потребления кислорода \bar{q}_{O_2} (мл O_2 /г·ч) при $t^{\circ}C$, коэффициент a (мВт/г) при $20^{\circ}C$ и критерий упорядоченности Cr у представителей тип **Echinodermata** (Иглокожие)

Виды	M	\bar{q}_{O_2}	$t^{\circ}C$	Авторы	a	Cr
Класс Echinoidea						
<i>Allocentropus fragilis</i>	70	0.0105	20	(12)*	0.170	4.42
	50.4	0.00517	8	(5)	0.214	5.54
<i>Arbatus cordatus</i>	9.3	0.0121	9	(29)	0.302	4.71
<i>A. lixula</i>	80	0.0213	25	(7)	0.233	6.05
<i>A. punctulata</i>		0.016	20	(13)	0.268	4.19

<i>Borellia viridis</i>	9.2	0.0104	22	(14)	0.086	2.23
<i>Cassidulus caribbearum</i>	4.4	0.0175	28	(30)	0.072	1.87
<i>Goniocidaris umbraculum</i>	12.1	0.004	13	(5)	0.076	1.97
<i>Echinometra lucunter</i>	3.1	0.0133	28	(5)	0.050	1.30
<i>E. mathaei</i>	28	0.0047	23	(5)	0.047	1.22
<i>Eucidaris tribuloides</i>	4	0.114	20	(15)	0.904	23.46
<i>Evechinus chloroticus</i>	760	0.0054	13	(5)	0.289	7.49
<i>Lytechinus anamesus</i>	3.7	0.0149	16	(5)	0.163	4.22
<i>Maretia planulata</i>	10.8	0.0149	27	(6)	0.083	2.16
<i>Paracentrotus lividus</i>	80	0.0102	25	(7)	0.112	2.90
<i>Sphuerichinus gronularis</i>	80	0.00819	25	(7)	0.090	2.33
<i>Stereichinus neumayeri</i>	71.6	0.0035	1	(8)	0.287	4.49
<i>Strongylocentrotus</i>	70	0.0281	16	(16)	0.456	7.13
<i>droebachiensis</i>	40	0.0120	10	(17)	0.395	6.17
	40	0.0203	20	(17)	0.286	4.47
	29	0.0139	10	(17)	0.423	6.61
	29	0.0234	20	(17)	0.305	4.76
	116	0.00836	8.5	(1)	0.398	6.21
<i>St. franciscanus</i>	360	0.0088	20	(12)	0.215	5.57
	44.7	0.00672	13	(5)	0.177	4.59
<i>St. intermedius</i>	100	0.0156	20	(18)	0.277	4.32
	165	0.0103	21.5	(1)	0.183	2.86
<i>St. nudus</i>	160	0.0153	20.8	(1)	0.305	4.77
<i>St. purpuratus</i>	10	0.0316	15	(4)	0.484	12.55
	17.5	0.0285	13	(19)	0.592	15.36
	97	0.0153	20	(12)	0.269	6.99
	97	0.0130	21	(20)	0.204	5.28
	55	0.0080	13	(5)	0.222	5.75
	86.5	0.00642	13	(21)	0.198	5.14
<i>Toxopneustes chlorocanthus</i>	49.9	0.0136	26	(6)	0.122	3.15

<i>Triphenstes ventricosus</i>	150	0.0224	28.5	(22)	0.214	5.55
<i>Tripneustes esculentus</i>	5.2	0.0156	28	(5)	0.067	1.04
Класс Asteroidea						
<i>Aphelasterias japjnica</i>	116	0.0243	21.5	(1)	0.394	6.17
<i>Asterias forbesii</i>	14	0.074	25	(2)	0.524	8.21
<i>A. gibbosa</i>	0.3	0.0656	20	(3)	0.272	4.27
<i>A. rubens</i>	345	0.024	15	(4)	0.885	13.86
	345	0.0125	8.8	(1)	0.781	12.23
<i>Astropecten aramtus</i>	27.1	0.0174	16	(5)	0.312	8.12
<i>Coscinasterias calamaria</i>	57	0.0098	13	(5)	0.274	4.30
<i>Dermasterias imbricata</i>	23.5	0.0075	13	(5)	0.168	4.37
<i>Echinaster luzonicus</i>	23.7	0.0164	27	(6)	0.112	2.91
<i>E. sepositus</i>	80	0.0140	25	(7)	0.153	3.98
<i>Heliaster kubiniji</i>	106.2	0.0178	16	(5)	0.450	11.70
<i>Leptasterias aequalis</i>	1.5	0.0268	13	(5)	0.302	7.84
<i>Linkia laevigata</i>	100.3	0.0022	23	(5)	0.0302	0.78
<i>Mediaster aequalis</i>	15.3	0.0153	13	(5)	0.307	7.99
<i>Odontaster validus</i>	18.5	0.0049	1	(8)	0.286	4.48
<i>Orthasterias columbians</i>	20.8	0.0254	13	(5)	0.551	14.33
<i>Patiria miniata</i>	11.6	0.0105	13	(5)	0.197	5.11
<i>P. pectinifera</i>	45	0.0118	21	(1)	0.158	2.48
<i>Pentagonaster pulchellus</i>	12	0.0038	13	(5)	0.0718	1.86
<i>Pisaster brevispinus</i>	19.9	0.0123	13	(5)	0.264	6.87
<i>P. giganteus</i>	1.3	0.0254	13	(5)	0.276	7.16
<i>Pteraster tasselatus</i>	237	0.00832	12	(9)	0.361	5.65
<i>Pycnopodia helianthoides</i>	26.2	0.0098	13	(5)	0.226	5.87
<i>Zoroaster evermahni</i>	52.9	0.0056	8	(5)	0.235	6.10
Класс Holothuroidea						
<i>Cucumaria frondosa</i>	4.47	0.0997	10	(23)	0.977	14.45
<i>Eupentacta quinquesemita</i>	5.5	0.0175	13	(5)	0.272	6.68

<i>Holothuria glaberrima</i>	30	0.0205	27	(24)	0.148	3.64
<i>H. polii</i>	80	0.0115	25	(12)	0.125	3.09
<i>H. tubulosa</i>	50	0.0057	15	(25)	0.130	3.19
<i>Leptosynapta inhaerens</i>	2.4	0.0139	13	(5)	0.176	4.32
<i>Parastichopus californicus</i>	27.3	0.0192	13	(5)	0.466	10.95
<i>Psolus fabricii</i>	80	0.0076	10	(25)	0.299	4.42
<i>Sclerodactyla briareus</i>	4.20	0.0899	10	(13)	0.867	12.82
<i>Scotoplanes globosa</i>	8.42	0.0043	3	(11)	0.179	4.39
<i>Stichopus chloronotus</i>	22.6	0.0191	29.5	(6)	0.104	2.55
<i>S. japonicus</i>	80	0.0127	26	(26)	0.128	1.88
<i>S. mollis</i>	133	0.00437	12	(27)	0.164	4.02
	133	0.00865	14	(27)	0.274	4.06
<i>Thyone briareus</i>	10	0.0135	22	(25)	0.114	2.79
Класс Ophiuroidea						
<i>Amphiodia occidentalis</i>	0.75	0.003	13	(5)	0.028	0.76
<i>Ophiactis resilius</i>	0.5	0.030	20	(10)	0.142	2.29
<i>Ophiocoma scolopendrina</i>	12.8	0.0165	26.5	(6)	0.101	2.70
<i>Ophonereis fasciata</i>	2	0.090	20	(10)	0.600	9.70
<i>Ophiophthalmus normani</i>	0.69	0.0344	3	(11)	0.746	11.03
<i>Ophiopteris antipodum</i>	5	0.100	20	(10)	0.839	13.56
Класс Crinoidea						
<i>Antedon bifida</i>	1.34	0.050	8	(28)	0.839	13.62
	1.34	0.110	18	(28)	0.785	12.74
<i>Antedon bifida</i>	0.9	0.083	10	(28)	1.060	17.21
	0.9	0.163	17	(28)	1.147	18.63
<i>A. petasus</i>	2.2	0.0476	8	(28)	0.902	14.64
	2.2	0.0724	12	(28)	0.977	15.86
	2.2	0.0933	14	(28)	1.059	17.16
<i>Florometra serratissima</i>	4.5	0.0267	8	(5)	0.605	16.29
	5.5	0.0294	10.7	(28)	0.557	15.00

<i>Himerometra magnipinna</i>	12.7	0.0329	26.5	(6)	0.200	5.39
<i>Nemaster rubiginosa</i>	4.8	0.0871	27	(28)	0.399	10.74
	4.8	0.110	30	(28)	0.389	10.49

* (1) Рябушко, 1978; (2) Maloeuf, 1937; (3) Leclerc, Angarde, 1970; (4)

Farmanfarmaian, 1966; (5) Webster, 1975; (6) Рябушко, Пропп, 1985; (7)

Houlihan, Duthie, 1981; (8) Belman, Giese, 1974; (9) Johansen, Petersen, 1971 (10)

Pentreath, 1971; (11) Smith, 1983; (12) Ulbricht, Pritchard, 1972; (13) Boolootian,

Cantor, 1965; (14) Brafield, 1968; (15) McPherson, 1968; (16) Steen, 1965; (17)

Percy, 1972; (18) Бергман, 1971; (19) Giese et al., 1966; (20) Ulbricht, 1973b; (21)

Webster, Giese, 1975; (22) Lilly, 1979; (23) Brown, Schick, 1979; (24) Sisak, Sander,

1985; (25) Hopcroft et al., 1985; (26) Жакин, 1982; (27) Robertson, 1972; (28)

Warnock, Liddell, 1985; (29) Magniez, Feral, 1988; (30) Gladfelter, 1978.

При расположении классов в макросистематике иглокожих в соответствии с критерием упорядоченности вычисляли средние величины этого критерия, учитывая содержание воды в теле и климатическую зону, в которой живет каждый изученный вид. Полученные средние величины коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для 5 классов типа иглокожих представлены в табл.31. Конечно, требуется еще значительная работа по уточнению коэффициента a и критерия упорядоченности в разных классах иглокожих, но, учитывая известные на данный момент данные можно располагать эти классы в следующей последовательности

Echinoidea → *Asteroidea* → *Holothuroidea* →
→ *Ophiuroidea* → *Crinoidea*

Т а б л и ц а 31.

Коэффициент a и критерий упорядоченности Cr для разных классов типа **Echinodermata**. По данным, представленным в табл.30. N - число изученных видов.

Класс	a	Cr	N
Echinoidea (Морские ежи)	0.249±0.029	5.37±0.06	24
Asteroidea (Морские звезды)	0.310±0.045	6.53±0.08	23

Holothuroidea (Голотурии)	0.367±0.133	7.25±0.19	14
Ophiuroidea (Офиуры)	0.409±0.147	8.17±0.46	6
Crinoidea (Морские лилии)	0.677±0.046	13.98±0.16	5

При оценке макросистематики иглокожих по критерию упорядоченности (табл.31) следует учитывать, что, хотя такой автор как Вебстер (Webster, 1975), много сделал для определения дыхания разных видов иглокожих, приводимые им данные о потреблении кислорода в некоторых случаях явно занижены (табл.30). Это заметно снижает средние величины для класса офиур, морских ежей и звезд (табл.31). Наоборот, данные некоторых других авторов заметно завышены (Brown, Schick, 1979; Smith, 1983), особенно данные Ямагучи (Yamaguchi, 1974), проведенные на морской звезде *Acanthaster planci* (настолько завышены, что мы не сочли возможным включить их в табл.30). Все это показывает насколько ненадежна еще макросистематика иглокожих, основанная на критерии упорядоченности (табл.31).

Для типа иглокожих в целом коэффициент a и критерий упорядоченности Cr равны:

Тип **Echinodermata** $a=0.356\pm 0.035$; $Cr=7.25\pm 0.03$ (115)

Тип **Chaetognatha** (Щетинкочелюстные)

Мы нашли для типа щетинкочелюстных данные только для одного рода *Sagitta* (Табл.32). Поэтому приведенные значения коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для этого типа животных следует считать только предварительными.

Содержание воды в теле взрослых щетинкочелюстных (по материалам Виноградова, 1937, Ikeda, 1970 и Ивлевой, 1981) равно $91.3\pm 0.9\%$ ($N=15$, $n=17$). Приведение скорости потребления кислорода к 20°C мы проводили по формуле (69), а коэффициента a' - по формуле (77). В табл.32 приведены данные о стандартном обмене 5 видов рода *Sagitta* и расчет коэффициента a и критерия упорядоченности для этих видов.

Масса тела $M(r)$, \bar{q}_{O_2} () - интенсивность потребления

кислорода при $t^\circ\text{C}$, коэффициент a при 20°C и критерий упорядоченности Cr у представителей типа **Chaetognatha**.

Виды	M	\bar{q}_{O_2}	$t^\circ\text{C}$	Авторы	a	Cr
<i>Sagitta elegans</i>	0.00188	0.350	30	(1)*	0.310	7.76
<i>S. enflata</i>	0.00188	0.350	30	(1)	0.310	7.76
<i>S. hispida</i>	0.000693	0.721	26	(2)	0.393	9.86
<i>S. robusta</i>	0.00978	0.720	29	(1)	0.591	14.82
<i>S. setosa</i>	0.00190	0.455	20	(3)	0.533	13.36
<i>Sagitta</i> sp.	0.00048	0.188	15	(4)	0.237	3.59

* (1) Ikeda, 1970; (2) Reeve et al.1970; (3) Павлова, 1968; (4) Nival et al., 1972.

Для типа щетинкочелюстных по данным, приведенным в табл.32, имеем:

Тип **Chaetognatha** $a=0.351\pm 0.075$; $Cr=9.52\pm 0.34$ (116)

Тип **Tunicata** (Оболочники)

Оболочники очень сложная группа животных, претерпевающая в ходе индивидуального развития значительные изменения и упрощения. Взрослые формы этих водных животных иногда образуют огромные скопления и колонии в океане (Виноградова, 1968). Считается, что оболочники путем упрощения произошли от каких-либо форм, близких к позвоночным животным. Не удивительно, поэтому, как будет показано ниже, что представители этого типа животных (в основном из отряда сальп) обладают довольно низкой интенсивностью дыхания и сравнительно небольшим критерием упорядоченности (табл.33). Этот вывод, однако, нельзя считать достаточно обоснованным, так как в литературе имеется слишком мало данных о дыхании оболочников и те достаточно противоречивы.

Основная сложность при обсуждении стандартного обмена оболочников (сальп) состоит в том, что данных мало и авторы в некоторых случаях приводят только сухую массу, не приводя данных о сырой массе (Rajagopal, 1962; Nival et al., 1972). В этом случае приходится делать перерасчет с учетом содержания

воды в теле взрослых оболочников, полученного другими авторами и на других видах. В основном мы использовали данные о содержании воды, приводимые Виноградовым (1937): для класса *Ascidiae* - 94.2% (n=4), для класса *Salpae* 95.0% (n=2). При расчете коэффициента a' для критерия упорядоченности мы использовали формулу (79), так как слизистая оболочка оболочников содержит слишком много воды. Учитывалось также то, что большинство оболочников являются теплолюбивыми формами, т.е. их можно считать обитателями тропического или субтропического поясов.

В табл.33 представлены известные нам данные о дыхании 7 видов оболочников. Нет, конечно, полной уверенности, что приведенные данные справедливы.

Т а б л и ц а 33.

Масса тела M (г), интенсивность потребления кислорода \bar{q}_{O_2} (мл O_2 /г·ч) при $t^\circ C$, коэффициент a (мВт/г) при $20^\circ C$ и критерий упорядоченности Cr у представителей тип *Tunicata* (Оболочники).

Виды	M	\bar{q}_{O_2}	$t^\circ C$	Авторы	a	Cr
Класс <i>Ascidiae</i>						
<i>Pyrosoma atlanticus</i>	0.211	0.0119	15	(1)	0.045	1.19
<i>Styela plicata</i>	30	0.476	19.5	(5)	0.208	5.46
Класс <i>Salpae</i>						
<i>Doliolum nationalis</i>	0.000626	0.230	15	(1)	0.311	8.25
<i>Salpa democratica</i>	1.12	0.0128	15.4	(4)	0.108	2.88
<i>S. fusiformis</i>	1.6	0.0308	10	(2)	0.454	12.05
<i>S. maxima</i>	1.57	0.0145	15	(1)	0.139	3.69
	59.2	0.0060	15.4	(4)	0.137	3.64
<i>Thalia democratica</i>	0.0215	0.186	30	(3)	0.171	4.52
	0.00514	0.370	29	(3)	0.258	6.86
	1.00	0.020	15.4	(4)	0.171	4.33

* Цитированные авторы: (1) Nival et al., 1972; (2) Trueman et al., 1984; (3) Ikeda, 1970; (4) Аболмасова, 1978; (5) Fisher, 1976.

Согласно с табл. 33 имеем для оболочников:

Тип **Tunicata** $a=0.200\pm 0.078$, $Cr=5.29\pm 0.39$ (117)

Эти цифры мы можем принять для представителей типа оболочников лишь с большими оговорками и не только из-за малочисленности данных, но и из-за их противоречивости.

Глава 3. Стандартный обмен и критерий упорядоченности у ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Класс **Amphioxii** (Ланцетники)

Ланцетники, по мнению зоологов, являются наиболее древними животными в типе позвоночных. Исходя из этого, было бы желательным иметь как можно больше доброкачественных данных о стандартном обмене этих животных. К сожалению, это не так. Нам известны только четыре работы, в которых приводятся данные о стандартном обмене ланцетника *Branchiostoma lanceolatum* (Ивлев, 1961; Courtney, Newell, 1965; Ивлева, Попенкина, 1968, Ивлева, 1981). В трех последних работах приводятся сухая, но не сырая масса тела ланцетников, поэтому для расчета стандартного обмена мы использовали данные о содержании воды в теле ланцетников равной 78.5% (Виноградов, 1937). Расчет по данным указанных авторов показывает, что для *Branchiostoma lanceolatum* $a=0.352$, $Cr=5.37$ (Courtney, Newell, 1965), $a=0.258$, $Cr=3.94$ (Ивлева, Попенченко, 1969) и $a=0.301$, $Cr=6.84$ (Ивлева, 1981). С другой стороны, расчет по данным Ивлева (1961) показывает, что для этого вида ланцетника $a=1.375$, $Cr=20.98$. В целом без учета данных Ивлева имеем предварительные величины

Класс **Amphioxii** $a=0.304$; $Cr=5.38$ (118)

Очевидно, что предстоит еще большая работа для того, чтобы получить правильные величины a и Cr для класса Amphioxii.

