

ПРОГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ: СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ РЕГУЛЯЦИИ И УПРАВЛЕНИЯ

“Да сохранит меня небо от глупого
Ламарковского стремления к прогрессу”
“Знаю, что едва ли возможно определить
Ясно, что разумеется под более высокой
Или более низкой организацией. Это
Область очень запутанного вопроса, так
Как натуралисты до сих пор не предложили
Удовлетворяющего всех определения того,
Что следует разуметь под этим понятием”.
Дарвин (1939. Стр.361, 629)

Как отмечалось, эволюционный прогресс сопровождается увеличением эффективности использования энергии живыми системами (Бауэр, 1935; Frantz, 1935, 1951; Печуркин, 1982), совершенствованием гомеостаза и гомеореза организма (Медников, 1973), улучшением восприятия сигналов из среды и способностью реагировать на поступающие сигналы (Грант, 1980), увеличением надежности хранения, передачи и использования генетической информации (Завадский, 1969), увеличением объема информации, воспринимаемой организмом извне, и совершенствованием способов ее обработки и использования (Иорданский, 1990). Для характеристики организованности живых систем в процессе прогрессивной эволюции предложены некоторые критерии, заимствованные из теории информации (Камшилов, 1961, 1971; Ляпунов, 1964; Миклин, 1969, 1983; Завадский, Жердев, 1971; Хазен, 1993а).

По поводу понятия организованности существует большая литература (Камшилов, 1971; Prigogine, 1972; Denbigh, 1979; Николис, Пригожин, 1979; Пригожин, 1983; Желявский, Галинский, 1984), обсуждение которой завело бы

нас слишком далеко. Поэтому мы ограничимся только тем, что придадим понятию организованности тот смысл, который необходим для дальнейшего.

Под организованностью любой термодинамической системы будем понимать такие ее свойства, которые связаны с наличием в системе процессов регуляции и управления.

Очевидно, что эволюционный прогресс сопровождается не только увеличением упорядоченности, о чем говорилось в предыдущей главе. но и увеличением степени организованности - совершенствованием системы управления и регуляции. Это последнее соответствует возрастанию сложности строения, функционирования и поведения организмов. Однако осмысленно использовать эти понятия для эволюционных проблем можно будет только в том случае, если будут разработаны достаточно простые количественные критерии организованности.

В настоящее время можно говорить лишь о трех подходящих количественных критериях, связанных с совершенствованием регуляции и управления - это критерии, характеризующие:

- 1) терморегуляцию у гомойтермных животных;
- 2) максимальную продолжительность жизни;
- 3) относительные размеры головного мозга.

Существуют и другие возможности судить о совершенстве процессов регуляции и управления в организмах, однако, большинство из них не имеют достаточно легко измеряемых количественных показателей, и поэтому возможно смогут быть использованы только в будущем. В настоящее время, по нашему мнению, для целей сравнения можно плодотворно использовать лишь указанные выше. Однако разработка различного рода таких критериев настолько важна для проблем прогрессивной эволюции, что имеет смысл остановиться и на тех из них, которые пока не могут быть использованы в широких масштабах.

Часть 3.

ПРОГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ: СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ РЕГУЛЯЦИИ И УПРАВЛЕНИЯ

Критерии организованности

Негэнтропийные эффекты. Прежде всего, можно говорить, в принципе, об использовании для эволюционных проблем понятия негэнтропийного эффекта $\bar{\Psi}_n$ - чем больше величина $\bar{\Psi}_n$, тем лучше организована живая система. Можно, по-видимому, использовать для характеристики организованности живых систем и диссипативную функцию $\bar{\Psi}_k$ (50) в том смысле, что при прочих равных условиях, чем меньше тратится энергии на управление, тем совершеннее организованность системы.

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

Кроме того, в живых системах протекает множество эндотермических, сопряженных процессов, что также связано с наличием негэнтропийных эффектов.

Из указанных негэнтропийных эффектов реально измеримым в настоящее время является только интегральный негэнтропийный эффект. Измерить его можно, сопоставляя теплопродукцию или дыхание целых организмов и их гомогенатов, в которых тем или иным способом увеличена до максимума проницаемость наружных мембран митохондрий. В таких гомогенатах все интегрирующие связи и компартменты разрушены и негэнтропийный эффект проявляется в значительном увеличении энергетического обмена. К сожалению, до сих пор не проведено опытов, где бы помимо гомогенизации и добавления избытка субстратов дыхания проводили бы увеличение проницаемости митохондриальных мембран, что позволило бы определить реальный, а не частичный интегральный негэнтропийный эффект. Однако само наличие интегрального негэнтропийного эффекта у ооцитов и зародышей не вызывает сомнений (Зотин, Зотина, 1993).

Управление движением. Универсальные критерии организованности, по-видимому, могут быть получены в результате изучения энергетических затрат животных на управление, т.е. с помощью измерения диссипативной функции $\overline{\Psi}_k$ (50) при протекании различных процессов и, в частности, при осуществлении движения. Эта проблема достаточно сложна, так как способы перемещения животных очень разнообразны (ходьба и бег на двух и четырех конечностях, лазанье, прыжки, ползание, разные типы плавания и полета), а сравнение степени совершенства управления можно проводить только при одинаковом типе движения (Зотин, 1988). Кроме того, необходимо изучать энергетику движений в строго сопоставимых условиях: бег на тредбане, плавание в гидродинамической или полет в аэродинамической трубах. Сравнить между собой энергетическую стоимость движения животных в разных средах достаточно трудно, а, главное, особенности движения животных характеризуют скорее экологические особенности их жизни, чем положение на шкале прогресса.

Высшая нервная деятельность. Безусловно полезным было бы разработать критерии для характеристики высшей нервной деятельности животных. Такие попытки не раз предпринимались (Крушинский, 1977), но большинство предложенных критериев сильно зависели от условий проведения опытов, т.е. мало пригодны для сравнения совершенно различных животных. В

настоящее время успешно можно использовать для целей сравнения только такой косвенный показатель высшей нервной деятельности животных, как относительные размеры мозга, который, как считают многие авторы (Никитинко, 1965, 1969; Крушинский, 1977; Крушинская, Лисицына, 1983), коррелирует с уровнем высшей нервной деятельности животных.

Гомеостаз. В живых системах поддержание устойчивого состояния или возвращение в устойчивое состояние после его нарушения связано с процессом управления и регуляции, который получил название *гомеостаз*, а поддержание устойчивости развития и роста организмов - *гомеорез*.

Существуют различные определения понятия гомеостаза (Cannon, 1929, 1932; Розен, 1969; Новосельцев, 1978). Мы придерживаемся следующего (Зотин, Зотина, 1987, 1993; Зотин, 1988): *гомеостаз - процесс поддержания устойчивого состояния организованных систем.*

С точки зрения этого определения механизмы гомеостаза направлены на поддержание минимальной величины функции внешней диссипации (19), (51). В биологических системах, как и в любых других, функцию внешней диссипации $\bar{\Psi}_{or}$ (50) можно приравнять интенсивности теплопродукции \bar{q} (14) или дыхания \bar{q}_{O_2} (65), т.е. гомеостаз состоит в поддержании на постоянном уровне основного (стандартного) обмена. Все остальные параметры организма также поддерживаются на постоянном уровне, так как они связаны с диссипативной функцией (8), а, следовательно, и с функцией внешней диссипации.

Гомеостаз, благодаря целой системе регуляций и управлений, создает некоторую независимость организмов от изменений, происходящих в среде. Совершенство этой системы регуляции показывает степень продвинутости организмов по пути прогрессивной эволюции (Медников, 1973; Грант, 1980) и степень их организованности. Другими словами, надежность и устойчивость гомеостаза можно было бы использовать для характеристики степени организованности живых систем. Необходима поэтому разработка количественных критериев гомеостаза, что и было частично сделано в предшествующих работах (Зотин, Зотина, 1987, 1993; Зотин, 1988).

Первый критерий, который был назван *мерой надежности гомеостаза*, опирается на следующие рассуждения. Если гомеостаз надежен, то в ответ на

изменение факторов внешней среды организованная система мало отклоняется от устойчивого состояния, и чем надежнее гомеостаз, тем меньше это отклонение. В термодинамике неравновесных процессов мерой отклонения системы от устойчивого, стационарного состояния является увеличение функции внешней диссипации. Поэтому, чем надежнее организована система, чем надежнее ее гомеостаз, тем в меньшей степени возрастает функция внешней диссипации при изменении того или иного параметра окружающей среды. Вслед за Хаскиным (1975) мы назвали величину отклонения $\Delta\bar{q}_{O_2}$ при изменении параметра среды Δx *энергетической ценой гомеостаза*. Если выразить $\Delta\bar{q}_{O_2}$ в % от минимальной величины \bar{q}_{O_2} , энергетическая цена гомеостаза $\eta_{\%}$ равна:

$$\eta_{\%} = \frac{\Delta\bar{q}_{\%}}{\Delta x}. \quad (146)$$

Для характеристики надежности удобнее пользоваться величиной, пропорциональной надежности. Поэтому в качестве меры надежности гомеостаза (M) лучше принять величину, обратно пропорциональную энергетической цене гомеостаза:

$$\tilde{M}_{hs} = \frac{1}{\eta_{\%}}. \quad (147)$$

Вычисление $\eta_{\%}$ по формуле (146) несколько осложняется тем обстоятельством, что интенсивность теплопродукции или дыхания может зависеть от изменения параметров внешней среды нелинейным образом. Мы приняли (Зотин, 1988; Зотин, Зотина, 1993), что эта зависимость имеет вида параболы (рис.1):

$$\bar{q}_{\%} = \alpha x^2 + \beta x + \gamma, \quad (148)$$

где α , β , γ - коэффициенты.