Рыбы

В состав этой группы в соответствии с принятой в настоящее время классификацией рыб (Решетников и др., 1989), мы включили четыре класса: Cephalaspidomorphi (Миноги), Muxini (Миксинообразные), Chondrichthyes (Хрящевые рыбы) и Osteichthyes (Костные рыбы).

Основная трудность изучения стандартного обмена у рыб, помимо всего прочего, связана с тем, что разные рыбы обладают разной степенью подвижности и при измерении скорости потребления кислорода рыбами исследователи сталкиваются с разной величиной вклада активного обмена в получаемую величину стандартного обмена. Избежать этой неточности очень трудно, поэтому во многих случаях мы имеем дело не со стандартным, а активным обменом, что приводит к завышению величины коэффициента a . Чтобы снизить величину ошибки при определении этого коэффициента можно было бы для активно плавающих рыб ввести поправку на активный обмен. Для этого можно было бы определять у рыб не стандартный, а "основной" обмен - обмен у неподвижных или наркотизированных рыб (Винберг, 1956). Оказалось, что чем больше подвижность рыб во время опыта, тем больше отличие стандартного обмена у нормальных и наркотизированных рыб: у разных видов рыб в зависимости от их подвижности "основной" обмен составляет от 40 до 100% от стандартного (Белокопытин, 1973). Следовательно, для внесения поправки необходимо иметь данные о дыхании неподвижных или наркотизированных рыб. Таких данных в литературе слишком мало, поэтому мы не можем учитывать это обстоятельство в своих расчетах, что, конечно, делает весьма условным приводимую нами классификацию рыб по стандартному обмену.

Следующая неточность связана с отсутствием достоверных данных о содержании воды в теле рыб. В сводке Виноградова (1937) приводятся многочисленные измерения содержания воды в теле рыб, но речь идет только о мягких частях тела. Поэтому при вычислении критерия упорядоченности у рыб,

как и у других позвоночных животных, мы приняли, содержание воды в теле равным 70%.

Данных о стандартном обмене рыб накопилось в литературе довольно много. Они обобщены в монографии Винберга (1956), где приведены данные о массе тела и скорости потребления кислорода 106 видов рыб ($n=350$) и в статье Озернюка и Булгаковой (1997) - 178 видов рыб ($n=232$). К сожалению монография Г.Г.Винберга написана слишком давно и в ней, естественно, не учтены работы последних 40 лет. В статье Озернюка и Булгаковой отражены более новые работы, но в ней не приведены данные о массе тела рыб, что не позволило нам пересчитать приводимые в этой работе величины коэффициента a с помощью принятого в данной монографии коэффициента $k=0.75$ (авторы приняли для своих расчетов $k=0.87$). Нам пришлось поэтому самим собрать данные о стандартном обмене рыб. Всего нами использованы данные о стандартном обмене 236 видов рыб ($n=475$).

При расположении и наименовании разных таксонов рыб мы использовали работы Расса (1971), а также Решетникова и др.(1989).

Классы Мухини (Миксинообразные) и Cephalaspidomorphi (Миноги).

Согласно расчетам Винберга (1956) аллометрическая зависимость скорости потребления кислорода от массы тела при 20⁰С у круглоротых ($N=4$), так же, как и костных рыб, имеет вид

$$\bar{Q}_{O_2} = 1.60 \cdot M^{0.81}$$

(здесь, как и везде мы выражаем коэффициент a в мВт).

Озернюк и Булгакова (1997) на основании данных о стандартном обмене 10 видов круглоротых получили несколько иные коэффициенты в аллометрической зависимости:

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.59 \cdot M^{0.98}.$$

Значения аллометрических коэффициентов, приводимые Винбергом для круглоротых, по-видимому, имеют большую статистическую погрешность, так как при их вычислении автор использовал данные о стандартном обмене всего 4 видов миног ($n=6$). Озернюк и Булгакова также нашли в литературе

недостаточное число данных (3 вида миксин и 7 видов миног). Кроме того, при расчете коэффициентов в аллометрической зависимости Озернюк и Булгакова использовали не только данные о стандартном обмене взрослых миног, но и их личинок, что нельзя делать, так как пескорейки имеют значительно более низкий обмен, чем взрослые формы [табл.34(1)].

Найденные нами материалы по дыханию круглоротых представлены в табл.34(1). Расчеты по этим данным дают следующие значения аллометрических коэффициентов:

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.88 \cdot M^{0.76},$$

где $k=0.764 \pm 0.113$ достоверно не отличается от стандартной величины $k=0.75$.

Поэтому, при расчетах коэффициента a мы использовали $k=0.75$.

При вычислении критерия упорядоченности мы считали, что содержание воды в теле круглоротых, как и у других позвоночных животных, близко 70%. С учетом сказанного имеем для круглоротых:

Класс **Myxini** $a=0.237 \pm 0.094$; $Cr=4.23 \pm 1.68$ (119)

Класс **Cephalaspidomorphi** $a=1.025 \pm 0.128$; $Cr=15.27 \pm 1.91$ (120)

взрослые формы $a=1.440 \pm 0.095$; $Cr=21.45 \pm 1.42$

Т а б л и ц а 34(1)

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода Q (мл O_2 /ч) при температуре $t^\circ C$, сопоставимый стандартный обмен (коэффициент a , мВт) при $20^\circ C$ и критерий упорядоченности (Cr) у рыб (классы: **Myxini** -Миксинообразные и **Cephalaspidomorphi** - Миноги).

Классы и виды	M	Q	t	Автор	a	Cr
Myxini - Миксинообразные					0.237	4.23
Eptatretus deani	100	0.20	3.5	(1)	0.143	3.53
Eptatretus stoutii	61.83	0.56	10	(2)	0.331	4.93
Cephalaspidomorphi Миноги взрослые формы	-				1.025±0.128 1.440±0.095	15.27±1.91 21.45±1.42
Entosphenus tridentatus	400	13.84	15	(3)	1.325	19.74

Ichthyomyzon fossor	3.78	0.40	18	(4)	0.992	14.78
Ichthyomyzon hubbsi	4	0.156	15.5	(5)	0.455	6.78
Lampetra planeri	5.2	0.79	20	(6)	1.286	19.17
	1.34	0.067	15	(7)	0.461	6.87
	2.08	0.126	10	(8)	0.951	14.17
Lampetra fluviatilis	37	3.52	16.3	(9)	1.800	26.82
	1.27	0.065	10	(8)	0.710	10.57
	55	2.50	12.7	(10)	1.198	17.85
Lampetra japonica	5	0.105	10	(11)	0.410	6.10
Petromyzon marinus	4.88	0.63	18	(4)	1.273	18.97
	75.6	6.56	20	(11)	1.435	21.39

(1) Smith,Hessler, 1974; (2) Munz,Morris, 1965; (3) Johansen et al., 1973; (4) Leach, 1946; (5) Hill,Potter, 1970; (6) Ивлев, 1954; (7) Potter,Rogers, 1972; (8) Lewis,Potter, 1977; Щербаков, 1937; (10) Claridge,Potter, 1975; (11) Beamish, 1973.

Класс **Chondrichthyes** (Хрящевые рыбы)

В обзоре Озернюка и Булгаковой (1997) использованы данные о стандартном обмене 9 видов акул (n=9). Принималось, что аллометрическая зависимость дыхания от массы тела у акул такая же, как и у остальных рыб, т.е. $k=0.87$. Исходя из этого, авторы получили для этой группы рыб $a=0.215$ мл O_2 /г·час, т.е. в нашем обозначении $a=1.206$ мВт.

Расчеты по собранным нами данным дают следующую аллометрическую зависимость для хрящевых рыб:

$$\bar{Q}_{O_2} = 1.63 \cdot M^{0.76},$$

где $k=0.763 \pm 0.054$ достоверно не отличается от стандартной величины $k=0.75$.

Поэтому, при расчетах коэффициента a мы использовали $k=0.75$.

В сводке Виноградова (1937) приводятся данные о содержании воды в мягких тканях хрящевых рыб. Оно равно в среднем 78.5% (N=13, n=19). Так как не совсем ясно, каково содержание воды в теле акул, включая скелет, то при расчете критерия упорядоченности мы приняли, что содержание воды в теле хрящевых рыб равно 70%. Собранные нами литературные данные о стандартном

обмене хрящевых рыб и рассчитанные величины коэффициента a (принимая, что $k=0.75$) и критерия упорядоченности Cr показаны в табл.34(2).

Мы использовали данные о стандартном обмене 9 видов акулковых рыб ($n=16$) [табл.34(2)]. При расчете критерия упорядоченности было учтено, что многие хрящевые рыбы живут в субтропической или тропической зоне океанов. Имеем:

Класс **Chondrichthyes** $a=1.766$; $Cr=27.40$ (121)

Т а б л и ц а 34(2)

Масса тела M (г), скорость потребления кислорода Q (мл O_2 /ч) при температуре $t^\circ C$, сопоставимый стандартный обмен (коэффициент a , мВт) при $20^\circ C$ и критерий упорядоченности (Cr) у рыб (класс **Chondrichthyes** - Хрящевые рыбы).

Таксон	M	Q	t	Автор	a	Cr
Класс Chondrichthyes					1.766±0.099	27.40±1.54
Подкласс Elasmobranchii					1.766±0.099	27.40±1.54
Отряд Carcharhiniformes					1.807±0.091	26.54±1.34
Scyliorhinus cassicula	260	9.62	13	(1)	1.510	22.50
Scyliorhinus canicula	149	8.94	14	(1)	1.957	29.16
	786	23.7	12	(2)	1.727	25.80
	175	8.785	12.2	(3)	2.009	29.93
Scyliorhinus stellaris	1430	59.95	17	(1)	1.949	28.80
	2300	107.64	17	(4)	2.343	34.91
	673	39.19	18.5	(5)	1.886	28.10
	2180	83.71	16	(6)	2.064	30.76
Scyllium cassicula	132.6	4.96	13	(5)	1.311	19.24
Scyllium catulus	440	16.78	15	(5)	1.497	22.30
	21.5	1.776	14	(5)	1.651	24.73
Отряд Orectolobiformes					1.172	28.99
Hemiscyllium plagiosum	1000	48	23	(7)	1.172	28.99
Отряд Squaliformes					2.195	32.71
Squalus suckleyi	350	14.91	11	(8)	2.218	33.05
	1000	38	13	(1)	2.172	32.36
Отряд Rajiformes					1.842	27.68
Raja torpedo	363	17.14	14.5	(5)	1.842	27.68
Отряд Torpediniformes					0.950	23.49
Torpedo marmorata	1517	29.3	16	(1)	0.950	23.49

(1) Hughes, 1978; (2) Butler, Taylor, 1975; (3) Hughes, Umezawa, 1968; (4) Piiper et al., 1970; (5) Винберг, 1956; (6) Baumgarten-Schumann, Piiper, 1968; (7) Chan, Wong, 1977; (8) Gerald, Cech, 1970.

Класс **Osteichthyes** (Костные рыбы)

Озернюк и Булгакова (1997) приводят данные о дыхании 159 видов (n=210) костных рыб. Аллометрическая зависимость стандартного обмена от массы тела (этих и акуловых рыб) по расчетам этих авторов имеет вид:

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = 0.98M^{0.87}.$$

Мы собрали данные о стандартном обмене 228 видов рыб (n=446) и получили аллометрическую зависимость вида

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = 1.26M^{0.84},$$

где $k=0.844\pm 0.080$. Другими словами, коэффициент k достоверно не отличается от $k=0.75$.

Т а б л и ц а 34(3)

Сопоставимый стандартный обмен (коэффициент a , мВт) при 20°C и критерий упорядоченности (Cr) у рыб (класс **Osteichthyes** - Костные рыбы). N - число изученных видов, n - число измерений.

Таксон	a	Cr	N	n
Подкласс Sarcopterygii	0.570±0.163	14.10±4.03	4	5
Надотряд Dipnoi (Двоякодышщие)	0.570±0.163	14.10±4.03	4	5
Отряд Ceratodontiformes	0.327	8.10	1	2
Отряд Lepidosireniformes	0.732	18.10	3	3
Подкласс Actinopterygii	1.634±0.231	24.21±3.42	11	16
Надотряд Ganoideomorpha	1.634±0.231	24.21±3.42	11	16
Отряд Polypteriformes	0.653	16.15	3	4
Отряд Lepisosteiformes	0.984	19.49	2	2
Отряд Acipenseriformes	1.974±0.211	29.42±3.14	5	8
Подкласс Teleostei	1.816±0.047	30.46±0.79	213	425
Надотряд Batrachomorpha	0.301	7.44	1	1
Надотряд Anguillomorpha	1.208±0.148	24.98±3.06	6	13
Отряд Anguilliformes	1.208±0.148	24.98±3.06	6	13
Сем. Morhguidae	0.306	7.57	1	1
Сем. Anguillidae	1.107±0.054	21.02±1.03	3	10
Сем. Congridae	1.715	42.42	1	1
Сем. Muraenidae	2.610	64.55	1	1

Надотряд Cyprinomorpha	1.639±0.067	25.34±1.04	52	140
Отряд Cypriniformes	1.774±0.071	26.85±1.07	37	116
Подотряд Gymnotoidei	0.537	13.28	2	2
Сем. Gymnotidae	0.347	8.59	1	1
Сем. Electrophoridae	0.726	17.96	1	1
Подотряд Cyprinoidei	1.808±0.071	27.10±1.06	35	114
Сем. Cobitidae	1.283±0.191	19.12±2.85	4	8
Сем. Catostomidae	1.413	21.05	2	3
Сем. Cyprinidae	1.860±0.076	27.89±1.14	29	103
Отряд Siluriformes	0.877±0.053	16.80±1.02	12	21
Сем. Heteropneustidae	0.536	13.26	1	2
Сем. Ictaluridae	0.950±0.047	14.16±0.70	3	11
Сем. Loricariidae	0.638	15.79	1	1
Сем. Plotosidae	0.651	16.11	1	1
Сем. Bagridae	0.796	19.68	2	2
Сем. Saccobanchidae	0.804	19.88	1	1
Сем. Callichthyidae	1.023	25.32	1	1
Сем. Clariidae	1.094	27.66	2	2
Надотряд Atherinomorpha	1.492±0.198	32.58±4.32	11	14
Отряд Cyprinodontiformes	1.492±0.198	32.58±4.32	11	14
Сем. Poeciliidae	1.317±0.326	28.00±6.93	6	7
Сем. Cyprinodontidae	1.461±0.119	36.14±2.94	4	6
Сем. Oryziatidae	2.903	43.26	1	1
Надотряд Percomorpha	1.837±0.080	32.59±1.42	113	188
Отряд Scorpaeniformes	1.652±0.181	29.27±3.21	15	21
Подотряд Cottoidei	1.529±0.211	26.51±3.66	12	14
Сем. Liparidae	0.800	11.92	3	3
Сем. Cottidae	1.727±0.235	30.49±4.15	9	11
Подотряд Scorpaenoidei	1.898±0.345	34.79±6.32	3	7
Сем. Scorpaenidae	1.267	25.11	1	4
Сем. Triglidae	2.739	47.70	2	3
Отряд Pleuronectiformes	1.762±0.182	29.49±3.05	11	17
Подотряд Pleuronectoidei	1.777±0.199	29.11±3.26	9	14
Подотряд Soleoidei	1.691	31.27	2	3
Сем. Synoglossidae	0.648	16.04	1	1
Сем. Soleidae	2.212	38.89	1	1
Отряд Mugiliformes	1.411	29.95	2	2
Отряд Gasterosteiformes	1.739±0.233	31.60±4.23	12	15
Подотряд Syngnathoidei	1.480±0.224	28.87±4.37	8	11
Сем. Syngnathidae	1.437±0.220	27.55±4.22	6	9
Сем. Carangidae	1.671	34.79	2	2
Подотряд Gasterosteoidei	2.311	37.62	4	4
Отряд Perciformes	1.884±0.106	33.09±1.86	70	131
Подотряд Zoarcoidei	1.115±0.243	16.61±3.62	5	5
Подотряд Anabantoidei	0.862	21.31	4	4
Сем. Anabanyidae	0.831	20.55	2	2
Сем. Chanidae	0.892	22.07	2	2

Подотряд Trachinoidei	1.733	25.82	2	2
Подотряд Gobioidae	1.305±0.194	27.30±4.06	12	15
Сем. Gobiidae	1.148±0.167	25.00±3.34	10	13
Сем. Periophthalidae	2.324	42.26	2	2
Подотряд Callionymoidei	1.914	28.51	1	3
Подотряд Percoidae	1.742±0.210	31.73±3.83	32	77
Сем. Cepolidae	0.326	6.33	1	1
Сем. Grammistidae	0.496	12.27	1	1
Сем. Kuhliidae	0.586	14.49	1	2
Сем. Centrarchidae	1.055±0.155	17.95±2.64	6	19
Сем. Cichlidae	0.934±0.091	23.11	4	9
Сем. Serranidae	1.302	32.19	1	1
Сем. Percidae	2.232±0.176	33.47±2.06	5	20
Сем. Centranchidae	1.705±0.195	33.78±3.86	1	5
Сем. Embiotocidae	2.289	34.11	1	1
Сем. Mullidae	1.643	40.63	1	2
Сем. Girellidae	1.742	43.08	1	3
Сем. Percichthyidae	3.424±0.375	51.02±5.59	2	5
Сем. Pomadagyidae	2.087	51.62	1	1
Сем. Sparidae	2.891±0.490	58.31±9.88	5	6
Сем. Sciaenidae	3.033	75.02	1	1
Подотряд Labroidae	1.423	31.94	1	2
Подотряд Blennioidei	1.705	35.89	2	4
Подотряд Notothenioidae	3.443±0.372	51.31±5.54	10	17
Сем. Bathydraconidae	2.490	37.10	1	1
Сем. Chaenichthyidae	2.748±0.477	40.94±7.11	3	5
Сем. Nototheniidae	3.846±0.504	57.31±7.51	6	11
Подотряд Echeneoidae	2.885	71.35	1	1
Надотряд Parapercomorpha	2.114±0.336	33.00±5.25	7	10
Отряд Gadiformes	2.114±0.336	33.00±5.25	7	10
Подотряд Ophidoidei	0.302	7.46	1	1
Подотряд Gadoidei	2.316±0.300	35.83±4.64	6	9
Сем. Macrouridae	0.359	8.87	1	1
Сем. Gadidae	2.560±0.198	39.20±5.48	5	8
Надотряд Osteoglossomorpha	1.416	35.03	1	1
Надотряд Clupeomorpha	2.378±0.090	35.79±1.35	22	57
Отряд Salmoniformes	2.331±0.082	34.72±1.22	19	54
Подотряд Osmeroidei	1.813	27.01	1	1
Подотряд Esocoidei	2.011±0.194	29.97±2.89	1	7
Подотряд Salmonoidei	2.390±0.089	35.27±1.31	17	46
Сем. Salmonidae	2.313±0.089	34.46±1.33	12	40
Сем. Coregonidae	2.803±0.324	41.77±4.83	4	5
Сем. Thymallidae	3.424	51.01	1	1
Отряд Gonorhynchiformes	2.131	52.70	1	1
Отряд Clupeiformes	3.779	56.31	2	2

Рассчитанные по собранным нами литературным данным (Зотин, Зотин, 1999) коэффициенты a и Cr (при $k=0.75$) представлены в табл.34(3). Классификация костных рыб в этой таблице дана по Рассу (1971) и Решетникову и др. (1989), но расположение отдельных таксонов приведено в соответствии с величиной критерия упорядоченности. Расположение отрядов в табл. 34(3) отличается от приводимого Озернюком и Булгаковой (1997), хотя принципы заложенные в основу этой и нашей работы почти одинаковые. Это показывает насколько еще ненадежно, при имеющихся в настоящее время в литературе данных о стандартном обмене рыб, использование коэффициента a и критерия упорядоченности для построения макросистематики рыб. И все же расположение подклассов в классе *Osteichthyes* можно представить согласно данным, приводимым в табл.34(3) в следующем виде:

Sarcopterygii → **Actinopterygii** → **Teleostei**,

а предварительное расположение надотрядов в подклассе **Teleostei** в виде:

Batrachomorpha → **Anguillomorpha** → **Cyprinomorpha** →
→ **Atherinomorpha** → **Percomorpha** → **Parapercomorpha** →
→ **Osteoglossomorpha** → **Clupeomorpha**

Следует отметить, что, по нашему мнению, подклассы *Sarcopterygii*, *Actinopterygii* и *Teleostei* следовало бы выделить в отдельные классы. Мы пока этого не делаем, но запишем величину коэффициента a (при $k=0.75$) и критерия упорядоченности отдельно для каждого из указанных подклассов. В результате мы имеем

Класс Osteichthyes	$a=1.799$; $Cr=30.14$ (122)
Подкласс <i>Sarcopterygii</i>	$a=0.570$; $Cr=14.10$
Подкласс <i>Actinopterygii</i>	$a=1.455$; $Cr=24.21$
Подкласс <i>Teleostei</i>	$a=1.820$; $Cr=30.46$

Класс **Amphibia** (Земноводные)

В работах И.Г.Владимировой и др. (Владимирова, Сербинова, 1992; Зотин, Владимирова, 1993; Владимирова, Зотин, 1994) приведены экспериментальные и литературные данные о массе тела и интенсивности потребления кислорода у представителей класса Amphibia: 4 вида из отряда Gymnophiona (n=4), 69 видов из отряда Caudata (n=149) и 85 видов из отряда Anura (n=208). Для сравнения стандартного обмена разных видов амфибий данные были пересчитаны по формуле зависимости дыхания от температуры вида (68):

$$\dot{Q}_{\%} = 100 \cdot \exp[0.0875 \cdot (t^0 - 20)],$$

если авторы проводили свои измерения не при 20°C.

Позднее Владимирова и др. (Vladimirova et al., 1997) получили дополнительные данные о 8 видах амфибий и особенно таких примитивных хвостатых амфибиях, как углозуб (*Salamandrella keyserlingii*) и лягушкозуб (*Ranodon sibiricus*) из семейства Hynobiidae. На основании этих и собранных ранее (Владимирова, Зотин, 1994) данных на рис.24 в логарифмической шкале координат сопоставлены скорость потребления кислорода и масса тела у хвостатых и бесхвостых земноводных. Полученные прямые заметно отличаются у хвостатых и бесхвостых амфибий, но в обоих случаях зависимость дыхания от массы тела: во-первых, соответствует аллометрическому соотношению вида (46), во-вторых, параллельны друг другу, т.е. имеют сходный коэффициент *k*. Расчет методом, описанным ранее (Зотин, 1999), показал, что для всего класса амфибий в целом при 20°C $k = 0.764 \pm 0.052$. Отличные, а иногда близкие, величины получили другие авторы: $k=0,817$ при 15°C для 29 видов хвостатых (Feder, 1976); $k=0,809$ при 15°C для 26 видов бесхвостых (Mac Nally, 1981); $k=0,856$ при 15°C для 7 видов легочных и $k=0,72$ для 4 видов безлегочных саламандр (Whitford, Hutchison, 1967); $k=0.79$ при 25°C (Bucher et al., 1982) и $k=0.73$ при 20° для 17 видов бесхвостых амфибий (Taigen, 1983). В работе Владимировой и Зотина (1994) показано, что для хвостатых и бесхвостых амфибий $k = 0.81$.

Так как в настоящей работе мы использовали более корректный статистический метод (Зотин, 1999), чем в вышеуказанных работах, то величина $k=0,76$ должна быть ближе к реальности и к стандартной величине $k=0.75$,

которую мы и использовали для расчетов коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для разных видов, семейств, отрядов и всего класса амфибий в целом. Пересчет был произведен по данным, приведенным в обзоре Зотина и Владимировой (1993) и измерениям Владимировой и др. (Vladimirova et al., 1997) [табл.35].

Т а б л и ц а 35.

Коэффициент a (мВт/г) при 20°C и критерий упорядоченности Cr в разных отрядах и семействах класса **Amphibia** (Земноводные). N - число изученных видов, n - число измерений.

Таксон	a	Cr	N	n
Отряд Caudata	0.394±0.014	7.84±0.34	72	154
Сем. Hynobiidae	0.368	5.49	2	2
Сем. Amphiumidae	0.396±0.087	5.90±1.30	2	7
Сем. Plethodontidae	0.351±0.013	6.51±0.27	40	84
Сем. Cryptobranchidae	0.486	7.24	1	1
Сем. Sirenidae	0.353±0.062	7.82±0.71	4	9
Сем. Dicamptodontidae	0.571	8.50	1	2
Сем. Salamandridae	0.415±0.032	8.65±0.81	13	24
Сем. Proteidae	0.414±0.067	8.86±1.15	2	10
Сем. Ambystomatidae	0.573±0.073	14.07±1.86	7	15
Отряд Gymnophiona	0.509±0.11	12.60±2.94	5	5
Сем. Caeciliidae	0.500	12.36	3	3
Сем. Typhlonectidae	0.524	12.96	2	2
Отряд Anura	0.966±0.029	16.49±0.48	84	208
Сем. Discoglossidae	0.582	9.88	3	4
Сем. Microhylidae	0.496	12.28	3	3
Сем. Hyperoliidae	0.506	12.51	3	3
Сем. Rhacophoridae	0.887	13.21	1	1
Сем. Hylidae	0.915±0.060	14.80±0.92	19	41
Сем. Bufonidae	1.045±0.080	15.57±1.31	12	36
Сем. Leptodactylidae	0.702±0.061	15.92±1.34	11	18
Сем. Dendrobatidae	0.657±0.056	16.26±1.37	5	6
Сем. Ranidae	1.083±0.046	16.55±0.72	20	75

Сем. Pipidae	0.976±0.094	23.12±2.09	2	15
Сем. Pelobatidae	1.180±0.16	25.72±4.51	5	6

Как видно из этих расчетов, стандартный обмен бесхвостых земноводных превышает стандартный обмен хвостатых более чем в 2.1 раза. В случае отряда безногих мы не можем говорить с такой же определенностью об отличиях представителей этого отряда от бесхвостых амфибий, так как в литературе имеется слишком мало данных о дыхании безногих. Но, судя по данным, приводимым в табл.35, средний коэффициент a для бесхвостых амфибий превышает величину этого коэффициента для безногих амфибий примерно в 1.3 раза.

При расчете критерия упорядоченности Cr учитывалось, что амфибии являются полуводными и водными животными. Для водных животных мы приняли в качестве эталона содержание воды в теле равным 86.5%, для наземных - 70%. Однако не исключено, что у всех позвоночных животных содержание воды в теле одинаково, поэтому мы предпочли при определении критерия упорядоченности для амфибий считать, что содержание воды в них соответствует стандарту 70%, как в случае наземных, так и водных животных.

Подсчет показал, что у наземных амфибий умеренного пояса коэффициент a больше, чем тропического: в отряде хвостатых примерно в 1.56 раза, в отряде бесхвостых в 1.44 (Владимирова, Зотин, 1994). Эти цифры близки к величине $a_u / a_t = 1.66$, которую мы приняли в качестве стандарта для всех животных и будем использовать при расчете критерия упорядоченности наземных представителей класса амфибий. Для водных амфибий, однако, различий коэффициентов a в зависимости от широты обитания не наблюдается (Владимирова, Зотин, 1994). Учитывая сказанное, мы получили для класса амфибий несколько иные цифры критерия упорядоченности, чем в работе Владимировой и Зотина (1994).

Как видно из табл.35, в среднем критерий упорядоченности отряда хвостатых земноводных в 2,45 раза меньше, чем в отряде бесхвостых (у хвостатых - 5.87; у бесхвостых - 14.39). Это соответствует более примитивному строению хвостатых и более раннему появлению этого отряда в процессе

эволюции по сравнению с бесхвостыми (Кашкаров, Станчинский, 1940; Шмальгаузен, 1964; Наумов, Карташов, 1979; Halliday, Adler, 1986).

Судя по палеонтологическим данным отряд безногих земноводных появился значительно позже хвостатых и бесхвостых (Halliday, Adler, 1986). Однако пока получено слишком мало данных (4 вида, 4 измерения) для того, чтобы судить о том противоречит ли критерий упорядоченности безногих их более позднему возникновению: исходя из материалов, приводимых в табл.35, отряд *Gymnophiona* занимает промежуточное положение между *Anura* и *Caudata*, имея критерий упорядоченности порядка 12.60 против 16.49 у *Anura*.

В соответствии с увеличением критерия упорядоченности *Cr* можно расположить 3 отряда этого класса следующим образом (Владимирова, Зотин, 1994):

Caudata* → *Gymnophiona* → *Anura

Так же располагают отряды амфибий некоторые другие авторы (Наумов, 1950; Матвеев, 1956), но обычное расположение этих отрядов следующее: *Gymnophiona* - *Caudata* - *Anura* (Брэм, 1931; Кашкаров, Станчинский, 1940; Терентьев, 1961; Ананьева и др., 1988), хотя иногда располагают и иначе (Наумов, Карташев, 1979). Это показывает, что у зоологов, как и в случае млекопитающих (Зотин, Владимирова, 1991), нет четких критериев для определения порядка расположения отрядов в классе амфибий. Предлагаемый нами критерий упорядоченности может служить этой цели, хотя, конечно, требуются дополнительные данные в отношении отряда *Gymnophiona* (табл.35), чтобы судить о справедливости приведенной выше схемы.

Еще труднее из-за ограниченности данных о стандартном обмене построить по критерию упорядоченности макросистематику семейств в отдельных отрядах класса земноводных. Хотя мы расположили различные семейства амфибий в табл.35 в порядке возрастания критерия упорядоченности *Cr*, это не означает, что этот порядок не претерпит изменений по мере накопления новых данных о стандартном обмене амфибий. Единственно о чем можно пока говорить - это то, что для отряда *Caudata* предложенное расположение семейств (исключая семейства *Cryptobranchidae* и

Discamptodontidae, для которых имеются только единичные наблюдения о стандартном обмене) не противоречит принятому некоторыми авторами делению этого отряда амфибий на подотряды (Терентьев, 1961). Так все семейства подотряда Salamandroidea по критерию упорядоченности располагаются рядом, а подотряда Ambystomoidea - отдельно (табл.35). То же самое можно сказать о подотряде Procoela (см. Терентьев, 1961) из отряда Anura - все семейства этого подотряда расположились рядом по критерию упорядоченности (табл.35). Иначе обстоит дело с подотрядами Opisthocoela и Diplasiocoea: представители семейств этих подотрядов распозлись в разные концы списка семейств Anura, представленного в табл.35.

Таким образом, требуется еще большая работа для доказательства возможности использования критерия упорядоченности Cr для построения макросистемы в классе Amphibia, но, как нам кажется, приведенные в табл.35 данные о стандартном обмене различных семейств и отрядов амфибий позволяют надеяться, что такое использование возможно.

В целом для класса земноводных коэффициент a и критерий упорядоченности Cr равны:

Класс **Amphibia** $a = 0.719 \pm 0.023$; $Cr = 12.79 \pm 0.38$ (123)

Класс **Reptilia** (Пресмыкающиеся)

Данные о дыхании и массе тела рептилий довольно многочисленны. Они собраны в основном в сводках Темплетона (Templeton, 1970), Беннита и Доусона (Bennett, Dawson, 1976), Андруз и Поу (Andrews, Rough, 1985) и, отчасти, Проссера (1977a) и Шмидт-Нельсена (1982). Во всех этих обзорах приводятся доказательства, что к представителям класса пресмыкающихся применимо аллометрическое соотношение (46).

При изучении аллометрической зависимости скорости потребления кислорода от массы тела у пресмыкающихся разными авторами получены несовпадающие величины коэффициента k : для черепах 0,82 (Hughes et al., 1971) и 0,86 (Bennett, Dawson, 1976); для змей 0,86 (Galvao et al., 1965), 0,66 (Vineger et al., 1970), 0,62 (Dmi' el, Borut 1972) и 0,77 (Bennett, Dawson, 1976); для ящериц

0,54 (Dawson, Bartholomew, 1956), 0,62 (Bartholomew, Tucker, 1964) и 0,80 (Bennett, Dawson, 1976) для гекконов 0.71 (Feder, Feder, 1981); для отряда чешуйчатых в целом 0.78 (Wilson, 1974) и 0.80 (Andrews, Pough, 1985); для крокодилов 0,69 (Smith, 1976).

Мы собрали литературные данные о массе тела и дыхании 188 видов (342 измерения) пресмыкающихся (рис.25). Расчет адекватным методом (Зотин, 1999) показал, что для всего класса пресмыкающихся выполняется аллометрическая зависимость:

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = 0.61M^{0.79}$$

Полученный коэффициент $k=0.787\pm 0.023$ близок величинам, полученным другими авторами, и достоверно не отличается от величины принятой нами в данной работе в качестве стандарта для всех животных, поэтому мы использовали при расчете коэффициента a для представителей класса пресмыкающихся $k=0.75$. При приведении данных разных авторов к стандартной температуре 20°C мы использовали коэффициент $k_1=0.085$ из формулы (69).

Были рассчитаны сопоставимый стандартный обмен (коэффициент a) и критерий упорядоченности Cr для 4 отрядов и 27 семейств пресмыкающихся (табл.36). В таблице отряды и семейства расположены в порядке возрастания критерия упорядоченности. Это, как говорилось, вносит некоторый новый элемент в попытку построения макросистематики, принятой в герпетологии (Тереньтев, 1961; Баранников и др., 1969; Ананьева и др., 1988).

Т а б л и ц а 36.

Коэффициент a (мВт/г) при 20°C и критерий упорядоченности Cr в разных отрядах и семействах класса **Reptilia** (рептилии). N - число изученных видов, n - число измерений (Зотин, 1998).

Таксон	a	Cr	N	n
Подкласс Anapsida	0.810±0.069	15.26±1.51	19	41
Отряд Testudines	0.810±0.069	15.26±1.51	19	41
Подотряд Trionychoidea	0.164	4.04	1	1
Сем. Trionychidae	0.164	4.04	1	1

Подотряд Cryptodira	0.814±0.070	15.11±1.50	16	38
Сем. Kinostemidae	0.384	9.49	1	1
Сем. Chelydridae	0.510±0.085	12.61±2.09	1	5
Сем. Emydidae	0,852±0.101	15.47±1.52	8	19
Сем. Testudinidae	0,911±0.128	15.99±3.76	6	13
Подотряд Cheloniodea	1.288	31.86	1	1
Сем. Cheloniidae	1.288	31.86	1	1
Подкласс Lepidosauria	0.868±0.029	18.61±0.52	169	301
Отряд Rhynchocephalia	0.510	12.62	1	1
Сем. Sphenodontidae	0.510	12.62	1	1
Отряд Squamata	0.868±0.031	18.35±0.52	163	275
Подотряд Amphisbaenia	0.443	10.95	3	3
Сем. Amphisbaenidae	0.556	13.76	2	2
Сем. Trogonphidae	0.215	5.33	1	1
Подотряд Serpentes	0,819±0.039	16.90±0.72	65	100
Сем. Anomalepididae	0.494	12.22	1	1
Сем. Crotalidae	0.603	14.92	2	2
Сем. Viperidae	0.754±0.105	15.54±1.06	7	7
Сем. Colubridae	0,864±0.053	16,14±0.76	41	61
Сем. Hydrophidae	0,719±0.146	17.79±3.60	6	7
Сем. Boidae	0,827±0.087	20.46±2.14	8	22
Подотряд Lacertilia	0,905±0.043	19,34±0.70	95	172
Сем. Anguidae	0.541	9.16	3	3
Сем. Gekkonidae	0.442±0.032	10.93±0.78	12	17
Сем. Anniellidae	0.487	12.04	1	2
Сем. Xantusiidae	0.505±0.065	12.49±1.60	6	7
Сем. Scincidae	0,588±0.044	14.08±0.97	18	21
Сем. Teiidae	0.672	16.63	3	4
Сем. Iguanidae	0,866±0.057	19,73±1.09	21	56
Сем. Agamidae	0,909±0.062	22.48±1.53	6	6
Сем. Helodermatidae	0.968	23.95	1	1

Сем. Varanidae	1,003±0.068	24.82±1.68	9	18
Сем. Lacertidae	1,462±0.130	25.11±1.84	15	37
Отряд Crocodylia	0,880±0.102	21.76±2.52	5	25
Сем. Alligatoridae	0.863±0.104	21.34±2.58	2	20
Сем. Crocodylidae	0.947±0.322	23.42±7.96	3	5

Имеются, конечно, значительные трудности при сопоставлении критерия упорядоченности и палеонтологических данных о времени появления того или иного таксона. Эти трудности касаются, как вычисления критерия упорядоченности, так и точности определения времени происхождения изучаемого таксона. И все же выявляется достаточно четкая корреляция между величиной критерия упорядоченности и временем возникновения разных отрядов пресмыкающихся в процессе эволюции. Согласно палеонтологическим данным черепахи возникли в пермский период, чешуйчатые - в поздней перми - раннем триасе, крокодилы - в триасе (Дуршиц, Обручева, 1971). Как видно из табл.36 критерий упорядоченности для отряда черепах $Cr=15.26$, для отряда чешуйчатых $Cr=18,35$ и для отряда крокодилов $Cr=21.76$. Наименьшую величину критерия упорядоченности имеет отряд Rhynchocephalia ($Cr=12.62$), но учитывая, что нам известен стандартный обмен только одного вида этого отряда (Wilson, Lee, 1970), а также то, что этот отряд относится к подклассу Lepidosauria (т.е. в отличие от черепах, к тому же подклассу, что и чешуйчатые и крокодилы) в макросистематике класса рептилий отряды по критерию упорядоченности следует располагать в следующем порядке:

Testudintes → Rhynchocephalia → Squamata → Crocodylia

В настоящее время еще преждевременно обсуждать вопрос о том правильно ли расположены семейства пресмыкающиеся в каждом подотряде согласно табл.36, так как экспериментальных данных о стандартном обмене для многих семейств явно недостаточно. Следует только отметить, что подотряд змей из отряда чешуйчатых имеет критерий упорядоченности меньший, чем подотряд ящериц (табл.36), в то время как согласно палеонтологическим данным змеи произошли позднее ящериц (Дуршиц, Обручева, 1971; Кэрролл, 1993а).