Если учесть, что при оптимальном значении параметра x $\bar{q}_{\%} = 1$, то формулу (148) можно преобразовать следующим образом:

$$\bar{q}_{\%} = \alpha(x - x_{opt})^2 + 1, \quad (149)$$

где $x_{opt} = -\beta/2\alpha$ - значение параметра в точке оптимума при $\bar{q}_\% = 1$.

Энергетическая цена гомеостаза (146) соответствует первой производной $\bar{q}_\%$ по параметру x :

$$\eta_\% = \frac{d\bar{q}_\%}{dx} = 2\alpha(x - x_{opt}).$$

Из этой формулы следует, что энергетическая цена линейно зависит от параметра внешней среды x . Это вполне естественно, но не удобно для определения энергетической стоимости гомеостаза, так как в этом случае следует условиться о какой точке кривой (149) идет речь и определять $\eta_\%$ только в этой точке. От этого недостатка свободна вторая производная $\bar{q}_\%$ по параметру x , которую и можно принять в качестве энергетической цены гомеостаза:

$$\frac{d\eta_\%}{dx} = 2\alpha.$$

В качестве меры надежности в этом будет выступать величина:

$$M_{hs} = \frac{1}{2\alpha}. \quad (150)$$

Как видно из (150), мера надежности обратно пропорциональна энергетической цене гомеостаза. Следовательно, как и энергетическая цена, мера надежности характеризует эффективность и экономичность управляющих и регулирующих систем гомеостаза.

Не менее важным параметром, характеризующим надежность гомеостаза является ширина зоны изменений параметров внешней среды, в пределах которой функция внешней диссипации сохраняет величину, близкую к минимальной. Мы назвали эту зону - *зоной оптимальности гомеостаза* (Зотин, Зотина, 1987, 1993; Зотин, 1988). Величина зоны оптимальности является вторым критерием надежности гомеостаза организованной системы.

Если обратится к схеме, показанной на рис.1, то мера надежности связана с наклоном стенки чаши, в которой находится шарик, а зона оптимальности - шириной дна чаши. Чем шире зона оптимальности, тем более надежной является система регуляции гомеостаза. Так как изменение функции внешней диссипации в зависимости от изменения параметра среды описывается уравнением параболы

(149), то определить зону оптимальности можно только некоторым искусственным путем. Мы условились, что зона оптимальности соответствует ширине зоны изменения параметра x , в пределах которой $\bar{q}_\%$ остается минимальной и меняется не более чем на 10% (Зотин, Зотина, 1987, 1993; Зотин, 1988). Исходя из этого, зону оптимальности (Z_{hs}) можно вычислять по формуле

$$Z_{hs} = \sqrt{\frac{0.4\gamma}{\alpha} - \frac{0.1\beta^2}{\alpha^2}}.$$

Учитывая (149), эту формулу можно преобразовать к виду:

$$Z_{hs} = \sqrt{\frac{0.4}{\alpha}}. \quad (151)$$

Таким образом, мера надежности M_{hs} (150) и зона оптимальности Z_{hs} (151) связаны друг с другом соотношением:

$$Z_{hs}^2 = 0.8 \cdot M_{hs}. \quad (152)$$

Предложенные критерии надежности гомеостазов (150) и (151) являются одновременно критериями организованности живых систем, так как они характеризуют совершенство регуляции и управления в организме.

Гомеорез. Как отметил Медников (1973), в процессе прогрессивной эволюции происходит совершенствование не только гомеостазов, но и гомеорезов. Термин *гомеорез* введен Уоддингтоном (Waddington, 1957; Уоддингтон, 1970) для того, чтобы подчеркнуть стабилизированность и устойчивость процессов развития организмов.

Существуют различные определения понятия гомеореза. По нашему мнению (Зотин, Алексеева, 1984; Зотин, Зотина, 1987, 1993) гомеорез, как и гомеостаз, должен характеризовать не саму устойчивость изменения организованной системы, так как понятие устойчивости стационарного процесса полностью определено интегральным принципом наименьшей диссипации энергии (20, 54), а регуляции этой устойчивости. Естественно, что гомеорез имеет прямое отношение к процессам развития, роста и старения организмов (Alekseeva et al., 1992; Зотин, Зотина, 1993; Zotin, 1995).

Гомеорез представляет собой непрерывный ряд гомеостазов, изменяющихся во времени по определенной траектории. В соответствии с этим гомеорез поддерживает траекторию изменений организованной системы на

минимальном уровне диссипации энергии (рис.2Б). Согласно Уоддингтону (1970) эта наиболее устойчивая траектория носит название *креод*. Креод характеризуется не только минимальной суммарной интенсивностью потребления кислорода (Зотин, 1988; Зотин, Зотина, 1993), но и оптимальными признаками развития организмов по морфологическим показателям (Waddington, 1957; Уоддингтон, 1970), по фенотипической изменчивости (Захаров, 1987), по вариабельности, длительности тех или иных стадий развития (Ярославцева и др., 1992).

Очевидно, что надежность гомеореза определяется совершенством системы регуляций, которая при этом используется. Поэтому количественные критерии надежности гомеореза, как и гомеостаза, могут быть использованы в качестве критериев организованности живых систем. Было показано, что такие критерии можно получить, идя тем же путем, что и при построении количественных критериев надежности гомеостазов (Зотин, 1988; Зотин, Зотина, 1993). Во-первых, это *мера надежности гомеореза* m_{hr} , которая тем больше, чем меньше тратится энергии на сохранение устойчивости изучаемого стационарного процесса при изменении параметров внешней среды. Во-вторых, это *зона оптимальности гомеореза* z_{hr} , которая измеряется шириной зоны изменения параметров среды, в пределах которой устойчивость стационарного процесса не изменяется или изменяется мало. Из этих критериев следует, что чем меньше энергетическая стоимость регуляции устойчивости развития, чем шире зона оптимальности, тем надежнее процессы онтогенеза. В заключение следует отметить, что хотя использование метода суммарного потребления кислорода, фенотипической изменчивости и вариабельности стадий развития для изучения надежности гомеореза достаточно универсальны, к настоящему моменту наши знания о мере надежности и зоне оптимальности развития слишком ограничены, чтобы их использовать для характеристики степени организованности животных и, тем более, растений. Можно надеется, что такая возможность когда-нибудь появится.

Глава 1. Температурный гомеостаз

Как отмечалось, в настоящее время для количественной характеристики совершенства регуляции в организмах реально можно использовать критерии надежности гомеостазов (150, 151). Трудность состоит в том, что параметры, входящие в формулы (150) и (151) должны иметь четкий физический смысл и быть достаточно легко измеряемыми. К сожалению пока такого рода трудность преодолена только в отношении температурного гомеостаза у гомойотермных животных (Зотин, 1988; Владимирова, Зотин, 1989) и, частично, в отношении гомеореа пoйкилотермных животных (Alekseeva et al., 1992; Зотин, Зотина, 1993; Zotin, 1995). Ниже мы остановимся только на проблемах, связанных с температурным гомеостазом, так как критерии, характеризующие гомеореа, получены пока в ограниченном числе.

Гомеостаз, поддерживающий постоянство температуры тела гомойотермных животных, имеет свои особенности, которые следует учитывать при вычислении меры надежности и зоны оптимальности. Кривая терморегуляции, которая показывает, сколько энергии затрачивается на поддержание температуры тела приблизительно на постоянном уровне, носит довольно сложный характер (рис.10).

Одной из особенностей этой кривой является то, что в области химической терморегуляции потребление кислорода практически линейно зависит от температуры среды:

$$\bar{q}_{\%} = a - b \cdot t^0, \quad (153)$$

поэтому для вычисления метаболической цены химической терморегуляции можно использовать несколько видоизмененную формулу Хаскина(1975)

$$\eta_T = \frac{\bar{q}_{\%}(t_2^0) - \bar{q}_{\%}(t_1^0)}{t_1^0 - t_2^0}, \quad (154)$$

где η_T - относительная метаболическая цена химической терморегуляции; $\bar{q}_{\%}(t_1^0)$ и $\bar{q}_{\%}(t_2^0)$ - интенсивность потребления кислорода животным выраженная в процентах от потребления кислорода в ТНЗ, принятой за 100%; t_1^0 и t_2^0 - температура среды.