Явное несоответствие выявляется и для семейства ящериц, представители которых известны с эоцена, т.е. с того же времени, когда возникли и другие семейства отряда чешуйчатых.

При определении критерия упорядоченности учитывалось, что большинство видов пресмыкающихся живут в тропической и субтропической климатических зонах (Банников и др., 1969). В этом случае данные о стандартном обмене умножались на коэффициент $a_y/a_T=1.66$. Для класса пресмыкающихся в целом стандартный обмен и критерий упорядоченности равны:

$$\text{Класс } \mathbf{Reptilia} \quad a=0.861\pm 0.027; Cr=18.22\pm 0.49 \quad (124)$$

Класс **Mammalia** (Млекопитающие)

Зависимость стандартного обмена от массы тела, пожалуй, с наибольшей полнотой к настоящему времени исследована у млекопитающих. Достаточно сказать, что к 1986 году были известны данные о стандартном обмене и массе тела 518 видов млекопитающих (1351 измерение) (Зотин, Владимирова, 1986а,б). Это примерно 20-25% всех известных видов млекопитающих. На рис.26 представлены все собранные в этих обзорах данные. Как видно из этого рисунка для всех млекопитающих, если исключить насекомоядных, зависимость скорости потребления кислорода от массы тела в логарифмической шкале координат можно аппроксимировать прямой, т.е. для них выполняется аллометрическая зависимость (46). Этот факт был известен довольно давно (Benedict, 1938; Brody, 1945; Kleiber, 1947, 1961; Слоним, 1952) и кривая, представленная на рис.26, получила название кривой Клайбера. Расчет в соответствии с аллометрической зависимостью (46) дает для всего класса млекопитающих по данным Броди (Brody, 1945) коэффициенты $a = 21,3$, $k = 0,73$, а по данным Клайбера (Kleiber, 1961) $a = 19,6$, $k = 0,75$. По расчетам Зотина и др. (1990) для всех млекопитающих (518 видов, включая насекомоядных)

$$\bar{Q}_{O_2} = 20.9 M^{0.74}$$

Как видно из рис.26, аллометрическая зависимость дыхания от массы тела в отряде насекомоядных сильно отличается от зависимости для всех остальных млекопитающих. Это заставило нас заново рассчитать аллометрическую зависимость для всего класса млекопитающих (без насекомоядных) и отдельно - для этого отряда. Оказалось, что для отряда насекомоядных

$$\bar{Q}_{O_2} = 90.4 M^{0.42},$$

в то время как для всех остальных млекопитающих

$$\bar{Q}_{O_2} = 20.9 M^{0.74}$$

Значение аллометрических коэффициентов, полученных разными авторами близки друг другу и, поэтому, можно быть уверенными, что для всех млекопитающих (кроме насекомоядных) справедлив коэффициент $k = 0,75$. Мы использовали его при расчете коэффициента a и критерия упорядоченности Cr для отдельных отрядов класса млекопитающих (Зотин и др., 1990; Зотин, Владимирова, 1991). Однако при расчете коэффициента упорядоченности в этих работах не было учтено следующее. Температура тела млекопитающих заметно выше 20°C (температуры принятой в качестве стандарта при определении стандартного обмена у пойкилотермных животных). Поэтому, при сравнительно-эволюционных исследованиях, в которых животные сравниваются по степени их отклонения от начального, равновесного состояния следует приводить скорость потребления кислорода млекопитающих (температура тела в среднем 37°C) по кривой или уравнению Крога вида (69) к температуре 20°C . По этой же формуле в данной книге мы получали величину коэффициента a' , когда рассчитывали критерий упорядоченности Cr для разных видов млекопитающих по данным, приводимым в обзорах Зотина и Владимировой (1986а,б).

Проведенные расчеты коэффициента a и критерий упорядоченности Cr для разных отрядов и семейств млекопитающих показаны в табл.37. При вычислении критерия упорядоченности учтены климатические зоны, в которых живут исследованные виды, с помощью трехтомного руководства Соколова (1973, 1977, 1979) по систематике млекопитающих.

Коэффициент a , мВт/г (по данным о стандартном обмене в термонейтральной зоне), средняя температура тела t° (в $^{\circ}\text{C}$) и критерий упорядоченности Cr (приведенный к температуре 20°C), в разных таксонах класса Mammalia (Млекопитающие). N - число изученных видов, n - число измерений.

Таксоны	a	$t^{\circ}\text{C}$	Cr	N	n
Подкласс Prototheria					
Отряд Monotremata	8.68±0.45	32.1	77.28±1.30	3	12
Сем. Tachyglossidae	7.53±0.48	31.8	68.78±1.50	2	8
Сем. Ornithorhynchidae	10.97	32.4	94.27	1	4
Подкласс Theria					
Инфракласс Metatheria					
Отряд Marsupialia	13.46±0.35	35.4	88.33±0.53	48	78
Сем. Phascolomyidae	6.98	34.5	50.27	1	2
Сем. Phalangeridae	11.52±0.57	35.9	73.44±1.45	7	10
Сем. Macropodidae	13.65±0.40	36.1	86.21±1.03	8	14
Сем. Dasyuridae	13.49±0.36	35.7	86.31±0.95	18	26
Сем. Peramelidae	13.11±0.34	35.3	88.27±0.94	5	9
Сем. Didelphidae	15.34±0.39	34.9	106.43±1.01	11	17
Инфракласс Eutheria					
Отряд Sirenia	9.79	37.5	54.59	2	3
Отряд Insectivora (сем. Tenrecidae, Erinaceidae, Macroscelididae)	11.45±0.62	34.5	64.71±1.23	10	17
Отряд Insectivora (все семейства)	39.50±0.50	35.2	155.84±0.96	43	86
Сем. Erinaceidae	12.75±0.62	34.8	59.36±1.43	5	11
Сем. Tenrecidae	7.79±1.06	32.2	68.15±3.14	3	4
Сем. Macroscelididae	16.25	37.6	89.87	1	1
Сем. Talpidae	30.26±1.70	35.6	119.60±3.49	3	4

Сем. Chrysochloridae	19.64	33.5	153.93	1	1
Сем. Soricidae	47.28±0.54	37.7	180.83±1.06	30	65
Отряд Edentata	10.11±0.31	33.5	76.44±0.87	14	22
Сем. Dasypodidae	9.98±0.44	34.3	72.60±1.12	9	12
Сем. Bradypodidae	9.85±0.53	33.6	76.02±1.42	3	8
Сем. Myrmecophagidae	11.86	32.5	101.20	2	2
Отряд Lagomorpha	23.25±0.42	38.6	82.53±0.90	12	30
Сем. Leporidae	21.92±0.39	38.8	78.42±0.89	8	26
Сем. Ochotonidae	31.90	38.5	111.44	4	4
Отряд Hyracoidea	14.63±0.46	37.3	82.60±1.06	5	11
Отряд Carnivora	23.98±0.31	38.1	83.06±0.54	35	89
Сем. Canidae	21.92±0.38	38.2	74.66±0.67	11	43
Сем. Ursidae	22,47±1.35	36.8	79.18±2.45	3	5
Сем. Mustelidae	29.36±0.57	38.7	88.92±0.97	13	29
Сем. Procyonidae	14.72±0.99	36.0	93.27±2.49	4	5
Сем. Viverridae	20.55	39.0	101.11	3	4
Сем. Felidae	24.49	39.7	113.33	1	3
Отряд Pholidota	8.58	30.0	90.59	2	3
Отряд Tylopoda	19.08	38.4	97.69	2	4
Отряд Rodentia	24.76±0.12	37.1	100.01±0.23	225	718
Подотряд Hystricomorpha	15.29±0.40	36.2	84.68±0.98	15	37
Сем. Myocastoridae	14.48±0.73	36.1	55.04±1.44	1	11
Сем. Capromyidae	9.24	37.7	58.54	1	1
Сем. Stenomyidae	11.86	37.7	75.14	1	1
Сем. Bathyergidae	10.40±0.92	32.9	83.96±2.46	2	6
Сем. Hystricidae	16.02	37.7	87.85	1	1
Сем. Chinchillidae	14.59	36.5	89.32	2	3
Сем. Erethizontidae	17.93	37.6	98.97	3	4
Сем. Octodontidae	16.34	36.0	103.54	1	1
Сем. Caviidae	18.32±0.80	37.7	106.64±1.93	2	8
Сем. Echimyidae	28.73	37.7	182.05	1	1
Подотряд Sciuromorpha	19.79±0.19	37.3	86.67±0.46	84	186

Сем. Pteromyidae	18.96±0.67	39.5	53.68±1.08	3	7
Сем. Aplodontidae	18.23	38.0	55.32	1	1
Сем. Sciuridae	19.67	37.0	79.35	51	125
Сем. Pedetidae	13.57	35.9	86.75	1	1
Сем. Geomyidae	17.46±0.65	36.1	86.95	5	8
Сем. Heteromyidae	20.99±0.43	37.0	113.73±1.03	23	44
Подотряд Myomorpha	27.33±0.14	36.8	106.17±0.27	126	496
Сем. Gliridae	21.22±0.79	37.0	74.40±1.47	6	12
Сем. Spalacidae	18.39	36.4	80.32	2	4
Сем. Rhizomyidae	14.19	36.1	89.08	2	2
Сем. Zapodidae	26.54	37.3	90.73	2	4
Сем. Muridae	26.59±0.25	37.1	100.07±0.46	25	167
Сем. Cricetidae	28.26±0.18	37.2	110.85±0.34	82	292
Сем. Dipodidae	26.52±0.69	36.7	122.84±1.90	7	14
Отряд Artiodactyla	27.33±0.31	38.4	108.47±0.69	26	82
Сем. Antilocapridae	30.54	38.4	95.06	1	1
Сем. Cervidae	31.08±0.52	38.4	96.69±0.91	7	19
Сем. Tragulidae	19.10	38.4	98.71	1	1
Сем. Bovidae	25.57±0.39	39.0	103.63±0.87	15	50
Сем. Tayassuidae	22.98	37.8	125.73	1	2
Сем. Suidae	30.76±1.08	38.4	158.95±2.46	1	9
Отряд Pinnipedia	31.91±0.59	37.5	113.49±1.73	9	23
Сем. Phocidae	31.10±0.65	37.4	105.36±1.20	5	18
Сем. Odobenidae	35.47	37.5	119.20	1	1
Сем. Otariidae	34.70	38.5	148.66	3	4
Отряд Chiroptera	19.09±0.30	34.6	117.95±0.81	48	73
Сем. Vespertilionidae	14.41±0.45	35.3	69.75±1.10	11	22
Сем. Megadermatidae	18.44	37.0	107.35	1	1
Сем. Pteropodidae	17.62±0.63	36.3	108.97±1.57	8	10
Сем. Rhinolophidae	12.15	31.5	112.87	1	1
Сем. Molossidae	15.67±0.87	33.9	120.79±2.69	3	5
Сем. Noctilionidae	16.57	32.5	136.07	2	2

Сем. Phyllostomidae	23.70±0.45	35.8	152.80±1.12	22	32
Отряд Primates	20.44±0.27	36.8	118.03±0.63	36	86
Сем. Tarsidae	15.45	36.8	89.92	1	1
Сем. Lorisidae	14.46±0.59	35.5	95.47±1.51	6	17
Сем. Callithricidae	19.19	37.7	104.95	3	3
Сем. Cebidae	20.62±0.83	38.4	106.09±1.85	5	10
Сем. Tupaiidae	18.62±0.26	37.3	110.64±0.58	4	6
Сем. Cercopithecidae	21.08±0.41	37.8	114.63±0.92	11	27
Сем. Pongidae	22.55±0.61	36.8	133.49±1.47	3	7
Сем. Hominidae	24.41±0.39	36.5	148.17±0.97	1	13
Сем. Lemuridae	23.67	34.5	170.40	2	2
Отряд Cetacea	34,54±0.95	37.3	118.09±1.76	5	14
Сем. Delphinidae	34,54±0.95	37.3	118.09±1.76	5	14
Отряд Perissodactyla	32.28±0.67	37.4	136.87±1.54	3	17

В табл.37 расположение отрядов и семейств приведено в соответствие с возрастанием критерия упорядоченности. Макросистематика млекопитающих по критерию упорядоченности, как видно из этой таблицы, не совпадает с общепризнанной. Следует сказать, однако, что макросистема млекопитающих на уровне отрядов неоднократно менялась на протяжении истории зоологии (Соколов, 1973) даже после того, как были установлены все 20 отрядов млекопитающих (табл.38). Это показывает, что для построения макросистематики млекопитающих, как и многих других животных, не было объективных критериев. Мы надеемся, что, помимо особенностей строения и функционирования животных, одним из основных критериев для построения макросистем млекопитающих может послужить критерий упорядоченности *Cr*. Например, в инфраклассе **Eutheria** отряды в соответствии с данными, приводимыми в табл.37, можно располагать следующим образом:

Sirenia → Insectivora → Edentata → Lagomorpha →
→ Hyracoidea → Carnivora → Pholidota → Tylopoda →
→ Rodentia → Artiodactyla → Pinnipedia →

Последовательность расположения отрядов по этой схеме отличается не только от предложенной другими авторами (табл.38), но и макросистемы отрядов млекопитающих, описанной в работе Зотина и Владимировой (1991), хотя она основана примерно на тех же принципах, что и представленная в данной работе. Это связано в основном с тем, что в указанной работе не учтены климатические пояса, в которых живут изученные виды млекопитающих.

Конечно, представленное в табл.38 и на схеме расположение отрядов это только предварительная макросистема инфракласса Eutheria класса млекопитающих, так как для некоторых отрядов еще недостаточно число данных о стандартном обмене и о температуре тела (Sirenia, Pholidota, Tylopoda). Для других отрядов довольно сложно толковать полученные данные (Insectivora - положение отряда основано только на Cr для семейств Tenrecidae, Erinaceidae, Macroscelididae) и, наконец, для третьих отрядов вообще отсутствуют данные о стандартном обмене (Proboscidea)

В целом для млекопитающих коэффициент a и критерий упорядоченности Cr равны:

Класс **Mammalia** $a=24.29\pm 0.09$; $Cr=104.0\pm 0.2$ (125)

Отряд Insectivora $a=39.50\pm 0.50$; $Cr=155.8\pm 0.96$

Т а б л и ц а 38.

Расположение отрядов в макросистематике млекопитающих по разным авторам.

По Соколову (1984)	1*	2	3	4	5	6	7
(1) Monotremata	1	1	1	1	1	1	1
(2) Marsupialia	2	2	2	2	2	2	2
(3) Edentata	4	4	4	4	4	4	3
(4) Insectivora	5	5	5	5	6	5	18
(5) Dermoptera	6	6	6	6	5	6	15
(6) Chiroptera	7	3	7	3	18	15	13
(7) Primates	3	18	3	18	3	18	16
(8) Carnivora	18	19	18	19	19	3	17

(9) Pinnipedia	20	20	20	20	20	19	14
(10) Cetacea	19	8	19	8	8	20	12
(11) Sirenia	10	9	10	9	9	9	11
(12) Proboscidea	8	10	8	10	10	10	10
(13) Perissodactyla	9	14	9	16	14	8	8
(14) Hyracoidea	15	12	15	17	12	12	9
(15) Tubulidentata	12	11	12	13	11	11	19
(16) Artiodactyla	14	16	14	14	16	14	20
(17) Tylopoda	11	17	11	12	17	13	4
(18) Pholidota	16	13	13	11	13	16	5
(19) Rodentia	7	5	6	5	5	7	6
(20) Lagomorpha	13	7	17	7	7	7	7

Авторы: (1) Соколов, 1973, 1978, 1979; (2) Наумов, 1965; (3) Гептнер и др., 1961; (4) Матвеев, 1949; (5) Кашкаров, Станчинский, 1940; (6) Брэм, 1930; (7) Холодковский, 1918.

Класс **Aves** (Птицы)

В некоторых работах приведено довольно много данных о стандартном обмене птиц, но в них присутствует явная систематическая ошибка, так как другие авторы получили у сходных видов птиц заметно иные результаты. Это относится к работам Шилова (1968), Yarbrough (1971) и Nails (1983). Следует отметить, что ошибка в этих работах носила систематический характер. Для того, чтобы использовать полученные ими данные мы внесли поправку на основании работ других авторов.

Для птиц получено большое число данных по стандартному обмену (обмену покоя в термoneйтральной зоне) и его зависимости от массы тела (King, Farner, 1961; Lasievski, Dawson, 1967; Шилов, 1968; Kendeigh et al., 1977; Зотин, 1979, 1988; Calder, 1981, 1984; Gavrilov, Dolnik, 1985). В этом классе позвоночных наблюдаются заметные различия в коэффициентах, входящих в аллометрическое соотношение (46), у разных отрядов и семейств (Zar, 1968; Зотин, 1979). Особенно велики различия в стандартном обмене отряда воробьинообразных и остальными отрядами птиц. Это различие настолько велико, что нельзя получить единую зависимость стандартного обмена от массы

тела для всего класса птиц (рис.27). Из рис.27 следует, что стандартный обмен представителей отряда воробьиных во всем диапазоне масс заметно выше, чем остальных птиц.

Как и в случае млекопитающих, разными авторами получены довольно близкие величины коэффициентов в аллометрической зависимости (46) для птиц: для 60 видов $a=21.6$, $k=0.74$ (King, Farner, 1961); для 48 видов воробьиных $a=43.1$, $k=0.724$ и 72 видов неворобьиных $a=26.2$, $k=0.723$ (Lasiewski, Dawson, 1967); для 99 видов воробьиных $a=40.7$, $k=0.74$ и 85 видов неворобьиных $a=25.1$, $k=0.74$ (Зотин, 1979); для 138 ($n=242$) видов воробьиных и 90 ($n=151$) неворобьиных птиц по данным Гаврилова и Дольник (Gavrilov, Dol'nik, 1985) соответственно $a=34.5$, $k=0.75$ и $a=26.2$, $k=0.73$ (Зотин, 1988). Использование собранных нами данных о стандартном обмене птиц [159 видов воробьиных ($n=247$) и 180 видов неворобьиных ($n=254$)] и применение статистически правильного метода определения коэффициентов k в аллометрических соотношениях (Зотин, 1999) показало, что аллометрические соотношения для птиц имеют вид:

воробьинообразные:

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = 37,2M^{0.72},$$

где $k=0.720\pm 0.182$;

остальные птицы (без представителей отряда колибриобразных):

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = 30.7M^{0.71},$$

где $k=0.712\pm 0.070$;

колибриобразные:

(126)

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = 107.0M^{0.60},$$

где $k=0.599\pm 0.192$.

Полученные значения коэффициента k достоверно не отличаются от константы Хемингсена. Таким образом, мы вправе использовать для вычисления коэффициента a и a' стандартный для всех птиц коэффициент $k=0.75$.

При расчетах Cr у птиц, подобно млекопитающим, следует учитывать, что они являются гомойотермными животными. Температура тела птиц даже в

термонейтральной зоне равна примерно 40-41°C, это намного выше, чем 20°C, при которой определяется стандартный обмен у пойкилотермных животных. Поэтому, чтобы сравнить критерий упорядоченности тех и других необходимо, как уже говорилось в отношении млекопитающих, привести стандартный обмен по кривой Крога (69) к 20°C. Мы сделали это, учитывая средние данные о температуре тела представителей отдельных отрядов птиц (Dawson, Hudson, 1970; Гаврилов, Зотин, 1998).

Большую трудность при вычислении критерия упорядоченности представляет учет климатической зоны, в которой живут те или иные виды птиц. Дело в том, что многие из них являются перелетными, т.е. гнездуются они в северном полушарии, а на зиму мигрируют в теплые страны. В подобных случаях мы использовали коэффициент a_y/a_T равный не 1.66, а 1.33.

Данные о стандартном обмене и критерии упорядоченности для отдельных отрядов птиц приведены в табл.39. Как видно из этой таблицы колибриобразные имеют самый высокий критерий упорядоченности.

Согласно Карташеву (1974), в классе птиц имеется 33 отряда. В нашем обзоре (Гаврилов, Зотин, 1998) собраны данные о массе и интенсивности дыхания представителей 26 отрядов птиц (табл.39). Для некоторых отрядов известны данные о дыхании 2-3 видов птиц, поэтому их положение в системе отрядов птиц, расположенных в порядке возрастания критерия упорядоченности (табл.39), достаточно условно. В отношении остальных отрядов, представленных в табл.39, кроме воробьинообразных, также пока невозможно гарантировать правильность их позиции. И дело не только в том, что для многих отрядов получено недостаточное число данных о дыхании, но и в особенностях экологии разных птиц, которая может вносить заметную ошибку в определение уровня стандартного обмена, особенно когда он мало отличается в разных отрядах. Известно, например, что колибри в состоянии покоя впадают в оцепенение, характеризующееся очень низким уровнем интенсивности дыхания (Pearson, 1953). Поэтому для этих птиц стандартный обмен следует изучать не в состоянии покоя, как для других животных, а перед началом полета или сразу после окончания полета, когда колибри выходят из состояния оцепенения или еще не успели в него попасть. Но это в свою очередь приводит к тому, что у них определяют не стандартный, а активный обмен. Этим можно объяснить

чрезвычайно высокую величину коэффициента a и критерия упорядоченности для колибриобразных, показанную в табл.39.

Несмотря на сказанное, нам кажется правильным строить макросистематику по отрядам в классе птиц в соответствии с критерием упорядоченности Cr , который, во-первых, является реально измеримой величиной, и, во-вторых, отражает последовательность возникновения отрядов в процессе эволюции.

Сложнее дело обстоит с попыткой построения макросистематики птиц на уровне семейств. К настоящему времени, пожалуй, можно наметить такую макросистему только для отряда воробьинообразных, так как для этого отряда имеется достаточно большое число измерений дыхания.

В этом отряде 72 семейства (Караташев, 1974). В нашей работе (Гаврилов, Зотин, 1998) собраны данные об интенсивности дыхания и массе тела только 26 семейств. В табл.40 приводятся средние величины коэффициента a в термонейтральной зоне и критерий упорядоченности Cr для этих семейств. При расчете критерия упорядоченности принималось, что для всех видов воробьинообразных температура тела равна 40.6°C . Для перелетных птиц, зимующих в теплых странах, принято $a_w/a_t=1.33$.

Т а б л и ц а 39

Коэффициент a , мВт/г (по данным о стандартном обмене в термонейтральной зоне), средняя температура тела $t^{\circ}\text{C}$ и критерий упорядоченности Cr (приведенный к температуре 20°C), в разных таксонах класса Aves (Птицы). N - число изученных видов, n - число измерений.

Таксоны	a	$t^{\circ}\text{C}$	Cr	N	n
Надотряд Impennes	22.34 ± 0.80		70.75 ± 2.52	5	6
Отряд Sphenisciformes	22.34 ± 0.80	38.2	70.75 ± 2.52	5	6
Надотряд Neognathae	32.77 ± 0.59		112.35 ± 1.26	333	493
Отряд Apterygiformes	11.88	38.4*	60.28	1	1
Отряд Caprimulgiformes	$15,91\pm 1.71$	40.0*	63.12 ± 8.18	6	9
Отряд Gruiformes	21.03	40.9	64.75	2	2
Отряд Ralliformes	22.32	40.5	68.99	2	2

Отряд Anseriformes	24.25±1.15	41.0*	71.37±2.37	9	23
Отряд Cuculiformes	21.07	42.1*	71.68	2	2
Отряд Columbiformes	21.93±1.02	40.6	72.73±3.83	11	21
Отряд Falconiformes	21.90±1.46	40.2	76.9±5.53	15	16
Отряд Casuariiformes	16.76	39.8*	76.91	2	3
Отряд Strigiformes	18.46±1.06	37.9	77.25±5.23	10	15
Отряд Ciconiiformes	23.52±0.89	40.9*	82.07	7	7
Отряд Galliformes	22.75±1.01	40.1	86.36±2.02	19	33
Отряд Piciformes	27,78	41.0*	92.25	2	2
Отряд Procellariiformes	29.07±2.97	39.2	92.78±5.05	9	12
Отряд Trogoniformes	21,83	40.5	94.40	1	1
Отряд Lariformes	30.43±43	40.3	95.62±5.96	10	11
Отряд Coraciiformes	26,59	40.0*	96.12	1	1
Отряд Charadriiformes	29.33±1.40	40.4*	101.86±4.75	11	11
Отряд Psittaciformes	26.57±1.35	41.1	109.19±5.56	14	24
Отряд Rheiformes	23.65	39.5	113.99	1	2
Отряд Struthioniformes	24.25	39.5	114.19	1	3
Отряд Passeriformes	37,24±0.47	40.6	116.35±1.41	159	247
Отряд Alciformes	43.3±3.15	40.1	116.71±8.49	4	5
Отряд Pelecaniformes	28.29	40.6	121.33	4	4
Отряд Apodiformes	26,52±1.10	40.1*	126.91±7.98	7	8
Отряд Coliiformes**	59,74±5.01		286.08±22.1	23	28

* Из Dawson, Hudson, 1970; ** В основном по данным Krüger et al., 1982

Т а б л и ц а 40

Коэффициент a , мВт/г и критерий упорядоченности Cr в разных семействах отряда **Passeriformes** (Воробьинообразные). N - число изученных видов, n - число измерений.

Таксон	a	Cr	N	n
Подотряд Passeres	37.29±0.47	115.63±1.37	153	241
Сем. Paradoxornithidae	38.38	99.15	1	2

Сем. Bombycillidae	38.52	99.50	1	1
Сем. Parulidae	29.22±0.58	100.39±2.00	13	13
Сем. Alaudidae	32.20	103.48	3	4
Сем. Cinclidae	24.38	104.55	1	1
Сем. Fringillidae	38.02±0.63	105.63±1.65	48	87
Подсем. Pyrrhuloxiinae	35.28±1.33	98.49±1.56	4	6
Подсем. Emberizinae	35.20±1.03	98.67±2.71	20	34
Подсем. Fringillinae	40.52±0.74	111.88±2.02	24	46
Сем. Corvidae	32.63±2.30	107.83±6.18	13	18
Сем. Oriolidae	32.84	112.84	1	2
Сем. Laniidae	32.94	113.15	3	4
Сем. Sylviidae	35.82±0.88	120.72±2.39	13	16
Сем. Muscicapidae	35.25	121.10	2	2
Сем. Motacillidae	35.26±0.83	121.14±2.87	5	5
Сем. Sittidae	40.71	121.31	2	2
Сем. Paridae	44.23±1.91	124.79±6.61	6	13
Сем. Icteridae	36.63±2.75	125.85±9.44	4	6
Сем. Hirundinidae	36.90±1.98	126.78±6.81	4	5
Сем. Ploceidae	38.63±	129.14±3.27	8	28
Сем. Turdidae	37.67±1.35	129.43±4.63	16	19
Сем. Regulidae	51.30	132.52	1	1
Сем. Sturnidae	43.54	135.17	2	4
Сем. Prunellidae	46.53	136.86	1	2
Сем. Troglodytidae	47.00	138.90	2	2
Сем. Drepanididae	37.18	159.41	3	3
Подотряд Tyranni	35.05±0.48	145.01±2.11	6	6
Сем. Tyrannidae	37.33	128.24	1	1
Сем. 9	31.06	133.18	4	4
Сем. Pipridae	48.76	209.11	1	1

Подотряды, семейства и подсемейства воробьинообразных в табл.40 расположены в порядке возрастания критерия упорядоченности. Здесь также нет

полной уверенности в правильности расположения этих подразделений. В частности, семейство американских славковых (сем. *Harulidae*), по-видимому, незаслуженно имеет довольно низкий показатель. Дело в том, что о дыхании представителей этого семейства мы можем судить только по работе Ярбро (Yarbrough, 1971), а все его данные о стандартном обмене явно занижены. Следовательно, для правильного расположения отдельных семейств в отряде воробьинообразных, так же, как отдельных отрядов в классе птиц, в соответствии с критерием упорядоченности требуется еще значительная работа по накоплению данных о стандартном обмене разных видов птиц. Следует только отметить, что расположение семейств в отряде воробьинообразных (табл.40), так же, как отрядов в классе птиц (табл.39), в порядке увеличения критерия упорядоченности не совпадает с расположением, приводимым в книге Карташева (1974).

Возвращаясь к стандартному обмену и критерию упорядоченности для всех птиц, опираясь на данные, приводимые в табл.39, напомним:

Класс <i>Aves</i>	$a=32.64\pm 0.58$; $Cr=111.9\pm 2.4$	
Класс <i>Aves</i> (без воробинных)	$a=28.20\pm 0.99$; $Cr=107.5\pm 4.6$	(127)
Отряд <i>Passeriformes</i>	$a=37.24\pm 0.47$; $Cr=116.4\pm 1.4$	
Отряд <i>Coliiformes</i>	$a=59.74\pm 5.01$; $Cr=286.1\pm 22.1$	

Подводя итоги для всего типа позвоночных, получим в среднем по данным, приводимых в формулах (119)-(127):

Тип <i>Vertebrata</i>	$a=6.93$; $Cr=33.61$	(128)
-----------------------	-----------------------	-------

Глава 4. Прогрессивная эволюция и биоэнергетический прогресс

Согласно термодинамике неравновесных процессов, при протекании необратимых процессов любая термодинамическая система стремится к равновесию, т.е. к наиболее вероятному состоянию. В то же время, согласно принципу наискорейшего спуска в достаточно сложной системе существуют

подсистемы, которые двигаются в обратном направлении от состояния равновесия, т.е. от более вероятного к менее вероятному состоянию. Это можно отнести и к такой сложной системе, как биосфера: в целом она движется к состоянию равновесия, но существует ряд таксонов организмов, которые эволюционируют в противоположном направлении. Изменение таких организмов мы и называем *прогрессивной эволюцией*.

Как отмечалось, эволюция любой открытой системы сопровождается изменением функции внешней диссипации: она уменьшается при приближении системы к равновесию и увеличивается при удалении от равновесия. Так как для живых организмов функцию внешней диссипации с известным приближением можно приравнять удельной скорости потребления кислорода организмами, т.е. стандартному обмену, то основным признаком прогрессивной эволюции является увеличение стандартного обмена, входящего в состав критерия упорядоченности. Хотя прогрессивная эволюция основана на изменении энергетического метаболизма, она не идентична *биоэнергетическому прогрессу*, так как прогрессивная эволюция предполагает не только усиление энергетики, но и совершенствование морфологического строения, поведения и функционирования организмов в процессе эволюции

1. Изменение энергетического обмена в ходе эволюции

Как отмечалось выше, вывод Дольника (1968), согласно которому по мере усложнения организации животных стандартный обмен заметно возрастает, подтверждается всеми известными нам данными. Чтобы сделать этот вывод еще более наглядным мы собрали данные, представленные в табл.6-11,13,15-24,26-37,39,40 и в формулах (87)-(94), (96-108), (110-128), в одном месте (табл.41).

Т а б л и ц а 41

Сводная таблица коэффициентов a (мВт) и критериев упорядоченности Cr в разных типах, классах и отрядах животных. N - число изученных видов, n - число измерений.

Таксон	a	N	n	Cr
Простейшие				

Тип Apicomplexa	0.046	22	73	0.66
Тип Sarcomastigophora	0.081	47	378	1.16
Тип Ciliophora	0.313	27	148	4.48
Низшие беспозвоночные				
Тип Ctenophora	0.113	5	11	2.17
Тип Coelenterata	0.297	31	47	5.07
Класс Scyphozoa	0.179	12	20	3.48
Класс Hydrozoa	0.194	4	5	3.54
Класс Anthozoa	0.426	15	22	6.81
Черви				
Тип Plathelminthes	0.582	17	32	8.67
Класс Cestoda	0.249	2	3	3.71
Класс Trematoda	0.285	3	3	4.40
Класс Turbellaria	0.466	12	26	6.93
Высшие беспозвоночные				
Тип Echinodermata	0.356	72	94	7.25
Класс Echinoidea	0.249	24	37	5.37
Класс Asteroidea	0.310	23	24	6.53
Класс Holothuroidea	0.367	14	15	7.25
Класс Ophiuroidea	0.409	6	6	8.17
Класс Crinoidea	0.677	5	12	13.98
Тип Arthropoda	0.881	759	1278	14.38
Тип Arthropoda (без Insecta)	0.653	374	749	9.70
Класс Myriapoda	0.405	14	16	5.78
Класс Arachnida	0.530	173	244	9.64
Отряд Amblypygi	0.228	6	8	5.72
Отряд Acariformes	0.277	52	80	4.87
Отряд Scorpiones	0.272	17	29	6.84
Отряд Parasitiformes	0.513	29	37	8.82
Отряд Aranei	0.601	63	78	11.19
Отряд Solifugae	0.746	1	2	17.39
Отряд Opiliones	3.019	5	10	48.51

Класс Crustacea	1.208	200	504	20.72
Отряд Cirripeda	0.191	2	11	3.12
Отряд Cumacea	0.318	2	3	6.89
Отряд Mysidacea	0.743	10	30	13.32
Отряд Decapoda	0.770	61	138	14.61
Отряд Spelaogriphacea	1.047	1	1	16.90
Отряд Isopoda	1.089	18	73	18.49
Отряд Tanaidacea	0.911	1	1	19.57
Отряд Amphipoda	1.362	34	68	21.46
Отряд Soropoda	1.292	53	102	22.17
Отряд Phyllopoda	1.769	5	33	30.15
Отряд Ostracoda	1.129	2	2	30.26
Отряд Euphasiacea	1.976	9	35	32.51
Отряд Anostraca	5.955	2	7	122.39
Класс Insecta	1.792	405	556	33.10
Отряд Collembola	0.630	19	22	8.32
Отряд Blattodea	0.995	13	35	16.42
Отряд Hemiptera	1.238	10	14	19.43
Отряд Dermaptera	1.328	1	1	19.78
Отряд Isoptera	1.197	2	2	29.14
Отряд Plecoptera	2.024	8	8	30.15
Отряд Orthoptera	2.118	31	36	34.40
Отряд Homoptera	2.046	6	7	36.64
Отряд Odonata	1.957	15	16	44.32
Отряд Coleoptera	1.235	109	120	26.08
Отряд Lepidoptera	2.096	74	83	44.09
Отряд Diptera	2.894	67	124	48.43
Отряд Hymenoptera	1.330	50	88	24.31
Сем. Apidae	4.122	7	13	73.47
Сем. Formicidae	0.654	39	71	12.59
Тип Mollusca	1.060	221	388	21.03
Тип Mollusca (без Cephalopoda)	0.670	203	347	12.10