Очевидно, что чем меньше затрачивается энергии на поддержание температуры тела при изменении ее в окружающей среде, тем надежней и совершенней терморегуляция организма. Поэтому метаболическая цена

химической терморегуляции может служить критерием совершенства температурного гомеостаза. Следует учитывать при этом, что интенсивность потребления кислорода в оптимальной точке (стандартный обмен) значительно отличается у разных видов гомойотермных животных. Поэтому в формуле (147) метаболическая цена выражена в относительных величинах (Зотин, 1988; Владимирова, Зотин, 1989). Соответственно, мера надежности терморегуляции для гомойотермных животных равна:

$$M_T = \frac{1}{\eta_T} = \frac{|t_1^0 - t_2^0|}{|\bar{q}_\% (t_2^0) - \bar{q}_\% (t_1^0)|}. \quad (155)$$

Критерий (155) введен, опираясь на линейную аппроксимацию кривой химической терморегуляции (153). Но, как видно из схемы, показанной на рис.10, кривая терморегуляции в своей нижней части имеет вид параболы и, поэтому, правильной было бы ее описывать уравнением параболы (Studier, O'Farrell, 1976). Однако и такое более сложное уравнение, не может полностью аппроксимировать кривую терморегуляции и особенно максимум в зоне низких температур (рис.10). Можно, однако, упростить задачу, используя, с одной стороны, уравнение (149) при описании нижней части кривой терморегуляции, с другой стороны, уравнение (153), для описания области химической терморегуляции. Это оправдывается тем, что уравнение параболы (149) позволяет ввести второй критерий надежности терморегуляции - зону оптимальности температурного гомеостаза или, как ее принято называть, *термонейтральную зону* (ТНЗ), которая может быть вычислена, согласно (151) по формуле

$$ТНЗ = \sqrt{\frac{0.4}{\alpha_T}}, \quad (156)$$

где α_T - констант из уравнения параболы для терморегуляции вида (149). Уравнение параболы (148) позволяет также определить оптимальную (или, как ее иногда называют, критическую) точку (p_T) кривой терморегуляции (рис.10) по формуле

$$p_T = - \frac{\beta_T}{2 \alpha_T} . \quad (157)$$

Соотношения (155 - 157), в принципе, можно использовать для сравнения совершенства температурного гомеостаза в разных группах гомойотермных животных. Следует, однако, учитывать одну особенность температурного гомеостаза, которая, возможно, свойственна и некоторым другим конкретным видам гомеостазов. Речь идет о том, что мера надежности терморегуляции (155), термонейтральная зона (156) и оптимальная точка (157) зависят от массы тела животного (Зотин, 1988; Владимирова, Зотин, 1989). Сопоставление величины меры надежности химической терморегуляции с массой тела гомойотермных животных позволило получить поправки, связанные с различием в размерах тела животных. В этом случае сопоставимую меру надежности температурного гомеостаза (M_T) для млекопитающих можно записать в виде:

$$M_T = \frac{1}{\eta_T M^{0.079}} , \quad (158)$$

а для птиц

$$M_T = \frac{1}{\eta_T M^{0.13}} , \quad (159)$$

где M_T - сопоставимая величина меры надежности температурного гомеостаза, т.е. мера надежности гомойотермных животных с условной массой в 1 г.

Зависимость ширины ТНЗ от массы тела получена пока только для млекопитающих и условная зона оптимальности для организма массой в 1 г (Z_T) у этих животных равна (Зотин, 1988; Владимирова, Зотин, 1989):

$$Z_T = \frac{\lg THЗ}{M^{0.049}} . \quad (160)$$

Поскольку мера надежности M_T и зона оптимальности Z_T взаимосвязаны (152), мы в дальнейшем будем приводить только величину меры надежности.

1. Совершенствование терморегуляции в процессе прогрессивной эволюции

Как отметил Слоним (1982а), в филогенезе млекопитающих происходит совершенствование температурного гомеостаза "по мере восхождения по

эволюционной лестнице". Эта идея была проверена (Владимилова, Зотин, 1989; Зотин и др., 1990). с использованием данных о кривых терморегуляции 313 видов млекопитающих (Владимилова, Зотин, 1986). На рис. 33 представлены кривые терморегуляции отдельных отрядов млекопитающих, основанные на этих данных. Интенсивность потребления кислорода выражена в процентах от потребления кислорода в оптимальных точках, которые совмещены друг с другом. Как видно из этого рисунка, имеются заметные различия в наклоне кривых химической терморегуляции и ширине термонеutralной зоны у представителей разных отрядов млекопитающих. У однопроходных, сумчатых, неполнозубых и насекомоядных кривые химической терморегуляции более крутые, а ТНЗ более узкие, чем у приматов, грызунов и хищных. А это означает, что более "примитивные" млекопитающие расходуют на поддержание постоянной температуры тела больше энергии, т.е. имеют менее совершенную систему терморегуляции. Наиболее совершенной терморегуляцией обладают, судя по рис.33, непарнокопытные, парнокопытные и зайцеобразные.

Т а б л и ц а 46

Сопоставимая мера надежности (M_T) у представителей основных отрядов млекопитающих (Зотин, Владимиров, 1991).

Таксон	M_T	n
Отряд Edentata	0.038	12
Отряд Monotremata	0.043	5
Сем. Tachyglossidae	0.037	3
Сем. Ornithorhynchidae	0.059	2
Отряд Marsupialia	0.057	32
Отряд Chiroptera	0.057	33
Отряд Insectivora	0.070	21
Сем. Erinaceidae, Tenrecidae	0.040	8
Сем. Soricidae	0.098	12
Отряд Hyracoidea	0.078	7

Отряд Carnivora	0.079	28
Отряд Primates	0.092	11
Отряд Rodentia	0.097	285
Отряд Artiodactyla	0.103	13
Отряд Lagomorpha	0.127	8
Отряд Pinnipedia	0.139	4
Отряд Perissodactyla	0.244	1

Для количественной характеристики терморегуляции у представителей разных отрядов млекопитающих необходимо пользоваться такими критериями, как мера надежности (158) и зона оптимальности (160). В табл.46 приведены средние данные об этих критериях для различных отрядов млекопитающих. Расположение отрядов дано в соответствии с увеличением M_T .

Прежде чем обсуждать данные, приводимые в табл.46, с точки зрения проблем прогрессивной эволюции, следует хотя бы кратко, остановиться на вопросе о влиянии условий существования на совершенство системы терморегуляции у млекопитающих.

2. Адаптация к условиям существования.

Очевидно, что в северных широтах необходима более совершенная терморегуляция, так как здесь имеются четкие сезонные изменения температуры и увеличивается разность между температурой тела животных и температурой среды по мере увеличения широты. И действительно, было показано, что в относительном выражении у арктических (песец, эскимосская собака, белый медведь) млекопитающих кривые терморегуляции более пологи, а оптимальная точка сдвинута в сторону более низких температур по сравнению с тропическими видами (человек, ленивец, крыса, каоти) (Schelander et al., 1950). Сходные наблюдения имеются и для птиц (Yarborough, 1971).

Данные Шолендера и др. (Schölander et al., 1950) вошли во многие руководства и монографии по сравнительной физиологии и не вызывают сомнений. Но они получены при сопоставлении разных отрядов и, следовательно, могут определяться не только условиями жизни животных, но и видовыми особенностями терморегуляции. Необходимо было, поэтому, провести сопоставление кривых терморегуляции у представителей более мелких таксонов,

что и было сделано (Владимирова, Зотин, 1989). Проведенные этими авторами расчеты для нескольких отрядов млекопитающих представлены в табл.47. Как видно из этой таблицы, у сумчатых умеренной мера надежности несколько возрастает, а оптимальная точка терморегуляции уменьшается по сравнению с тропическими и субтропическими видами. Для этих животных, следовательно, не выявляется четкая зависимость показателей, характеризующих совершенство терморегуляции от широтного местообитания. В остальных отрядах, представленных в табл.47, эта зависимость выявляются значительно заметнее: у северных видов надежность терморегуляции и ширина термонейтральной зоны больше, чем у южных. Особенно сильно сдвигается в сторону низких температур оптимальная точка у субарктических млекопитающих (табл.47). Это хорошо согласуется с условиями жизни субарктических и арктических млекопитающих, у которых постоянство температуры тела должно сохраняться в условиях низких и, иногда, сверхнизких температур. Сдвиг оптимальной точки, расширение зоны оптимальности и увеличение экономичности химической терморегуляции позволяют млекопитающим, живущим в холодных поясах Земли, затрачивать на поддержание постоянства температуры тела меньше энергии, чем у видов того же отряда умеренного или жаркого климата.