Класс Bivalvia	0.603	50	78	10.64
Отряд Taxodonta	0.45	3	3	6.94
Отряд Eulamellibranchia	0.54	34	47	8.41
Отряд Dysodonta	0.76	13	28	12.94
Класс Gastropoda	0.689	144	259	13.86
Отряд Gymnosomata	0.687	8	8	10.40
Отряд Basommatophora	0.616	30	61	11.57
Отряд Archaeogastropoda	0.571	29	52	12.29
Отряд Mesogastropoda	0.650	36	72	13.35
Отряд Nudibranchia	1.154	5	6	17.21
Отряд Stylommatophora	0.982	18	21	18.07
Отряд Neogastropoda	0.817	14	34	18.09
Отряд Sacoglossa	0.980	3	3	25.17
Отряд Cephalaspiea	1.118	1	2	29.95
Класс Loricata	0.802	9	10	16.45
Класс Cephalopoda	4.46	18	41	99.77
Отряд Nautilida	1.03	4	4	27.6
Отряд Octopoda	1.87	5	14	50.08
Отряд Decapoda	6.63	9	23	142.57
Тип Chaetognatha	0.351	6	6	9.52
Тип Tunicata	0.200	7	10	5.29
Тип Vertebrata	6.93	1396	2851	33.61
Водные и полуводные				
Класс Amphioxii	0.304	1	3	5.38
Класс Muxini	0.237	2	2	4.23
Класс Cephalaspidomorphi	1.025	7	12	15.27
Класс Chondrichthyes	1.766	9	16	27.40
Отряд Carcharhiniformes	1.807	5	11	26.54
Отряд Orectolobiformes	1.172	1	1	28.99
Отряд Squaliformes	2.195	1	2	32.71
Отряд Rajiformes	1.842	1	1	27.68
Отряд Torpediniformes	0.950	1	1	23.49

Класс Osteichthyes	1.799	228	446	30.14
Подкласс Sarcopterygii	0.570	4	5	14.10
Подкласс Actinopterygii	1.634	11	16	24.21
Отряд Polypteriformes	0.653	3	4	16.15
Отряд Lepisosteiformes	0.984	2	2	19.49
Отряд Acipenseriformes	1.974	5	8	30.46
Подкласс Teleostei	1.816	213	425	30.46
Отряд Anguilliformes	1.208	6	13	24.98
Отряд Cypriniformes	1.774	37	116	26.85
Отряд Siluriformes	0.877	12	21	16.80
Отряд Cyprinodontiformes	1.492	11	14	32.58
Отряд Scorpaeniformes	1.652	15	21	29.27
Отряд Pleuronectiformes	1.762	11	17	29.49
Отряд Mugiliformes	1.411	2	2	29.95
Отряд Gasterosteiformes	1.739	12	15	31.60
Отряд Perciformes	1.884	70	131	33.09
Отряд Gadiformes	2.114	7	10	33.00
Отряд Salmoniformes	2.331	19	54	34.72
Отряд Gonorhynchiformes	2.131	1	1	52.70
Отряд Clupeiformes	3.779	2	2	56.31
Класс Amphibia	0.719	161	367	12.79
Отряд Caudata	0.394	72	154	7.84
Отряд Gymnophiona	0.509	5	5	12.60
Отряд Anura	0.966	84	208	16.49
Наземные позвоночные				
Класс Reptilia	0.861	188	342	18.22
Отряд Rhynchocephalia	0.510	1	1	12.62
Отряд Testudines	0.810	19	41	15.26
Отряд Squamata	0.868	163	275	18.35
Отряд Crocodylia	0.880	5	25	21.76
Класс Mammalia	24.29	518	1351	104.00
Отряд Monotremata	8.68	3	12	77.28

Отряд Marsupialia	13.46	48	78	88.33
Отряд Sirenia	9.79	2	3	54.59
Отряд Insectivora	39.50	43	86	155.84
Сем. Erinaceidae	12.75	5	11	59.36
Сем. Tenrecidae	7.79	3	4	68.15
Сем. Soricidae	47.28	30	65	180.83
Отряд Edentata	10.11	14	22	76.44
Отряд Lagomorpha	23.25	12	30	82.53
Отряд Hyracoidea	14.63	5	11	82.60
Отряд Carnivora	23.98	35	89	83.06
Отряд Pholidota	8.58	2	3	90.59
Отряд Tyloroda	19.08	2	4	97.69
Отряд Rodentia	24.76	225	718	100.01
Отряд Artiodactyla	27.33	26	82	108.47
Отряд Pinnipedia	31.91	9	23	113.49
Отряд Chiroptera	19.09	48	73	117.95
Отряд Primates	20.44	36	86	118.03
Сем. Hominidae	24.41	1	13	148.17
Отряд Cetacea (Сем. Delphinidae)	34.54	5	14	118.09
Отряд Perissodactyla	32.28	3	17	136.87
Класс Aves	32.64	338	499	111.86
Отряд Apterygiformes	11.88	1	1	60.28
Отряд Caprimulgiformes	15.91	6	9	63.12
Отряд Gruiformes	21.03	2	2	64.75
Отряд Ralliformes	22.32	2	2	68.99
Отряд Sphenisciformes	22.34	5	6	70.75
Отряд Anseriformes	24.25	9	23	71.37
Отряд Cuculiformes	21.07	2	2	71.68
Отряд Columbiformes	21.93	11	21	72.73
Отряд Falconiformes	21.90	15	16	76.90
Отряд Casuariiformes	16.76	2	3	76.91
Отряд Strigiformes	18.46	10	15	77.25

Отряд Ciconiiformes	23.52	7	7	82.07
Отряд Galliformes	22.75	19	33	86.36
Отряд Piciformes	27.78	2	2	92.25
Отряд Procellariiformes	29.07	9	12	92.78
Отряд Trogoniformes	21.83	1	1	94.40
Отряд Lariformes	30.43	10	11	95.62
Отряд Coraciiformes	26.59	1	1	96.12
Отряд Charadriiformes	29.33	11	11	101.86
Отряд Psittaciformes	26.57	14	24	109.19
Отряд Rheiformes	23.65	1	2	113.99
Отряд Struthioniformes	24.25	1	3	114.19
Отряд Passeriformes	37.24	159	247	116.35
Сем. Coidae	32.63	13	18	107.83
Отряд Alciformes	43.30	4	5	116.71
Отряд Pelecaniformes	28.29	4	4	121.33
Отряд Apodiformes	26.52	7	8	126.91
Отряд Coliiformes	59.74	23	28	286.08

Как видно из этой таблицы коэффициент a и критерий упорядоченности Cr значительно возрастает по мере усложнения строения и функционирования животных. Коэффициент a , представленный в табл.41 характеризует сопоставимый уровень стандартного обмена разных таксонов животных. Его увеличение по мере усложнения строения животных показывает, что прогрессивная эволюция сопровождалась значительным усилением энергетического метаболизма. Так, гребневики имеют стандартный обмен в два раза больший, чем амебы, а моллюски в десять раз больше, чем последние. У позвоночных энергетический метаболизм выше, чем у беспозвоночных, за исключением насекомых, у которых стандартный обмен (коэффициент a) выше, чем у амфибий, рыб и рептилий (табл.41). Среди позвоночных самая большая величина стандартного обмена наблюдается у птиц.

Оказалось также (Зотин, Криволицкий, 1982; Зотин, 1984; Zotin, 1990), что если сопоставить данные о стандартном обмене отдельных типов и классов животных со временем обнаружения их в палеонтологической летописи, то мы

получаем кривую биоэнергетического прогресса в реальном геологическом масштабе времени. Теперь мы можем уточнить эту кривую, используя данные разных авторов (Друшиц, Обручева, 1971; Геохронологическая таблица, 1974; Savage, Russel, 1983; Афанасьев, 1987; Зотин и др., 1990; Расницын, 1990; Кэрролл, 1992, 1993 a,b) о времени возникновения тех или иных таксонов животных в процессе эволюции (табл.42).

Т а б л и ц а 42

Время возникновения отдельных типов, классов и отрядов животных. Данные о времени возникновения таксонов животных взяты из разных сводок.

Таксон	Время возникновения таксона		T_{cp}^*	Авторы**
	Геологический период	млн. лет	млн. лет	
Тип Sarcomastigophora	Докембрий	700	700	1
Тип Ctenophora	Докембрий	600	600	1
Тип Coelenterata	Нижний кембрий	340	402	2
Класс Scyphozoa	Средний кембрий	320	320	2
Класс Hydrozoa	Нижний кембрий	340	340	2
Класс Anthozoa	Нижний ордовик	490	490	2
Тип Arthropoda	Нижний кембрий	544	248	83
Класс Myriapoda	Средний кембрий	530	530	4
Класс Crustacea	Средний кембрий	530	259	4
Отряд Cirripeda	Силур	420	420	4
Отряд Mysidacea	Средний карбон	320	320	4
Отряд Decapoda	Нижний триас	225	225	4
Отряд Isopoda	Средний триас	215	215	4
Отряд Tanaidacea	Средняя юра	165	165	4
Отряд Amphipoda	Средний девон	375	375	4
Отряд Copepoda	Средний триас	215	215	4
Отряд Phyllopoda	Средний карбон	320	320	4
Отряд Ostracoda	Нижний ордовик	490	490	4
Отряд Anostraca	Средний эоцен	45	45	4
Класс Arachnida	Силур	420	326	5
Отряд Amblypygi	Средний карбон	320	320	5

Отряд Acariformes	Средний девон	375	375	5
Отряд Scorpiones	Силур	420	420	5
Отряд Parasitiformes	Палеоген	45	45	5
Отряд Aranei	Средний девон	375	375	5
Отряд Solifugae	Средний карбон	320	320	5
Отряд Opiliones	Средний карбон	320	320	5
Класс Insecta	Нижний карбон	340	195	5, 6
Отряд Collembola	Средний девон	375	375	5
Отряд Blattodea	Средний карбон	320	320	5, 6
Отряд Hemiptera	Нижняя юра	185	185	5
Отряд Dermoptera	Средняя юра	165	165	5
Отряд Isoptera	Палеоген	45	45	5
Отряд Plecoptera	Нижняя пермь	270	270	5, 6
Отряд Orthoptera	Верхний карбон	295	295	5, 6
Отряд Homoptera	Нижний карбон	340	340	5
Отряд Odonata	Нижний карбон	340	340	5, 6
Отряд Coleoptera	Нижняя пермь	270	270	5, 6
Отряд Lepidoptera	Палеоген	45	45	5
Отряд Diptera	Верхний триас	200	200	5, 6
Отряд Hymenoptera	Верхний триас	200	45	5, 6
Сем. Apidae	Палеоген	45	45	5
Сем. Formicidae	Палеоген	45	45	5
Тип Mollusca	Нижний кембрий	560	354	7
Класс Loricata	Нижний девон	395	395	8, 9
Класс Bivalvia	Верхний кембрий	510	491	9, 10
Отряд Taxodonta	Верхний кембрий	510	510	9
Отряд Eulamellibranchia	Нижний ордовик	490	490	9
Отряд Dysodonta	Нижний ордовик	490	490	9
Класс Gastropoda	Нижний кембрий	560	346	7, 11
Отряд Gymnosomata	Средний эоцен	45	45	11
Отряд Vasommatophora	Средний карбон	320	320	11
Отряд Archaeogastropoda	Нижний кембрий	560	560	11

Отряд Mesogastropoda	Средний ордовик	470	470	11
Отряд Nudibranchia	Верхний мел	85	85	11
Отряд Stylommatophora	Верхний мел	85	85	11
Отряд Neogastropoda	Верхний мел	85	85	11
Отряд Cephalaspiea	Средний карбон	320	320	11
Класс Cephalopoda	Нижний кембрий	560	131	12, 13
Отряд Nautilida	Нижний кембрий	560	560	13
Отряд Ostopoda	Верхний мел	85	85	14
Отряд Decapoda	Верхний мел	85	85	14
Тип Echinodermata	Нижний кембрий	560	459	7, 15
Класс Echinoidea	Верхний ордовик	450	450	15
Класс Asteroidea	Нижний ордовик	490	490	15
Класс Holothuroidea	Нижний девон	395	395	15
Класс Ophiuroidea	Нижний ордовик	490	490	15
Класс Crinoidea	Нижний ордовик	490	490	15
Тип Tunicata	Верхний силур	415	415	15
Тип Vertebrata	Нижний кембрий	560	82	16
Класс Amphioxii	Нижний кембрий	560	560	16
Класс Muxini	Средний кембрий	535	535	16
Класс Cephalaspidomorphi	Средний кембрий	535	535	16
Класс Chondrichthyes	Средний девон	375	139	17
Отряд Carcharhiniformes	Верхняя юра	145	145	17
Отряд Orectolobiformes	Верхняя юра	145	145	17
Отряд Squaliformes	Верхняя юра	145	145	17
Отряд Rajiformes	Верхняя юра	145	145	17
Отряд Torpediniformes	Средний эоцен	45	45	17
Класс Osteichthyes	Средний девон	375	79	17
Подкласс Sarcopterygii	Средний девон	375	375	17
Подкласс Actinopterygii	Средний девон	375	131	17
Отряд Polypteriformes	Средний эоцен	45	45	17
Отряд Lepisosteiformes	Верхний мел	85	85	17

Отряд Acipenseriformes	Нижняя юра	185	185	17
Подкласс Teleostei	Верхний триас	200	74	17
Отряд Anguilliformes	Верхний мел	85	85	17
Отряд Cypriniformes	Верхний мел	85	85	17
Отряд Siluriformes	Верхний мел	85	85	17
Отряд Cyprinodontiformes	Средний олигоцен	30	30	17
Отряд Scorpaeniformes	Палеоцен	60	60	17
Отряд Pleuronectiformes	Средний эоцен	45	45	17
Отряд Mugiliformes	Средний эоцен	45	45	17
Отряд Gasterosteiformes	Средний эоцен	45	45	17
Отряд Perciformes	Верхний мел	85	85	17
Отряд Gadiformes	Палеоцен	60	60	17
Отряд Salmoniformes	Нижний эоцен	53	53	17
Отряд Gonorhynchiformes	Верхний мел	85	85	17
Отряд Clupeiformes	Верхний мел	85	85	17
Класс Amphibia	Верхний девон	360	168	18
Отряд Caudata	Верхняя юра	145	145	18
Отряд Anura	Нижняя юра	185	185	18
Класс Reptilia	Верхний карбон	295	225	18
Отряд Testudines	Верхний триас	200	200	18
Отряд Squamata	Верхняя пермь	240	240	18
Отряд Crocodylia	Мел	100	100	18
Класс Mammalia	Верхний триас	200	56	16
Отряд Monotremata	Нижний мел	120	120	16, 19
Отряд Marsupialia	Нижний мел	120	120	16, 19
Отряд Sirenia	Средний эоцен	45	45	19
Отряд Insectivora	Верхний мел	85	39	16, 19
Сем. Erinaceidae	Нижний эоцен	53	53	19
Сем. Tenrecidae	Плейстоцен	2	2	19
Сем. Soricidae	Верхний эоцен	39	39	19
Отряд Edentata	Верхний палеоцен	59	59	19
Отряд Lagomorpha	Верхний палеоцен	59	59	19

Отряд Hyracoidea	Средний эоцен	45	45	16, 19
Отряд Carnivora	Средний эоцен	45	45	16, 19
Отряд Pholidota	Верхний палеоцен	59	59	19
Отряд Tylopoda	Средний эоцен	45	45	16, 19
Отряд Rodentia	Нижний эоцен	53	53	16, 19
Отряд Artiodactyla	Нижний эоцен	53	53	16, 19
Отряд Pinnipedia	Нижний миоцен	23	23	16, 19
Отряд Chiroptera	Нижний эоцен	53	53	16, 19
Отряд Primates	Палеоцен	60	60	16, 19
Сем. Hominidae	Верхний плиоцен	5	5	19
Отряд Cetacea	Средний эоцен	45	23	19
Сем. Delphinidae	Нижний миоцен	23	23	19
Отряд Perissodactyla	Нижний эоцен	53	53	16, 19
Класс Aves	Верхняя юра	145	44	16
Отряд Apterygiformes	Плейстоцен	2	2	18
Отряд Caprimulgiformes	Средний плиоцен	8	8	18
Отряд Gruiformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Ralliformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Sphenisciformes	Средний олигоцен	30	30	18
Отряд Anseriformes	Верхний мел	85	85	18
Отряд Cuculiformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Columbiformes	Средний олигоцен	30	30	18
Отряд Falconiformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Casuariiformes	Плейстоцен	2	2	18
Отряд Strigiformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Ciconiiformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Galliformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Piciformes	Верхний эоцен	39	39	18
Отряд Procellariiformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Trogoniformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Lariformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Coraciiformes	Верхний эоцен	39	39	18

Отряд Charadriiformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Psittaciformes	Средний олигоцен	30	30	18
Отряд Rheiformes	Средний плиоцен	8	8	18
Отряд Struthioniformes	Средний миоцен	18	18	18
Отряд Passeriformes	Средний эоцен	45	45	18
Сем. Coidae	Плейстоцен	2	2	18
Отряд Alciformes	Средний эоцен	45	45	18
Отряд Pelecaniformes	Верхний мел	85	85	18
Отряд Apodiformes	Средний эоцен	45	45	18

Примечания: *) Рассчитано по формуле (129)

**) Авторы: 1 - Несис, 1984; 2 - Соколов, 1962; 3 - Ланге, 1969а; Ланге, 1969б; 4 - Чернышева, 1960; 5 - Родендорф, 1962; 6 - Расницын, 1990; 7 - Несис, 1994; 8 - Властов, Матекин, 1968; 9 - Эберзин, 1960; 10 - Филатова, 1968; 11 - Пчелинцев, Коробков, 1960; 12 - Природа, 1984. №1. С.119; Природа, 1987. №11. С.116; 13 - Руженцев, 1962; 14 - Луппов, Друщиц, 1958; 15 - Геккер, 1964; 16 - Кэрролл, 1992, 1993а.б; 17 - Обручев, 1964; 18 - Рождественский, Татарин, 1964; 19 - Громова, 1962.

Следует отметить, что для крупных таксонов время возникновения датируется часто по ныне вымершим группам животных. В то же время коэффициент a и критерий упорядоченности C_r мы рассчитывали для современных животных. Поэтому для построения кривых биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции мы использовали среднее время происхождения тех современных групп животных, по которым рассчитывались коэффициент a и критерий упорядоченности C_r :

$$T_{cp} = \frac{\sum (T_i n_i)}{\sum n_i}, \quad (129)$$

где T_{cp} - среднее время появления современных животных; T_i - время возникновения таксонов более низкого порядка; n_i - число измерений дыхания для соответствующих групп животных.