Т а б л и ц а 47

Основные показатели, характеризующие кривые терморегуляции у млекопитающих, живущих в разных климатических зонах: M_T - сопоставимая мера надежности, p_T (°C) - оптимальная точка (Владимирова, Зотин, 1989),

Таксон	Климатическая зона	M_T	p_T	n
Отряд Marsupialia	Тропики	0.055	33	15
	Субтропики	0.051	34.7	6
	Умеренная	0.056	32.4	2
Отряд Lagomorpha	Субтропики	0.109	32.8	5
	Умеренная	0.185	26.5	1
	Субарктика	0.151	13.6	1
Отряд Rodentia				

Подотряд Sciuroomorpha	Тропики	0.062	32.9	6
	Субтропики	0.068	34.0	21
	Умеренная	0.099	32.6	24
	Субарктика	0.160	21.7	8
Подотряд Myomorpha	Тропики	0.074	33.0	19
	Субтропики	0.093	33.3	47
	Умеренная	0.119	31.2	103
	Субарктика	0.125	24.2	26
Отряд Carnivora	Тропики	0.068	31.7	10
	Субтропики	0.081	30.2	10
	Умеренная	0.110	29.8	4
	Субарктика	0.167	14.4	15
Отряд Perissodactyla	Тропики	0.084	35.6	5
	Умеренная	0.083	30.5	5
	Субарктика	0.097	5.8	2

Другим не менее важным фактором, оказывающим влияние на способность млекопитающих к терморегуляции, является водный или полуводный образ жизни. В воде отдача тепла с поверхности тела происходит значительно интенсивней, чем на суше. Поэтому, приспособление к водному или полуводному образу жизни млекопитающих должно сопровождаться совершенствованием процесса терморегуляции. На это указывают и экспериментальные данные, полученные для полуводных млекопитающих (Владимирова, Зотин, 1989; Зотин, Владимирова, 1991). У полуводных представителей отряда хищных, например, надежность терморегуляции равнялась $M_T=0.286$, против 0.079 у сухопутных видов. В отряде грызунов полуводные виды имели $M_T=0.209$, а сухопутные - $M_T=0.097$.

Таким образом, на характер терморегуляции гомойотермных животных сильное влияние оказывают условия их существования. Это следует учитывать при рассмотрении вопроса о совершенствовании терморегуляции в процессе прогрессивной эволюции. В частности, относительно высокий уровень надежности и достаточно широкую зону оптимальности утконосов из отряда

яйцекладущих по сравнению с сухопутными ехиднами (табл.46) можно объяснить полуводными условиями жизни этих животных. Другой случай - отряд зайцеобразных. Они хорошо приспособлены к существованию в условиях низких температур, и этим также можно объяснить высокое совершенство их терморегуляции. Есть и третий источник неточностей при определении совершенства терморегуляции - это экспериментальные ошибки. Можно, в частности, усомниться в справедливости данных о термонейтральной зоне у морских млекопитающих из отряда ластоногих (Зотин, Владимирова, 1991), тем более что мера надежности терморегуляции у этих животных одна из наиболее высоких (табл.46).

3. Скорость совершенствования терморегуляции у млекопитающих в процессе эволюции.

Теперь вернемся к обсуждению вопроса о совершенствовании температурного гомеостаза "по мере восхождения по эволюционной лестнице". Данные, приводимые в табл.46, позволяют расположить отряды в макросистеме класса млекопитающих, используя количественные характеристики терморегуляции.

Мы уже отмечали, что хотя энергетические показатели имеют хорошую теоретическую основу, они недостаточны для построения макросистематики животных. В частности, наиболее примитивные млекопитающие из отряда однопроходных систематики выделяют в отдельный подкласс, а из отряда сумчатых - в отдельный инфракласс (Соколов, 1973). Игнорировать эти выводы, основанные на большом числе различных признаков строения млекопитающих, нельзя. Поэтому мы должны выделить (независимо от характера терморегуляции) эти два отряда, как наиболее примитивные. Впрочем, и по этим критериям оба отряда стоят в первых рядах табл.46.

С учетом сделанных замечаний мы можем расположить отряды в макросистеме класса млекопитающих по критериям совершенства терморегуляции в следующем порядке:

**Monotremata (Tachyglossidae) → Marsupialia → Edentata →
→ Chiroptera → Insectivora → Hyracoidea → Carnivora →**

Указанное расположение отрядов не очень сильно отличается от макросистематики отрядов, основанной на использовании критерия упорядоченности в классе млекопитающих (рис.26). Выделяются, пожалуй, только зайцеобразные, но, как отмечалось, возможно это связано с особенностями их экологии.

Расположение отрядов по критериям температурного гомеостаза показывает, что прогрессивная эволюция млекопитающих сопровождалась совершенствованием системы терморегуляции. Важно, поэтому, сопоставить критерии совершенства терморегуляции с реальным временем возникновения отдельных отрядов млекопитающих, как мы это уже делали в отношении стандартного обмена (рис.31). На рис.34 сопоставлены данные о мере надежности терморегуляции разных отрядов млекопитающих, взятые из табл.46, со временем возникновения этих отрядов в процессе эволюции (табл.42), а на рис.35 - то же самое в отношении зоны оптимальности терморегуляции. Следует отметить, как и в случае рис.31, что эволюция представителей некоторых отрядов пошла по пути аллогенеза (ежи, даманы) и может быть даже катагенеза (неполнозубые), поэтому разброс точек на рис.34 и 35 довольно велик. Но общая тенденция увеличения показателей, т.е. совершенствование температурного гомеостаза, в процессе эволюции млекопитающих выявляется достаточно четко.

На основе данных, приводимых в табл.46 и 42 можно подсчитать скорость эволюции совершенства терморегуляции:

$$M_T = 0.018 \exp(0.0094t_g) \quad (162)$$

Как следует из формулы (162), коэффициент $\beta=0.0094$ млн лет⁻¹, а для биоэнергетического прогресса (143) $\beta=0.0108$ млн лет⁻¹. Это показывает, что совершенствование терморегуляции в классе млекопитающих происходило примерно с той же скоростью, что и биоэнергетический прогресс.

То же получается, если биоэнергетический критерий и меру надежности терморегуляции млекопитающих выразить в безразмерных величинах,

например, в процентах от терморегуляции отрядов и семейств, имеющих наименьшую величину меры надежности. Расчет по данным о коэффициенте a (табл.39) и сопоставимой мере надежности M_T (табл.46) с временем возникновения отдельных отрядов и семейств млекопитающих (табл.42) показал, что скорость биоэнергетического прогресса в безразмерном выражении в классе млекопитающих равна $da_{\%} / dt_g = 0.50$, а скорость изменения меры надежности терморегуляции в процессе прогрессивной эволюции $dM_{\%} / dt_g = 0.51$. Другими словами совершенствование терморегуляции в процессе прогрессивной эволюции, т.е. увеличение степени организованности млекопитающих по этому показателю, шло параллельно увеличению энергетических возможностей организмов, что хорошо соответствует утверждениям термодинамики информационных процессов. Этот вывод, безусловно, предварительный, так как требуются дополнительные данные о кривых терморегуляции у различных видов млекопитающих

4. Суперорганизмы.

Помимо гомойотермных животных, к терморегуляции способны и, так называемые, *суперорганизмы*. К ним относятся сообщества некоторых общественных насекомых: муравейники, термитники, рои пчел, а может быть и некоторые другие подобные образования. Суперорганизмы, как правило, обладают способностью к терморегуляции. Для выяснения ее совершенства к ним применимы все те приемы, которые разработаны выше для гомойотермных животных.

У разных суперорганизмов терморегуляция осуществляется разными способами. В муравейниках - за счет целесообразной деятельности муравьев, в рои пчел - за счет активных мышечных движений особей, входящих в состав роя.

Хотя отдельные муравьи (как пойкилотермные организмы) не способны к терморегуляции, муравейник в целом обладает этим свойством, и в середине (в ядре) муравейника поддерживается иная температура, чем температура окружающей среды (Бахем, Лампрехт, 1983). Это достигается в результате целенаправленной деятельности муравьев. При перегреве муравейника они

открывают входы, способствующие проветриванию муравейника и снижению температуры в ядре. При охлаждении муравейника муравьи "теплоносители" скапливаются на вершине муравейника, нагреваются на солнце и, мигрируя, переносят тепло внутрь, а затем возвращаются для захвата новых порций тепла. Делают они это до тех пор, пока в муравейнике не установится нужная температура. Помимо этого, муравьи осмысленно заносят и поддерживают внутри муравейника культуры микроорганизмов, которые, благодаря интенсивной теплопродукции, создают источник тепла, необходимый для обогрева муравейника. Надо сказать, что за счет только собственной теплопродукции, как это делают многие гомойотермные животные в норах, муравьи не смогли бы отапливать свое жилище, так как их масса составляет лишь 1,2% от массы муравейника (Бахем, Лампрехт, 1983).

Иной способ терморегуляции осуществляется в рое пчел (Moritz, Southwick, 1992). Пчелы, входящие в состав роя, находятся в состоянии активного обмена и уровень их теплопродукции в 2-3 раза выше, чем уровень теплопродукции при стандартном обмене отдельных особей. При понижении температуры среды активный обмен пчел возрастает (рис.19), что позволяет сохранять температуру внутри роя на прежнем уровне. Как видно из рис.19, уровень потребления кислорода возрастает и при слишком высоких температурах среды (Southwick, 1988). Вся кривая зависимости потребления кислорода от температуры среды в целом напоминает кривую терморегуляции гомойотермных животных. Это касается даже, так называемого, вершинного обмена (рис.10), так как при понижении температуры кривая терморегуляции роя пчел проходит через максимум (рис.19).

Таким образом, по кривым терморегуляции суперорганизмов можно будет, когда будут получены соответствующие экспериментальные данные, судить о совершенстве терморегуляции при разных способах и механизмах ее осуществления у гомойотермных животных, у перепончатокрылых и у термитов. Особенно перспективным является использование формул (155)-(157) при выяснении совершенства терморегуляции разных видов семейства пчелиных.

Глава 2. **Максимальная продолжительность жизни**

Изменение организованности животных и растений в процессе прогрессивной эволюции можно характеризовать, как говорилось, различными количественными критериями. Одним из таких критериев является величина максимальной продолжительности жизни. Дело в том, что длительность жизни животных и растений, как и искусственных приборов и аппаратов, несомненно связана с совершенством и надежностью их системы регуляции и управления, кроме может быть тех случаев когда вид заинтересован в преждевременной смерти его представителей (гибель кеты после нереста, отсутствие ротового аппарата у самцов некоторых насекомых и т.д.).

К сожалению, точное определение максимальной продолжительности жизни большинства животных не всегда возможно (кроме может быть человека и некоторых домашних животных). Это связано с тем, что у диких животных, живущих на свободе, максимальная продолжительность жизни за редким исключением неосуществима, так как стареющие особи менее приспособлены к борьбе за существование и погибают раньше положенного срока. Например, судя по данным, приводимым Паевским (1985а), у птиц, живущих в неволе, максимальная продолжительность жизни на 48% (n=41) больше, чем у птиц, живущих на воле. В свою очередь дикие животные, живущие в неволе, постоянно находятся в стрессовых условиях и не ясно насколько правильно они содержатся. То, что условия содержания значительно влияют на продолжительность жизни в зоопарках ясно из сравнения максимальной продолжительности жизни млекопитающих, приводимой в списке Флауэра (Flower, 1931) и Джонеса (Jones, 1982): за пятьдесят лет улучшения условий жизни в зоопарках максимальная продолжительность жизни животных заметно возросла.

Прежде чем переходить к характеристике отдельных групп животных по этому признаку следует напомнить, что максимальная продолжительность жизни, как и остальные признаки, находится в аллометрической зависимости от массы тела животных (Ordy, 1976; Economos, 1980; Calder, 1983, 1984; Prinzinger, 1989):

$$L_{\max} = l_m M^{k_1} . \quad (163)$$

где M - масса животного в кг; L_{\max} - максимальная продолжительность жизни в годах; l_m - сопоставимая максимальная продолжительность жизни (продолжительность жизни для данного вида животного, если бы их масса равнялась 1 кг).

На рис.36 представлены данные о максимальной продолжительности жизни и массе тела животных, взятых из различных обзоров и монографий (Flower, 1931; Нагорный и др., 1963; Comfort, 1979; Zepelin, Rechtschaffen, 1974; Culter, 1978; Tolmasoff et al., 1980; Jones, 1982; Паевский, 1985a; Jürgens, Prothero, 1987, 1991; Гаврилов, 1991; Зотин, 1993а,б). В логарифмической шкале координат имеет место линейная зависимость между этими показателями. Расчет методом наименьших квадратов дал следующие величины коэффициента: для приматов $k_1=0.26$ (Ordy, 1976); для всех млекопитающих $k_1=0.17$ (Economos, 1980); $k_1=0.16$ (Calder, 1983); $k_1=0.17$ (Jürgens, Prothero, 1991); $k_1=0.23$ (Зотин, 1993а); для птиц $k_1=0.20$ (Lindstedt, Calder, 1976); $k_1=0.18$ (Calder, 1983); $k_1=0.15$ (Паевский, 1985б); $k_1=0.23$ (Prinzinger, 1989); для воробьиных птиц $k_1=0.23$ (Calder, 1974); $k_1=0.26$ (Lindstedt, Calder, 1976); для куликов $k_1=0.24$ (Гаврилов, 1991). Использование статистически более правильного метода (А.А.Зотин, 1998) показало, что для млекопитающих $k_1 = 0.122 \pm 0.021$, а для птиц - $k_1 = 0.16 \pm 0.03$. Аллометрические зависимости максимальной продолжительности жизни от массы животных равны:

$$\text{для млекопитающих} \quad L_{\max} = 5.24 \cdot M^{0.14}, \quad (164)$$

$$\text{для птиц} \quad L_{\max} = 7.17 \cdot M^{0.17} \quad (165)$$

В дальнейшем мы будем использовать величины l_m и L_{\max} из формулы (163) при расчетах величины максимальной продолжительности жизни в отдельных таксонах млекопитающих и птиц. Чтобы не осложнять себе жизнь мы ограничимся в основном только этими классами типа позвоночных животных.

Казалось бы, что и в этом случае мы должны сравнивать различных животных не по абсолютной величине продолжительности жизни L_{\max} , а по

коэффициенту l_m из аллометрического соотношения (163). Однако следует учитывать, во-первых, средняя продолжительность данного вида животных (тем более, максимальная) сильно зависит от внутри- и межвидовой конкуренции: чем выше давление отбора, тем меньше средняя и максимальная продолжительность жизни; во-вторых, максимальная продолжительность жизни зависит не только от массы тела животного, но в еще большей степени от относительных размеров мозга. На основании сопоставления продолжительности жизни и коэффициента энцефализации у 400 видов млекопитающих показано (Зотин, 1993б), что между этими показателями имеет место линейная зависимость (рис.37). Линейная зависимость между коэффициентом энцефализации и продолжительностью жизни наблюдается не только у млекопитающих, но и у других позвоночных животных, хотя наклон прямых в разных классах различен (Mallouk, 1975; Martin, 1981). По мнению Маллоука (Mallouk, 1975) корреляция между максимальной продолжительностью жизни и относительными размерами мозга значительно более тесная, чем между любыми другими зависимостями для продолжительности жизни животных. На этом основании он высказал предположение об особом «жизненном веществе», которое синтезируется мозгом во время его роста, а затем только расходуется в процессе жизни, что в конце концов и приводит к естественной смерти.

Гипотеза Малоука об особом «жизненном веществе» подверглась справедливой критике (Calder, 1976; Шмидт-Ниельсон, 1987). Нам также кажется, что зависимость максимальной продолжительности жизни позвоночных от относительной величины мозга имеет иную гораздо более глубокую причину, чем гипотетическое «жизненное вещество». Дело в том, что большая относительная величина мозга открывает лучшие возможности для более точной и экономной регуляции и управления системами жизнеобеспечения организма. В искусственных системах (приборах и аппаратах), чем совершеннее регуляция и управление, тем надежнее эти системы и тем продолжительней время их эксплуатации. То же самое, по-видимому, относится к живым организмам: чем лучше их управляющее устройство, что в нашем случае соответствует большей величине коэффициента энцефализации, тем надежнее живая система и тем больше продолжительность ее жизни.

Учитывая сказанное, по сопоставимой продолжительности жизни о степени организованности животных можно судить с большой осторожностью.

Эволюция максимальной продолжительности жизни животных.

Некоторые авторы указали на то, что в процессе биологической эволюции максимальная продолжительность жизни животных заметно возрастает (Sacher, 1975; Аринчин, 1982; Culter, 1984). Особенно наглядно это показал Мурадян (1989), сопоставляя среднюю величину максимальной продолжительности жизни представителей 12 таксонов беспозвоночных и позвоночных животных. Оказалось, что от ракообразных и насекомых до птиц и млекопитающих максимальная продолжительность жизни резко возрастает. Более того, сопоставление средней для таксона продолжительности жизни с временем возникновения изученных таксонов показало увеличение максимальной продолжительности жизни в ходе реальной эволюции (рис.38). Судя по данным Мурадяна, увеличение максимальной продолжительности жизни животных в ходе эволюции можно выразить экспонентой вида:

$$L_{\max} = 5.39 \cdot \exp(0.0043 \cdot t_g) \quad (166)$$

Для эволюции максимальной продолжительности жизни животных согласно данным, приводимым Мурадяном (1989) степенной коэффициент равен 0.0043, в то же время для прогрессивной эволюции этот коэффициент равен 0.0055, а для биоэнергетического прогресса - 0.0070 (136). Таким образом, по критерию максимальной продолжительности жизни L_{\max} эволюция организованности животных шла примерно с такой же скоростью, как собственно прогрессивная эволюция или биоэнергетический прогресс.

Эволюция максимальной продолжительности жизни в отдельных классах позвоночных животных.

Рассмотрим вопрос о возможности использования величины максимальной продолжительности жизни для характеристики эволюционного прогресса в пределах отдельных классов. Начнем с млекопитающих. В табл.48

представлены данные о 320 видах (n=482) из 16 отрядов класса млекопитающих (Зотин, 1993а,б).