На рис.28 показано изменение коэффициента a и критерия упорядоченности Cr в процессе реальной эволюции разных типов животных по данным, приводимым в табл.41 и 42. Как видно из этого рисунка сопоставимый стандартный обмен [коэффициент a из аллометрических соотношений (46) и (47)] непрерывно растет по мере усложнения строения и функционирования животных в процессе эволюции. Здесь интенсивность потребления кислорода пойкилотермными животными приведена к температуре 20°C, а интенсивность дыхания гомойотермных животных приведена к термонеutralной зоне. Кривая, изображенная на рис.28, показывает направление и скорость биоэнергетического прогресса животных.

Если мы хотим построить кривую собственно прогрессивной эволюции, то должны использовать не коэффициент a из аллометрического соотношения (46) или (47), а критерий упорядоченности (74). В состав этого критерия в качестве переменной входит вместо коэффициента a коэффициент a' . В отличие от коэффициента a , коэффициент a' зависит, как не раз говорилось, от климатических условий, в которых живут животные, от степени оводненности их тела и других особенностей строения и условий жизни животных. Особо следует подчеркнуть, что при вычислении критерия упорядоченности средние величины коэффициента a' надо приводить к температуре 20°C не только для пойкилотермных, но и для гомойотермных. Это делается по единой кривой Круга (68). Другими словами, сравниваемые величины коэффициентов a для млекопитающих и птиц, приводимые в работах Дольника (1968, 1982), и других авторов (Коноплев, Зотин, 1975; Коноплев и др., 1975; Зотин, Криволицкий, 1982; Зотин, 1984; Зотин и др., 1990; Zotin, 1990) относятся только к биоэнергетическому прогрессу, а не к прогрессивной эволюции.

Как говорилось, биоэнергетический прогресс характеризует увеличение энергетики организмов в процессе эволюции, а прогрессивная эволюция - степень удаленности организмов от начального, близкого к равновесию, состояния среды, в которой зародилась жизнь.

Кривая прогрессивной эволюции для разных типов животных показана на том же рисунке, что и кривая биоэнергетического прогресса (рис.28). Эти кривые, конечно, немного отличаются друг от друга, но это отличие не носит

принципиального характера, и это естественно, так как и та и другая связаны с изменением стандартного обмена в ходе эволюции.

2. Биологический и физический смысл эволюционного прогресса

Как видно из сказанного выше, в эволюционном прогрессе организмов мы различаем биоэнергетический прогресс, измеряемый с помощью коэффициента a [(46), (47)], и собственно прогрессивную эволюцию, измеряемую с помощью критерия упорядоченности (74). То и другое имеет несколько отличный биологический и физический смысл.

Согласно Печуркину (1982) существует магистральное направление эволюции организмов, связанное со способностью захватывать и использовать потоки свободной энергии. Речь идет, в конечном счете, об использовании энергии, поступающей на Землю от Солнца. Градиент энергии между Солнцем и Землей как бы создает особую нишу, заполнение которой чрезвычайно выгодно для организмов, так как они при этом получают заметные эволюционные преимущества. Это магистральное направление, представленное на рис.28, соответствует биоэнергетической направленности эволюционного процесса и прогрессивной эволюции в целом.

Биоэнергетический прогресс. Биологический смысл направленности этого процесса очевиден, так как более высокий уровень энергетики животных создает значительные преимущества в борьбе за жизнь, при освоении новых территорий, в процессе адаптации к меняющимся условиям среды и др. Для движения эволюции в этом направлении не требуется особых сил или принципов, как думали Светицкий (1980, 1981) и Печуркин (1982), так как естественный отбор сам направляет эволюцию по пути повышения уровня стандартного обмена, что сопровождается совершенствованием всех систем организмов и усилением активного и максимального обмена.

Максимальный обмен у всех животных независимо от размеров и систематического положения прочно связан с величиной стандартного обмена (рис.12) и превышает последний больше, чем в 9 раз (Донцова, Зотин, 1980; Зотин, 1988; см. формулу (82)). Поэтому усиление стандартного обмена в

процессе эволюции автоматически приводит к увеличению максимального обмена. Высокий уровень стандартного и максимального обмена означает, что в случае необходимости животные, относящиеся к прогрессивной ветви эволюции, способны совершать значительно более мощные действия (бег, борьба за жизнь, продолжительность работы), чем их предки и сотоварищи по биоценозу, сохранившие прежний уровень стандартного обмена.

Энергетический обмен коррелирует с числом видов и родов в крупных таксонах, что свидетельствует в пользу того, что он является одним из факторов микроэволюции (Стрельников, 1970б).

Повышение энергетического обмена приводит к появлению новых возможностей в отношении совершенствования точности работы управляющих и регулирующих систем организмов, т.е. к увеличению степени организованности животных и растений. Очевидно, однако, что движение растений и животных по пути биоэнергетического прогресса не безгранично. Оно ограничено, с одной стороны, количеством солнечной энергии, которую способны освоить растения за счет фотосинтеза, с другой, - предельным повышением температуры тела животных, которая не может быть выше 45-50°C, так как при этом начинается тепловая денатурация белков.

Рассмотрим сначала вопрос о возможности использования солнечной энергии, как основного источника жизни на Земле, для дальнейшего усиления энергетики животных и их продвижения по пути эволюционного прогресса. По расчетам специалистов на Землю попадает 10^{17} Вт энергии, излучаемой Солнцем (Горшков, 1990). Растения путем фотосинтеза усваивают около 1% падающей на Землю солнечной энергии (Алексеев, Гирусов, 1981), т.е. около 10^{15} Вт. Если принять, что в настоящее время дальнейшее совершенствование фотосинтеза и способов улавливания солнечной энергии растениями путем изменения строения и расположения листьев, достигло предела, то количество солнечной энергии, в рамках которого животные могли бы совершенствовать энергетику и получать те преимущества в борьбе за жизнь, о которых говорилось выше, составляют порядка 10^{15} Вт. Дальнейшие расчеты затруднены тем, что начальные возможности растений усваивать солнечную энергию были значительно ниже, чем сейчас, но они постепенно совершенствовались в процессе прогрессивной эволюции. Даже приблизительно оценить эти изменения довольно сложно, но,

судя по тому, что за геологическую историю Земли накопилось огромное количество полезных ископаемых, связанных с захоронением неупотребленных остатков растений, животные не успевали использовать всю освоенную растениями солнечную энергию и всегда существовала возможность эволюции животных в сторону усиления энергетики, т.е. в сторону биоэнергетического прогресса. Биоэнергетический прогресс растений состоял в увеличении КПД усвоения солнечной энергии, и предел здесь был достигнут достаточно быстро по эволюционным масштабам времени, так как, судя по универсальности основных ферментативных составляющих фотосинтеза, низшие и высшие растения отличаются мало. Поэтому в настоящее время биоэнергетический прогресс, по-видимому, может осуществляться только за счет перераспределения солнечной энергии, освоенной растениями, т.е. путем совершенствования животных, стоящих на вершине пирамиды пищевых цепей в природе.

Прогрессивная эволюция. Хотя в определение критерия упорядоченности (74) входит коэффициент a , физический и биологический смысл прогрессивной эволюции несколько отличается от биоэнергетического прогресса.

Рассмотрим сначала физический смысл прогрессивной эволюции. С точки зрения термодинамики наиболее вероятным состоянием физической системы является состояние равновесия. Если система отклоняется от равновесия, то вероятность ее состояния уменьшается, а степень упорядоченности возрастает. Чем дальше от равновесия находится термодинамическая система, тем более упорядоченной она должна быть в устойчивом состоянии. В этом и состоит физический смысл прогрессивной эволюции: все большее удаление организмов от состояния равновесия. Это утверждение основано на термодинамических доказательствах, приводимых при выводе критерия упорядоченности (74), и справедливо в той мере, в какой справедливы эти доказательства.

Теперь о биологическом смысле прогрессивной эволюции. Считается, что жизнь на Земле возникла из первичного бульона, находящегося в состоянии, близком к равновесию (Опарин, 1957; Фокс, Дозе, 1975; Фолс, 1982). Первые живые системы, поэтому, были близки к равновесному состоянию и, следовательно, вероятность их состояния была большой, а степень упорядоченности малой. По мере эволюции организмов они все дальше

удалялись от начального, близкого к равновесию состояния и степень их упорядоченности возрастала. Таким образом, биологический смысл прогрессивной эволюции состоит в непрерывном удалении живых систем от состояния той первичной среды, в которой возникла жизнь.

Три методологических проблемы встают при рассмотрении изложенных соображений: 1) кажущееся противоречие между биоэнергетической направленностью эволюционного прогресса и вторым началом термодинамики: живые системы сами собой и со все увеличивающейся скоростью уклоняются от наиболее вероятного, равновесного состояния; 2) вопрос о правомочности использования термодинамики линейных необратимых процессов, на которой основан вывод критерия упорядоченности (74), для рассмотрения такого сложного явления, как эволюция организмов; 3) вопрос о соотношении макро- и микроэволюции, о специфичности механизмов прогрессивной эволюции.

Противоречия, связанные с первой проблемой, часто вызывают различного рода недоумения, а иногда и порождают далеко идущие теории (Тринчер, 1965). Однако в настоящее время можно объяснить биоэнергетическую направленность эволюционного прогресса, не прибегая к экстравагантным выводам. Дело в том, что 99% массы живых организмов Земли, (примерно $2.4 \cdot 10^9$ т сухой массы), составляют растения (Базилевич и др., 1971). Из оставшегося 1% на долю беспозвоночных приходится 97-99% всей зоомассы (Ковда, Янушевская, 1967). Следовательно, биоэнергетический прогресс затрагивает лишь часть организмов, обитающих в биосфере, и часть эта составляет небольшой процент от общей массы живых организмов. В такой большой термодинамической системе, как биосфера, возможны самые невероятные с термодинамической точки зрения процессы, происходящие в одних частях системы за счет сопряженных процессов (10), протекающих в других. Так считают большинство авторов, использующих термодинамику для понимания процессов биологической эволюции (Wicken, 1979-1987; Wiley, Brooks, 1982; Brooks, Wiley, 1984, 1988; Brooks, 1984, 1986). Можно думать поэтому, что биосфера в целом эволюционирует в соответствии с термодинамическими закономерностями в направлении состояния равновесия, но отдельные группы организмов при этом эволюционируют в противоположном направлении.

В отношении возможности использования термодинамики линейных необратимых процессов для описания процессов эволюции организмов можно сказать следующее. Этот раздел термодинамики применим только к системам, близким к равновесию. Живые организмы являются системами, далекими от равновесия и, казалось бы, к ним применима только термодинамика нелинейных необратимых процессов - область термодинамики еще недостаточно разработанная к настоящему времени. Эта проблема уже обсуждалась при рассмотрении процессов индивидуального развития животных (Зотин, Зотина, 1993). В кратком виде основной вывод состоит в следующем. Хотя организмы являются системами, далекими от равновесия, они одновременно являются организованными системами, т.е. системами в которых осуществляются процессы регуляции и управления. За счет этого управления они не только находятся в каждый данный момент времени в стационарном состоянии, но и многие процессы и особенно такие, как онтогенез и филогенез, являются стационарными, т.е. осуществляются через ряд стационарных состояний. Вблизи же от стационарных состояний, как и вблизи от равновесия, справедливы линейные законы, т.е. применимы отношения термодинамики линейных необратимых процессов.

Теперь о соотношении микро- и макроэволюции. Об этом уже кратко говорилось раньше, и более подробно будет говориться в дальнейшем. Основной тезис, который мы отстаиваем, состоит в том, что имеются специальные механизмы макроэволюции, отличные от механизмов микроэволюции, хотя и опирающиеся на последние.

Наконец, о самом главном: почему вообще происходит прогрессивная эволюция, сопровождающаяся усилением энергетики организмов? В настоящее время можно утверждать, что это связано с действием фундаментального термодинамического закона - принципа наискорейшего спуска (Зотин, Зотин, 1995; Zotin, Zotin, 1996). Схематически процесс формирования и эволюции биосферы с точки зрения термодинамики неравновесных процессов можно представить себе следующим образом. На начальных этапах формирования жизни на Земле шел грандиозный переходной процесс, определяемый наличием градиента солнечной энергии. Переходной процесс сопровождался увеличением удельной функции внешней диссипации биосферы, чему в некоторой степени

способствовал и принцип наискорейшего спуска. Этот переходной процесс продолжался многие миллионы или даже миллиарды лет, пока биосфера не достигла стационарного состояния. Это произошло, по-видимому, в конце протерозойской эры, когда установился современный газовый состав атмосферы и был достигнут современный уровень живой массы в биосфере. После этого началось движение биосферы в целом к равновесному состоянию, сопровождающееся уменьшением удельной функции внешней диссипации. С этого момента основным двигателем прогрессивной эволюции в отдельных подсистемах биосферы, т.е. прогрессивной эволюции, связанной с увеличением функции внешней диссипации, стал принцип наискорейшего спуска. Биосфера в целом эволюционирует в направлении состояния равновесия, но для осуществления этого процесса наискорейшим образом некоторые подсистемы биосферы двигаются в обратном направлении - в направлении от равновесия. Этим, видимо, объясняется тот факт, что, начиная с кембрия, быстро возрастает число сложно устроенных организмов, обладающих повышенным энергетическим обменом.

3. Направление и скорость прогрессивной эволюции и биоэнергетического прогресса

Хотя критерий эволюционного прогресса, использованный Ивлевым и Дольником, пока не получил широкого признания (особенно среди профессиональных эволюционистов), нет сомнений, что он может быть положен в основу количественной характеристики эволюционного прогресса, включая расчет скорости биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции.

Исходя из данных, приводимых в табл.41 и рис.28, можно считать, что биоэнергетический прогресс и прогрессивная эволюция *в животном царстве* происходили в следующем направлении:

Простейшие → Гребневики → Кишечнополостные →
→ Черви → Иглокожие → Членистоногие → Моллюски →
→ Оболочники → Полухордовые → Позвоночные,

в типе *моллюсков*:

Панцирные → Двустворчатые → Брюхоногие →
→ Головоногие, (130)

в типе *членистоногих*:

Многоножки → Паукообразные → Ракообразные →
→ Насекомые (131)

в типе *позвоночных*:

Ланцетниковые → Круглоротые → Хрящевые рыбы →
→ Костные рыбы → Земноводные → Пресмыкающиеся → (132)
→ Млекопитающие → Птицы

Значимость этих утверждений становится еще более очевидной, если мы сопоставим величину коэффициента a каждой из изученных групп животных со временем обнаружения представителей этих групп в палеонтологической летописи (Зотин, 1979, 1984; Зотин, Криволицкий, 1982; Leuschner, 1989; Zotin, 1990).

Скорость эволюционного прогресса в животном царстве. Как видно из табл.41, 42 и рис.28, в процессе эволюции происходило последовательное появление новых типов животных с более высоким уровнем энергетического обмена и критерия упорядоченности. Эти типы животных, как говорилось, по всем признакам обладали более сложным строением, совершенным функционированием и поведением. Мы можем, поэтому, судить по кривой, приводимой на рис.28, о скорости биоэнергетического прогресса и скорости прогрессивной эволюции в целом. Эти скорости можно выразить конкретными величинами с размерностью мВт/г·миллион лет.

Прежде чем делать это, следовало бы решить еще один вопрос. Речь идет о количественном описании кривых, показанных на рис.28. Указанные кривые могут быть аппроксимированы различными функциями: степенной,

экспонентой, параболой, гиперболой, функцией Гомперца и т.д. Однако, по нашему мнению, для их аппроксимации лучше всего подходит экспонента (Зотин, Зотин, 1995). Этот вывод имеет хороший теоретический фундамент в виде принципа наискорейшего спуска, согласно которому уклонение подсистемы от стационарного состояния происходит приблизительно по экспоненте (45). Расчет по данным, приводимым в табл.41 и 42, показывает, что биоэнергетический прогресс и прогрессивная эволюция на уровне типов животных в процессе эволюции описывается экспонентой с константами

$$\begin{aligned}
 a &= 7.63 \exp(0.0070t_g), \\
 Cr &= 65.27 \exp(0.0055t_g).
 \end{aligned}
 \tag{136}$$

Здесь коэффициент a выражен в мВт/г, а геологическое время t_g - в миллионах лет.

Различие степенных коэффициентов в формулах (136), по-видимому, связано с появлением гомойотермии в типе позвоночных (в случае критерия упорядоченности учитывалась температура тела гомойотермных животных). Если рассчитывать биоэнергетический прогресс только для беспозвоночных, то степенной коэффициент оказывается таким же, как и в случае прогрессивной эволюции:

$$a = 3.96 \exp(0.0057t_g).
 \tag{137}$$

Формулы (136) и (137) не только показывает общую тенденцию эволюционного прогресса, но и позволяют оценить скорость этого процесса для любого отрезка эволюции по производной da/dt и скорость прогрессивной эволюции по производной dCr/dt , согласно формуле (136).

По кривой, показанной на рис.6, ранее уже предпринималась попытка определить скорость биоэнергетического прогресса (но не прогрессивной эволюции, так как авторы не различали этих понятий) в каждый из геологических периодов Земли (Зотин, Криволицкий, 1982; Зотин, 1984; Zotin, 1990). Теперь мы можем уточнить эти величины, опираясь на кривую рис.28 и формулу (136), как и скорости прогрессивной эволюции, опираясь на кривую рис.28 и формулу (136), по производным da/dt и dCr/dt для каждого

геологического периода (табл.43). Расчет показывает, что скорость изменения стандартного обмена, выраженная коэффициентом a , т.е. скорость биоэнергетического прогресса животных в разные геологические периоды, возрастала по мере приближения к современному времени.

Конечно, цифры, показывающие скорость и увеличение скорости эволюционного прогресса (табл.43), будут уточняться по мере накопления экспериментальных данных о стандартном обмене и палеонтологических наблюдений о времени возникновения отдельных типов животных (это видно хотя бы на примере наших расчетов, проведенных в разные годы - Зотин, 1984; Zotin, 1990; Зотин, Зотин, 1995), но общая тенденция биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции в целом ясна: скорость того и другого возрастает в процессе биологической эволюции.

Т а б л и ц а 43

Протяженность геологического времени t_g , (млн. лет), скорость биоэнергетического прогресса da/dt_g (мВт/г млн. лет) и прогрессивной эволюции dCr/dt_g (млн. лет⁻¹) животных в разные геологические периоды.