Т а б л и ц а 48

Средняя масса M (кг), средняя максимальная продолжительность жизни L_{max} (годы), сопоставимая максимальная продолжительность жизни l_m (годы) и время возникновения в разных отрядах млекопитающих t_g (млн лет назад). N - число видов, n - число измерений.

Таксон	M	L_{max}	l_m	N	n	t_g
Отряд Marsupialia	4.8	8.6	3.00±0.30	26	28	120
Отряд Chiroptera	0.044	4.1	2.64±0.40	18	19	53
Отряд Insectivora	0.29	4.9	2.52±0.33	21	30	39
Отряд Rodentia	0.8	6.8	3.34±0.18	76	103	53
Отряд Edentata	5.06	12.2	4.11±0.76	10	16	59
Отряд Hyracoidea	2.3	10.3	3.63	2	3	45
Отряд Cetacea	562.1	17.8	3.58±0.65	4	6	23
Отряд Lagomorpha	1.9	12.2	4.06±0.84	5	8	59
Отряд Artiodactyla	172.3	21.5	4.35±0.12	50	64	53
Отряд Carnivora	28.6	18.7	5.23±0.20	36	60	45
Отряд Sirenia	424.0	30.0	5.08	1	1	45
Отряд Tylopoda	300.8	31.5	5.79±0.19	1	5	45
Отряд Pinnipedia	135.4	24.3	5.88±0.73	7	9	23
Отряд Perissodactyla	436.3	41.5	7.11±0.28	8	10	53
Отряд Proboscidea	3264.8	65.2	8.28±0.95	2	5	11
Отряд Primates	16.7	31.7	9.35±0.41	63	108	60
Отряд Primates (без Сем. Hominidae)	3.3	20.8	8.35±0.26	56	82	60
Сем. Hominidae	62.5	95.0	20.95±0.08	1	9	5

Как видно из табл. 48, среди млекопитающих по максимальной продолжительности жизни выделяются люди. Возможно, что это связано с

большим относительным размером мозга. Расчеты, основанные на данных, приводимых в табл.48, показывают, что эволюционный прогресс сопровождается увеличением максимальной продолжительности жизни, которую можно выразить для млекопитающих в виде:

$$L_{\max} = 18.29 \cdot \exp(0.010 \cdot t_g); \quad (167)$$

$$l_m = 5.46 \cdot \exp(0.0053 \cdot t_g). \quad (168)$$

Формулы (167, 168) показывают, что согласно критерию, максимальной продолжительности жизни, в процессе эволюции млекопитающих совершенствование организованности происходило с той же скоростью, что и биоэнергетический прогресс и прогрессивная эволюция (143).

Т а б л и ц а 49

Средняя масса M (кг), средняя максимальная продолжительность жизни L_{\max} (годы), сопоставимая максимальная продолжительность жизни l_m (годы) и время возникновения в разных отрядах птиц t_g (млн лет назад). n - число измерений.

Таксон	M	L_{\max}	l_m	n	t_g
Отряд Galliformes	0.928	7.3	2.40±0.17	6	45
Отряд Pelecaniformes	2.243	22.0	5.72	3	85
Отряд Sphenisciformes	18.250	31.5	5.87		30
Отряд Charadriiformes	0.174	16.0	6.79±0.37	42	45
Отряд Falconiformes	0.927	21.4	6.64±0.91	7	45
Отряд Anseriformes	3.234	24.3	6.60±0.58	7	85
Отряд Columbiformes	0.281	17.7	6.90	3	30
Отряд Ciconiiformes	1.541	24.3	6.93±0.28	7	45
Отряд Passeriformes	0.107	14.9	7.68±0.52	30	45
Отряд Lariformes	0.428	29.5	11.03±1.00	6	45
Отряд Procellariiformes	3.83	30.6	8.45±0.89	5	45

Отряд Strigiformes	1.208	34.5	10.12	4	45
--------------------	-------	------	-------	---	----

С другой стороны, для класса птиц расчеты (по данным табл. 49) показывают, что максимальная продолжительность жизни и сопоставимая максимальная продолжительность жизни у этих животных практически не зависит от времени их возникновения:

$$L_{\max} = 18.97 \cdot \exp(-0.0029 \cdot t_g) \quad (169)$$

$$l_{\max} = 7.18 \cdot \exp(0.0020 \cdot t_g) \quad (170)$$

В то же время для всех животных, как позвоночных, так и беспозвоночных, судя по формуле (166), увеличение степени организованности в процессе эволюции, биоэнергетический прогресс и собственно прогрессивная эволюция животных шли приблизительно с одинаковой скоростью. Эти выводы, безусловно, являются предварительными. По мере накопления и уточнения данных о максимальной продолжительности жизни и времени возникновения отдельных таксонов животных они будут изменены или уточнены. Однако принципиальная значимость для проблем прогрессивной эволюции полученных результатов очевидна.

Глава 3. Относительные размеры и энергетика мозга

Очевидно, что наиболее прямые показатели степени организованности животных должны быть связаны с совершенством нервной системы и высшей нервной деятельности. Но, к сожалению, в настоящее время нет достаточно апробированных критериев того и другого. Единственными реальными, хотя и косвенными, показателями совершенства высшей нервной деятельности животных является относительные размеры головного мозга, развитость коры больших полушарий и энергетика мозга.

Интуитивно кажется очевидным, что чем больше относительные размеры мозга, тем совершенней система управления всеми процессами в организме, тем совершенней высшая нервная деятельность животных. И действительно, к

выводу, что уровень энцефализации имеет прямое отношение к рассудочной деятельности животных и человека, приходят многие авторы (Крушинский, 1977; Крушинская, Лисицына, 1983; Jerison, Jerison, 1988). Никитенко (1966, 1969) считал, что относительные размеры мозга и коры больших полушарий являются важнейшими показателями морфо-физиологического прогресса млекопитающих. Сахер (Sacher, 1976) пошел еще дальше, считая, что $\lg c_{br}$ [где c_{br} коэффициент энцефализации (171)] является мерой содержания информации, и увеличение коэффициента энцефализации означает увеличение содержания информации в мозгу.

Относительные размеры мозга - это легко измеряемый показатель (во всяком случае, у позвоночных животных). По этому поводу накоплен большой анатомический материал не только у ныне живущих, но и вымерших животных. Ниже мы попытаемся использовать этот показатель для характеристики прогрессивной эволюции.

Кроме относительных размеров мозга для характеристики прогрессивной эволюции можно было бы использовать и данные об энергетике мозга. Но их в настоящее время немного. А жаль, так как такие материалы можно было бы использовать не только для позвоночных, но и беспозвоночных животных.

1. Зависимость массы мозга от массы тела.

Многие авторы изучали зависимость массы головного мозга от массы тела позвоночных животных (Friedenthal, 1910; Bonin, 1937; Crile, Quiring, 1940; Stephan, Andy, 1964; Jerison, 1970, 1973, 1988; Stephan et al., 1970; Стрельников, 1953, 1970а,б; Sacher, 1976, 1978; Economos, 1980; Martin, 1981; Armstrong, 1982; Hofman, 1982, 1983; Harvey, 1988; Зотин, 1993б) и показали, что она соответствует аллометрическому соотношению

$$M_{br} = c_{br} M^{k_{br}}, \quad (171)$$

где M_{br} - масса головного мозга (г); M - масса тела (г); c_{br} - коэффициент энцефализации; k_{br} - константа.

Для примера на рис.39 показана зависимость массы мозга от массы тела, основанная на измерении 883 видов млекопитающих (Harvey, Bennett, 1983). Из этого рисунка видно, что масса головного мозга млекопитающих, как и остальных позвоночных животных, сильно зависит от размеров тела. Поэтому, при сопоставлении относительных размеров мозга разных видов позвоночных животных правильней использовать коэффициент энцефализации c_{br} (171), а не какие-либо иные выражения: он лучше отражает качественные и количественные возможности мозга.

Вместе с тем этот признак (как и многие другие анатомические и физиологические признаки) сильно варьирует даже у животных одного вида. Поэтому для характеристики того или иного таксона важно иметь достаточно большое количество данных о массе мозга и тела - чем больше материалов такого рода мы будем иметь в своем распоряжении, тем точнее будут определены коэффициенты c_{br} и k_{br} .

В литературе имеется ряд обзоров о величине мозга и массе тела позвоночных (Никитинко, 1969; Стрельников, 1970а; Jerison, Jerison, 1988; Зотин, 1993б). В некоторых работах обнаружена связь величины коэффициента энцефализации c_{br} с высотой организации позвоночных животных (Martin, 1981; Wyles et al., 1983; Zotin, Lamprecht, 1996). В табл.50 представлены величины коэффициента энцефализации c_{br} из формулы (171) для разных классов типа позвоночных, рассчитанных по данным, приводимым в монографии Стрельникова (1970а) и в обзорах других авторов (Никитинко, 1969; Блинков, 1972; Ливчак, 1972; Яблоков и др., 1972; Крушинская, Лисицына, 1983; Зотин, 1993б).

В принципе коэффициент c_{br} , как говорилось, можно использовать в качестве одного из критериев организованности животных, так как он косвенно показывает степень совершенства нервной регуляции и разумной деятельности животных, хотя, как видно из табл.50, его увеличение не вполне совпадает с повышением степени организованности позвоночных животных. Это объясняется, как нам кажется, тем, что увеличение относительных размеров мозга и связанный с этим успех в борьбе за жизнь настолько важно для животных, что оно подхватывается естественным отбором независимо от биоэнергетического прогресса.

Т а б л и ц а 50

Коэффициента энцефализации c_{br} в разных классах типа позвоночных. N - число изученных видов; t_g - время возникновения данного класса в млн. лет (из табл.42). Для позвоночных животных принято $k_{br}=0.56$

Класс	c_{br}	N	t_g
Мухини	0.00004	1	560
Cephalaspidomorphi	0.00059	3	535
Chondrichthyes	0.082	7	139
Osteichthyes	0.021	62	79
Amphibia	0.011	12	168
Reptilia	0.015	32	225
Aves	0.171	266	44
Mammalia	0.440	377	56

Используя данные о времени возникновения отдельных классов позвоночных (табл.42) и данные о коэффициенте энцефализации (табл.50), можно нарисовать кривую увеличения степени организованности позвоночных в процессе прогрессивной эволюции (рис.40) и выразить ее аналитически в виде формулы:

$$c_{br} = 0.293 \cdot \exp(0.014 \cdot t_g). \quad (172)$$

Согласно формуле (172) по такому показателю, как коэффициент энцефализации, скорость возрастания организованности позвоночных в процессе эволюции и заметно больше, чем скорость биоэнергетического прогресса ($\beta=0.0059$) и прогрессивной эволюции ($\beta=0.0063$) (140).

Теперь мы приведем расчеты коэффициента c_{br} , для разных отрядов классов млекопитающих и птиц по данным из тех же обзоров, что и указанных выше (Никитинко, 1969; Стрельников1970а; Блинков, 1972; Ливчак, 1972;

Яблоков и др., 1972; Крушинская, Лисицына, 1983; Jürgens, Prothero, 1987; Зотин, 1993б). Расчет правильным с точки зрения статистики методом для видов млекопитающих и птиц (А.А.Зотин, 1999) показал, что коэффициент для млекопитающих равен $k_{br}=0.575\pm 0.017$, а для птиц $k_{br}=0.532\pm 0.020$. Очевидно, что различия лежат в пределах ошибки измерений, поэтому мы подсчитали общий для обоих классов коэффициент k_{br} и получили его равным $k_{br}=0.56$. Расчеты показывают:

$$\begin{array}{ll} \text{для млекопитающих} & M_{br} = 0.44 \cdot M^{0.56}, \\ \text{для птиц} & M_{br} = 0.17 \cdot M^{0.56}, \end{array} \quad (173)$$

Коэффициент $k_{br}=0.56$ мы и приняли для обоих классов при вычислении коэффициента энцефализации в отдельных отрядах, семействах и видов млекопитающих и птиц. Сопоставление коэффициента энцефализации с временем существования того или иного таксона показано в табл.51. По данным, приведенным в этой таблице можно построить кривую прогресса организованности в реальной эволюции млекопитающих и птиц (рис.41). Получаем типичные экспоненты, которые можно выразить с помощью следующих формул (сведения времени возникновения отдельных отрядов птиц взяты из руководства Кэрролла, 1993а):

$$\text{Млекопитающие} \rightarrow c_{br} = 1.25 \cdot \exp(0.026 \cdot t_g), \quad (174)$$

$$\text{Птицы} \rightarrow c_{br} = 0.14 \cdot \exp(0.002 \cdot t_g). \quad (175)$$

Судя по этим расчетам, эволюция относительных размеров мозга в классе млекопитающих и птиц шла с разной скоростью, причем млекопитающие эволюционировали быстрее птиц. Формула (174) показывают также, что эволюционный прогресс организованности по коэффициенту энцефализации, шел примерно с такой же скоростью, как по сопоставимой продолжительности жизни млекопитающих (170) и собственно прогрессивной эволюции (137).

Показано, что размеры мозга соответствуют энергетическому

метаболизму животных (Стрельников, 1953, 1970б; Hopson, 1977). Это естественно, так как согласно термодинамике информационных процессов, чем совершенней регуляция и управление в термодинамической системе, тем больше она требует затрат энергии. Согласно же нашему допущению совершенство управления процессами, протекающими в животном организме, как и рассудочная деятельность, коррелируют с относительными размерами мозга. Однако, учитывая, что при биоэнергетическом прогрессе млекопитающих $\beta=0.0068$, можно считать, что прогресс организованности в классе млекопитающих, хотя и связан с биоэнергетическим прогрессом, но шел быстрее, чем последний.

Таблица 51

Коэффициента энцефализации c_{br} в разных отрядах (и некоторых семействах) млекопитающих и птиц. N - число изученных видов; t_g - время таксона в млн. лет назад (из табл.42).

Отряд	c_{br}	N	t_g	Отряд	c_{br}	N	t_g
Класс Mammalia				Класс Aves			
Marsupialia	0.150	13	120	Sphenisciformes	0.036	1	30
Insectivora	0.085	26	39	Struthioniformes	0.059	1	18
Chiroptera	0.113	14	53	Galliformes	0.079	18	45
Rodentia	0.148	52	53	Apodiformes	0.097	2	45
Lagomorpha	0.151	4	59	Columbiformes	0.098	9	30
Edentata	0.241	8	59	Gruiformes	0.109	9	45
Hyacoidea	0.265	2	45	Charadriiformes	0.118	34	45
Carnivora	0.350	44	45	Pelecaniformes	0.121	6	85
Artiodactyla	0.378	54	53	Anseriformes	0.123	27	85
Perissodactyla	0.390	11	53	Ciconiiformes	0.150	26	45
Pinnipeda	0.567	5	23	Falconiformes	0.166	29	45
Primates	0.774	78	60	Passeriformes	0.178	141	45
Сем. Hominidae	2.758	6	5	Сем. Corvidae	0.297	20	2
Proboscidea	1.204	7	11	Piciformes	0.247	10	39
Cetacea	1.324	60	23	Strigiformes	0.271	17	45

Сем.Delphinidae	1.684	34	23	Psittaciformes	0.329	18	30
-----------------	-------	----	----	----------------	-------	----	----

Прогресс организованности млекопитающих в процессе эволюции, учитываемый с помощью коэффициента энцефализации, установлен и на палеонтологическом материале (Jerison, 1961). На рис.42 показаны собранные этим автором данные о зависимости массы мозга от массы тела, рассчитанных по обнаруженным остаткам млекопитающих олигоцена и эоцена по сравнению с современными млекопитающими. Согласно проведенным нами расчетам (Зотин, Зотин, 1995) по данным, приведенным на рис.43, коэффициент энцефализации млекопитающих в эоцене равнялся 0.026, в олигоцене - 0.055 и у современных млекопитающих - 0.115.

2. Зависимость массы мозга от потребления кислорода

Как сказано, масса мозга аллометрически зависит от массы тела животных (171). С другой стороны, хорошо известна в сравнительной физиологии аллометрическая зависимость (46) между стандартным обменом и массой тела животных. Коэффициенты, входящие в зависимость (46) для млекопитающих соответственно равны: $a = 24.29$, $k = 0.75$ (125). В аллометрической зависимости массы мозга от массы тела (173) у млекопитающих $c_{br}=0.44$, $k_{br}=0.56$. Можно принять для млекопитающих:

$$M_{br} = c_{br} \left(\frac{\bar{\dot{Q}}_{O_2}}{a} \right)^{k_{br}} = 0.04 \cdot \bar{\dot{Q}}_{O_2}^{0.75} \quad (176)$$

Другими словами, чем больше размеры мозга, тем выше уровень потребления кислорода всего организма. Это хорошо согласуется с данными, приводимыми Стрельниковым (19706), и с основными положениями термодинамики информационных процессов. Как отмечалось (Поплавский, 1981; Зотин, 1988), с точки зрения термодинамики информационных процессов совершенство работы управляющих систем зависит от количества энергии, которое они могут использовать на процессы управления: чем точнее работает регулирующее

устройство, чем надежней хранится и используется информация, тем больше энергии необходимо затратить на процесс управления.

Т а б л и ц а 52

Масса тела M (кг); коэффициент энцефализации c_{br} ; скорость потребления кислорода животным \bar{Q}_{O_2} и мозгом \bar{Q}_{br} (в мл O_2 /мин); а также соотношение $\bar{Q}_{br}/\bar{Q}_{O_2}$ (в %) у некоторых видов млекопитающих (Hofman, 1983).