Геологический период	t_g	da/dt_g	dCr/dt_g
Кембрий	85	0.0013	0.019
Ордовик	152	0.0020	0.027
Силур	182	0.0028	0.036
Девон	230	0.0039	0.046
Карбон	304	0.0057	0.062
Пермь	342	0.0090	0.088
Триас	377	0.0119	0.110
Юра	446	0.0168	0.145
Мел	525	0.0265	0.207
Третичный период	590	0.0418	0.296
Четвертичный период	3	0.0529	0.356

Прогресс в отдельных типах животных. По мере того, как будут накапливаться экспериментальные данные о стандартном обмене разных видов

животных, можно будет рассмотреть вопрос и о скорости эволюционного прогресса внутри отдельных крупных таксонов порядка типа или класса. Основная трудность, как и в случае построения общей кривой биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции для всего животного царства (рис.28), заключается в точном установлении времени возникновения того или иного класса или отряда животных. Данные по этому поводу постоянно меняются. И все же в настоящее время мы можем рассчитывать скорость прогрессивной эволюции внутри отдельных типов животных (моллюски, членистоногие, позвоночные) с некоторой долей уверенности. Это очень важно для проблем, рассматриваемых в данной книге, так как принципиальным является вопрос о том, имеется ли лишь одна единая кривая биоэнергетического прогресса для всего животного царства или в каждом из типов или даже классов животных скорость эволюционного прогресса является величиной, характерной для данного таксона или для времени его возникновения.

Согласно данным о критерии упорядоченности схема расположения классов в типе моллюсков имеет вид (130), в типе членистоногих - (131) и в типе позвоночных - (132). В соответствии с этими схемами мы можем построить кривые прогрессивной эволюции в типах моллюсков, членистоногих и позвоночных (рис.29). В принципе они имеют сходный характер и имеют вид экспоненты. Но реальная скорость изменения критерия упорядоченности, т.е. скорости прогрессивной эволюции, отличается в разных типах животных (рис.29). Общая тенденция прогрессивной эволюции - она ускоряется по ходу биологической эволюции. Изменения коэффициента a и критерия упорядоченности Cr при биоэнергетическом прогрессе и прогрессивной эволюции в типе моллюсков могут быть записаны в виде:

$$a = 7.98 \exp(0.0058t_g), \quad (138)$$

$$Cr = 195.8 \exp(0.0064t_g),$$

в типе членистоногих:

$$a = 3.38 \exp(0.0043t_g), \quad (139)$$

$$Cr = 73.1 \exp(0.0051t_g),$$

$$a = 7.91 \exp(0.0059 t_g), \quad (140)$$

$$Cr = 64.5 \exp(0.0063 t_g).$$

В принципе эти формулы могут быть использованы для сравнения скорости биоэнергетического прогресса и скорости прогрессивной эволюции в указанных типах животных по коэффициенту β из уравнения (45): чем больше этот коэффициент, тем больше скорость эволюционного прогресса. Биоэнергетический прогресс и прогрессивная эволюция в разных типах животных, как видно из формул (138)-(140), шли приблизительно с одинаковой скоростью.

Прогресс в отдельных классах животных. Можно продолжить уточнение кривых прогрессивной эволюции и распространить их на отдельные классы животных. На рис.30 показаны кривые изменения критерия упорядоченности разных отрядов в классе насекомых, моллюсков и млекопитающих. Судя по этим данным, в отдельных классах животных прогрессивная эволюция шла с разной скоростью. Расчет уравнения биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции в классе насекомых, по данным, приводимым в табл.41 и 42, показал, что они могут быть записаны в виде:

$$a = 2.36 \exp(0.0016 \cdot t_g) \quad (141)$$

$$Cr = 47.5 \exp(0.0022 \cdot t_g),$$

в классе костных рыб:

$$a = 1.77 \exp(0.0024 \cdot t_g) \quad (142)$$

$$Cr = 32.0 \exp(0.0019 \cdot t_g),$$

в классе млекопитающих:

$$a = 34.8 \exp(0.0108 \cdot t_g) \quad (143)$$

$$Cr = 114.8 \exp(0.0030 \cdot t_g)$$

По формулам (141)-(143) с помощью степенного коэффициента можно судить о скоростях биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции в классе насекомых, костных рыб и млекопитающих, а также сравнить эти скорости в разных классах. Мы видим, что биоэнергетический прогресс и прогрессивная эволюция в классе насекомых и костных рыб шли приблизительно с одинаковой скоростью, а в классе млекопитающих прогрессивная эволюция шла медленнее, чем биоэнергетический прогресс. Если сравнивать скорость биоэнергетического прогресса в разных классах животных, то она возрастала, судя по формулам (141-143), в последовательности: насекомые → костные рыбы → млекопитающие, - а скорость прогрессивной эволюции - в последовательности: костные рыбы → насекомые → млекопитающие.

Приводимые сопоставления скоростей биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции на уровне типов и классов лишь приблизительно. Они будут уточняться по мере получения новых данных о стандартном обмене животных и времени возникновения таксонов в процессе реальной эволюции. Но они показывают, что количественное описание этих процессов в реальном масштабе времени в принципе возможно.

Таковы факты, показывающие направленность эволюционного прогресса. Конечно, требуется еще огромная работа по уточнению кривых эволюционного прогресса (рис.28-30), и констант, входящих в соотношение (136-143). Но такая работа была бы вполне оправдана, учитывая важность сделанных выводов для многих проблем эволюционного учения, систематики и палеонтологии. Особенно важным, с нашей точки зрения, является следствие, вытекающее из данных, приводимых в табл.41 и на рис.28, согласно которому макроэволюция на уровне крупных таксонов в указанные геологические периоды шла с усилением энергетического обмена.

Опираясь на эти выводы, кажется разумным строить макросистематику животных любых крупных таксонов, опираясь на данные о стандартном обмене и критерии упорядоченности. Преимуществом такого подхода является то, что

он, с одной стороны отражает эволюцию в реальном масштабе времени, с другой - показывает направление прогрессивной эволюции в том или ином таксоне.

Основной вывод, который можно сделать из изложенного выше состоит в том, что в процессе макроэволюции происходило усиление энергетического обмена. Это не единственное, но, по нашему мнению, главное содержание прогрессивной эволюции, во многом определяющее и все остальные направления эволюционного прогресса и, в частности, увеличение организованности живых организмов в процессе прогрессивной эволюции. В дальнейшем мы остановимся на последнем более подробно, но и здесь следует отметить, что увеличение сложности строения и функционирования животных происходит на базе повышения энергетического обмена.

4. Направление и скорость эволюционного прогресса в соответствии с константой Рубнера

Как отмечалось, константа Рубнера менее удобна для характеристики эволюционного прогресса, чем критерий упорядоченности или коэффициент a . В ее состав входят не только стандартный обмен, но и продолжительность жизни, которая характеризует скорее организованность системы, а не ее упорядоченность. И все же константу Рубнера можно, по предложению Бауэра (1935), использовать в качестве критерия эволюционного прогресса. В частности он показал, хотя и на небольшом числе измерений (табл.5), что в процессе эволюции происходило резкое возрастание константы Рубнера. Это позволяет по формуле (45) подсчитать, хотя бы предварительно, изменение величины константы Рубнера в процессе эволюции всех животных. Эта зависимость получена нами по данным, приводимым Бауэром (табл.5) в следующем виде

$$Ru = 6.81 \cdot \exp(0.010 \cdot t_g) \quad (144)$$

Бауэр (1935) для своих выводов смог воспользоваться единичными измерениями стандартного обмена и продолжительности жизни разных типов и классов животных (табл,5). Сейчас это можно сделать на значительно большем числе измерений особенно в классе млекопитающих (Зотин, 1993б).

Однако при расчете константы Рубнера, где используются данные о максимальной продолжительности жизни в разных отрядах класса млекопитающих (табл.44) помимо указанных раньше трудностей пришлось столкнуться еще с одной. Речь идет о зимней спячке и состоянии оцепенения у некоторых животных. Эти периоды жизни нельзя включать в максимальную продолжительность жизни животного, так как температура тела в эти периоды сильно снижается и животные впадают фактически в состояния анабиоза. В отношении млекопитающих это касается, главным образом, рукокрылых и некоторых грызунов, зимняя спячка которых хорошо известна (Калабухов, 1985). В табл.44, приведены расчеты константы Рубнера для разных отрядов класса млекопитающих, где учтены эти особенности некоторых животных. В частности, можно считать, что у рукокрылых зимняя спячка продолжается примерно 6 месяцев (Калабухов, 1985), т.е. данные о максимальной продолжительности жизни, которая достигает у рукокрылых десятки лет (Jones, 1982), следует уменьшить в два раза. Кроме того, большинство рукокрылых в дневные часы впадают в состояние оцепенения, т.е. мы должны уменьшить максимальную продолжительность их жизни еще, по крайней мере, в два раза. В табл.44 отдельные отряды класса млекопитающих расположены в соответствии с величиной сопоставимой константы Рубнера r . В этой таблице отряд Chiroptera помещен не в нижней части таблицы перед отрядом Primates, как это следовало бы сделать, если не учитывать время зимней спячки и оцепенения, а на первом месте сразу за отрядом сумчатых.

Как видно из табл.44, предположение Э.С.Бауэра (1935) о том, что по величине константы Рубнера можно судить о положении данной группы животных на шкале прогрессивной эволюции оправдывается в отношении разных отрядов класса млекопитающих, несмотря на то, что эта константа, как говорилось, страдает некоторой неопределенностью, связанной с тем, что она содержит в себе одновременно и стандартный обмен и максимальную продолжительность жизни. Константа Рубнера для отряда сумчатых и неполнозубых, примитивность которых не вызывает сомнений, соответственно в 5.3 и 4.6 раза меньше, чем для отряда хоботных. В отряде приматов и вообще

среди млекопитающих выделяется семейство Hominidae, константа Рубнера для единственного представителя которого *Homo sapiens* в два раза превышает величину, полученную для хоботных, и в 3-10 раз - для остальных приматов (табл.44). Что же касается других отрядов млекопитающих, то здесь какие-либо заключения пока преждевременны: хотя константа Рубнера для таких "примитивных" млекопитающих, как Marsupialia, Edentata или Insectivora заметно меньше, чем у Perissodactyla, Carnivora или Pinnipeda. Отряд Proboscidea и Cetacea также занимает не то место на "шкале прогресса" (табл.44), которое он занимает по другим признакам).

Т а б л и ц а 44

Средняя масса тела M (г), константа Рубнера Ru (кДж/г), сопоставимая константа Рубнера r (кДж/г) и время возникновения млекопитающих данного таксона t_g (млн лет назад) (табл.42) для разных отрядов класса млекопитающих (Зотин, 1983а), n - число измерений.

Отряд	M	Ru	r	n	t_g
Marsupialia	4176	583±81	1275±162	18	120
Chiroptera	54.6	569±95	867±137	10	53
Edentata	3342	563±106	1481±307	9	59
Insectivora	265	922±176	1525±270	11	39
Rodentia	799	1055±68	1888±101	58	53
Hyrocoida	2630	797	2051	1	45
Lagomorpha	1895	1280±141	3127±465	5	59
Carnivora	29396	1243±76	3813±281	22	45
Artiodactyla	84587	1085±89	4036±351	17	53
Cetacea	141715	1359	5619	2	23
Perissodactyla	506837	1169	5657	3	53
Primates	12854	2203±111	5826±392	43	60
Сем. Hominidae	63108	3742±240	14089±896	5	5
Pinnipedia	40932	1804±251	6415±921	6	23

Proboscidea	2797500	1137	6765	2	11
-------------	---------	------	------	---	----

Теперь рассчитаем изменение константы Рубнера в процессе эволюционного прогресса млекопитающих, используя данные, представленные в табл.44. Имеем:

$$\begin{aligned}
 Ru &= 1307 \cdot \exp(0.011 \cdot t_g). \\
 r &= 4345 \cdot \exp(0.018 \cdot t_g).
 \end{aligned}
 \tag{145}$$

Как видно из этих формул скорость эволюционного прогресса млекопитающих, тестируемая по константе Рубнера Ru и r заметно выше, чем скорость прогрессивной эволюции и биоэнергетического прогресса (143).

5. Аллогенез и катагенез

В данной работе мы в основном придерживаемся теории А.Н.Северцова относительно биологического прогресса. Необходимо, поэтому, разобраться в том, как изложенные выше представления соотносятся с этой теорией.

Как отмечалось, согласно Северцову (1925, 1934, 1939) биологический прогресс, т.е. успех в борьбе за существование, связан не только с морфо-физиологическим прогрессом (арогенезом) или удачным приспособительным изменением строения и функционирования (аллогенезом), но и регрессивными изменениями организмов (катагенезом). В первом случае в процессе эволюции происходит увеличение общей энергии жизнедеятельности (стандартного обмена), во втором она остается без изменения и в третьем - падает. Эти направления биологического прогресса можно проиллюстрировать схемой (рис.7), приводимой еще Северцовым (1934). Морфо-физиологический прогресс состоит в увеличении интенсивности энергетического метаболизма и соответственно увеличения поступления и использования свободной энергии. Этот процесс касается не одной какой-либо группы животных, но всего животного царства в целом (см. рис.28), поэтому можно говорить о эволюционной направленности арогенеза.

Теперь имеет смысл разобрать вопрос о том, как соотносится с теорией Северцова понятия прогрессивной эволюции и биоэнергетического прогресса, развиваемые в данной работе. Первое понятие характеризуется величиной критерия упорядоченности Cr и показывает степень удаления живых организмов от равновесного состояния. Второе - достигнутый уровень биоэнергетики. Очевидно, что ближе всего к понятию арогенеза, как и утверждал Дольник (1968), подходит представление о биоэнергетическом прогрессе, на базе которого с точки зрения термодинамики неравновесных процессов происходит совершенствование морфологических и физиологических процессов, т.е. осуществляется морфо-физиологический прогресс.

В соответствии с теорией Северцова биологический прогресс выражается не только в арогенезе, но и аллогенезе, когда биоэнергетического прогресса не происходит, а также катагенезе, который сопровождается биоэнергетическим регрессом. Этому соответствуют и экспериментальные данные полученные при изучении биоэнергетики отдельных таксонов. Так среди простейших (табл.6) в типе *Ciliophora* коэффициент $a=0.313$, т.е. значительно выше чем в типе *Sarcomastigophora*, где $a=0.081$, а в типе *Apicomplexa* $a=0.046$, т.е. заметно ниже, чем в предыдущих. Другими словами тип *Ciliophora* эволюционировал по пути арогенеза (биоэнергетический прогресс), а тип *Apicomplexa* - по пути катагенеза (биоэнергетический регресс). Это подтверждается тем, что среди типа *Ciliophora* представлены наиболее сложно устроенные простейшие, а тип *Apicomplexa* включает в себя в основном паразитических простейших, которые, естественно, пошли по пути упрощения строения и физиологии.

Сходные явления наблюдаются и в других крупных таксонах животных. Например, в классе млекопитающих (рис.31) отряды ящер и сирен, а также семейство ежевых в отряде насекомоядных пошли по пути аллогенеза и сохранили энергетический обмен на уровне примитивных млекопитающих (Зотин и др., 1990). В какой то степени это относится и к отряду доманов, но переход на путь аллогенеза у них произошел на базе более высокого уровня стандартного обмена. Эволюция по пути катагенеза, возможно, свойственна отряду неполнозубых и, особенно, семействам ленивцев и броненосцев (рис.31, табл.41). Об этом говорит не только стандартный обмен этих животных, но и анатомическое строение, образ поведения и др. (Соколов, 1973).

если сопоставить коэффициент a и время происхождения отдельных семейств. В табл.45 приведены данные о времени возникновения некоторых семейств отрядов хвостатых и бесхвостых амфибий.

Т а б л и ц а 45.

Время возникновения отдельных семейств из отрядов Urodela и Anura класса Amphibia по палеонтологическим данным (Кэрролл, 1992).

Таксон	Время возникновения таксона	
	Геологический период	Млн. лет
Отряд Caudata	Верхняя юра	152
Сем. Hynobiidae	Палеоцен	60
Сем. Amphiumidae	Нижний мел	78
Сем. Plethodontidae	Нижний миоцен	25
Сем. Cryptobranchidae	Нижний олигоцен	30
Сем. Sirenidae	Верхний мел	78
Сем. Salamandridae	Палеоцен	60
Сем. Proteidae	Верхняя юра	150
Сем. Ambystomatidae	Палеоцен	60
Отряд Anura	Нижняя юра	204
Сем. Discoglossidae	Верхняя юра	153
Сем. Microhylidae	Средний миоцен	22
Сем. Rhacophoridae	Верхний плиоцен	3
Сем. Hylidae	Палеоцен	60
Сем. Bufonidae	Палеоцен	60
Сем. Leptodactylidae	Палеоцен	60
Сем. Pelobatidae	Верхний мел	80
Сем. Pipidae	Нижний мел	140
Сем. Ranidae	Средний эоцен	46

Если сопоставить время существования этих семейств с момента образования отрядов (табл.45) с коэффициентом a для этих семейств (табл.35), то мы

получим кривые биологического прогресса, постулированного Северцовым (рис.32). Как следует из этого рисунка одна часть семейств отряда Urodela (Cryptobranchidae, Ambystomatidae) и Anura (Hylidae, Bufonidae, Pelobatidae, Ranidae и отчасти Rhacophoridae) движется по пути арогенеза, а остальные по пути аллогенеза или даже катагенеза.

Нет сомнений, что возникновение паразитизма связано с упрощением организации животных, т.е. эволюцией по пути морфо-физиологического регресса (Северцов, 1934; Шмальгаузен, 1939). Это подтверждается и данными по стандартному обмену и критерию упорядоченности. Например, паразитические простейшие из класса Eumycetozoea и Sporozoea имеют значительно более низкий уровень стандартного обмена и критерий упорядоченности по сравнению с типом Sarcomastigophora. По пути снижения сопоставимого стандартного обмена шли и многие другие паразитические животные. В частности, в типе плоских червей классы трематод и цестод (см. табл.9) имеют заметно более низкий стандартный обмен по сравнению с свободно живущими червями.

Таким образом, не все таксоны животных эволюционируют в сторону биоэнергетического прогресса - часть из них в этом отношении остаются на прежнем уровне, а некоторые особенно перешедшие к паразитическому образу жизни движутся по пути упрощения биоэнергетики, по пути катагенеза.