Вид	M	c_{br}	\bar{Q}_{O_2}	\bar{Q}_{br}	$\frac{\bar{Q}_{br}}{\bar{Q}_{O_2}}$
<i>Didelphis marsupialis</i>	2.21	0,0151	12,5	0,230	1,8
<i>Tenrec ecaudatus</i>	0.83	0,0187	8,9	0,160	1,8
<i>Elephas indicus</i>	3048.0	0,0976	3677	106	2,9
<i>Rattus rattus</i>	0.15	0,0401	2,53	0,125	4,9
<i>Felis lynx</i>	7.7	0,0915	45,6	2,91	6,4
<i>Delphinopterus leucas</i>	395.0	0,1882	820	61,1	7,5
<i>Pan troglodytes</i>	46.0	0,1622	169	14,8	8,8
<i>Macaca mulatta</i>	7.8	0,1317	46	4,22	9,2
<i>Homo sapiens</i>	68.7	0,4017	227	46,5	20,5

Т а б л и ц а 53

Скорость потребления кислорода мозгом \bar{Q}_{br} и корой головного мозга \bar{Q}_{cr} (в мл O_2 /мин), а также соотношение $\bar{Q}_{cr}/\bar{Q}_{br}$ у некоторых видов млекопитающих (Hofman, 1983).

Вид	\bar{Q}_{br}	\bar{Q}_{cr}	$\frac{\bar{Q}_{cr}}{\bar{Q}_{br}}$
<i>Tenrec ecaudatus</i>	0,160	0,046	28,7
<i>Rattus rattus</i>	0,125	0,045	36,0
<i>Elephas indicus</i>	106,0	43,8	41,3
<i>Felis lynx</i>	2,91	1,26	43,3
<i>Macaca mulatta</i>	4,22	2,01	47,6
<i>Pan troglodytes</i>	14,8	7,33	49,5
<i>Homo sapiens</i>	46,5	29,4	63,2

В еще большей степени это относится к собственной энергетике мозга. Если это так, то по интенсивности дыхания мозга представителей разных таксонов позвоночных можно судить о совершенстве их высшей нервной деятельности. И действительно, повышенная энергетика головного мозга млекопитающих и особенно коры головного мозга показывает, что имеется корреляция между скоростью потребления кислорода мозгом и высотой организации животных (Hofman, 1983). Данные этого автора приведены в (табл.52) и (табл.53). Из этих таблиц следует, что прогресс в классе млекопитающих сопровождается не только увеличением коэффициента энцефализации, но и усилением дыхания мозга и коры головного мозга. Особенно значительны то и другое у человека.

3. Изменение организованности животных в процессе эволюции

Как видно из приведенных данных, по некоторым показателям мозга (коэффициент энцефализации, энергетика мозга и коры головного мозга), а также по максимальной продолжительности жизни и совершенству терморегуляции у гомойотермных животных мы можем судить о совершенстве управления жизненными процессами у представителей разных отрядов млекопитающих и у некоторых других животных. Совершенство управления связано с высотой организации животных, поэтому, эти признаки могут быть положены в основу критериев организованности и эволюционного прогресса.

В настоящее время мы можем судить о величине коэффициента энцефализации только у позвоночных животных, и в этой области получены довольно впечатляющие результаты. Как было показано выше (табл.50) коэффициент энцефализации возрастает у более продвинутых по пути прогрессивной эволюции классов позвоночных животных. Следовательно, если сопоставить величину коэффициента энцефализации с временем происхождения того или иного класса позвоночных в процессе эволюции, то становится очевидным, что этот коэффициент, как и стандартный обмен (см. рис.28), может количественно характеризовать прогресс организованности в процессе эволюции позвоночных (рис.40).

Казалось бы приведенные данные настолько демонстративны, что все

ясно и по величине коэффициента энцефализации можно характеризовать эволюционный прогресс не только внутри отдельных типов, но и классов животных. Однако реальные данные полученные для отдельных отрядов и семейств класса млекопитающих и птиц показывают, что это не так. В табл.51 были приведены средние данные о коэффициенте энцефализации в 14 отрядах млекопитающих. Расположение отрядов млекопитающих по величине коэффициента энцефализации (характеризующего совершенство головного мозга) заметно отличается от расположения в соответствии с величиной стандартного обмена (табл.41), с величиной критериев совершенства терморегуляции (табл.46) или продолжительности жизни (табл.49). Это объясняется, как нам кажется, тем, что в любом типе, классе или даже отряде животных имеется тенденция к совершенствованию высшей нервной деятельности не зависимо от положения этих таксонов на шкале прогрессивной эволюции. Дело в том, что повышение способности к высшей нервной деятельности настолько увеличивает шансы выжить в борьбе за существование, что естественный отбор немедленно подхватывает все малейшие попытки изменения организмов в этом направлении. Например, из табл.51 видно, что в отряде приматов резко выделяется семейство людей, в отряде китообразных заметно выделяются дельфины, а в отряде воробьинообразных - врановые птицы и т.д.

Для улучшения умственной деятельности значение имеет не только относительные размеры мозга, но и абсолютные. Идеальное сочетание, по-видимому, осуществилось у человека, у которого (судя по тому, что люди по интеллекту стоят выше всех животных) имеет место наилучшее сочетание всех указанных выше показателей.

Теперь сопоставим на "шкале прогресса" разные отряды класса млекопитающих, полученные на основании разных критериев. Следует отметить при этом, что в реальном эволюционном времени все эти критерии показывают увеличение упорядоченности и степени организованности животных (рис.43). Как говорилось, о скорости эволюционного прогресса можно судить по коэффициенту β в экспоненциальной зависимости (45). В табл.54 сопоставлены величины коэффициента β , полученные с помощью разных критериев. Как видно из табл.54 в целом по разным критериям степень организованности

животных в процессе эволюции увеличивается быстрее, чем упорядоченность, т.е. удаление живых систем от состояния равновесия. Это естественно, так как на прогрессивную эволюцию накладывается такой мощный фактор, как естественный отбор.

Т а б л и ц а 54

Величина коэффициента β , млн лет⁻¹ (45), полученного с помощью разных критериев эволюционного прогресса.

Критерий прогресса	Символ	Таксон	Формула	β
Прогрессивная эволюция				
<i>Критерий упорядоченности</i>	<i>Cr</i>	Все животные	(136)	0.0055
	<i>Cr</i>	Позвоночные	(140)	0.0063
	<i>Cr</i>	Млекопитающие	(143)	0.0030
	<i>Cr</i>	Костные рыбы	(142)	0.0019
	<i>Cr</i>	Членистоногие	(139)	0.0051
	<i>Cr</i>	Насекомые	(141)	0.0022
	<i>Cr</i>	Моллюски	(138)	0.0064
<i>Биоэнергетический прогресс</i>				
Стандартный обмен	<i>a</i>	Все животные	(136)	0.0070
	<i>a</i>	Позвоночные	(140)	0.0059
	<i>a</i>	Млекопитающие	(143)	0.0108
	<i>a</i>	Костные рыбы	(142)	0.0024
	<i>a</i>	Членистоногие	(139)	0.0043
	<i>a</i>	Насекомые	(141)	0.0016
	<i>a</i>	Моллюски	(138)	0.0058
Константа Рубнера	Ru	Все животные	(144)	0.010
	Ru	Млекопитающие	(145)	0.014
	r	Млекопитающие	(145)	0.024
Организованность				

животных				
<i>Терморегуляция:</i>				
критерий надежности	M_T	Млекопитающие	(162)	0.0094
<i>Продолжительность жизни (максимальная)</i>	L_{max}	Все животные	(166)	0.0043
	L_{max}	Млекопитающие	(167)	0.010
	L_{max}	Птицы	(169)	-0.0029
<i>Продолжительность жизни (сопоставимая)</i>	l_m	Млекопитающие	(168)	0.0053
	l_m	Птицы	(170)	0.0020
<i>Коэффициент энцефализации</i>	c_{br}	Позвоночные	(172)	0.014
	c_{br}	Млекопитающие	(174)	0.026
	c_{br}	Птицы	(175)	0.0020

В следующей таблице (табл.55) сопоставлена макросистематика упорядоченности и по различным критериям организованности: по критерию надежности терморегуляции, по коэффициенту энцефализации и по максимальной продолжительности.

Как видно из этого сопоставления требуются дополнительные исследования различных критериев организованности для того, чтобы построить "шкалу высоты организации" в классе млекопитающих. Следует только отметить, что в реальном эволюционном времени все эти критерии показывают увеличение организованности млекопитающих в процессе прогрессивной эволюции (рис.43, табл.55). Мы считаем, поэтому, что макросистематику имеет смысл строить по критерию упорядоченности, который в меньшей степени, чем критерии организованности, зависит от экологических условий существования и, главное, от естественного отбора.

Т а б л и ц а 55.

Макросистематика отрядов млекопитающих (кроме отряда шерстокрылых и трубкозубых) по различным критериям прогрессивной эволюции

Критерий упорядоченности	Критерии организованности
--------------------------	---------------------------

Cr	M _T	C _{br}	L _{max}
Подкласс Prototheria			
1. Monotremata	Monotremata	Monotremata	Monotremata
Подкласс Theria			
Инфракласс <i>Metatheria</i>			
2. Marsupialia	Marsupialia	Marsupialia	Marsupialia
Инфракласс <i>Eutheria</i>			
3. Sirenia	Edentata	Insectivora	Chiroptera
4. Insectivora	Chiroptera	Chiroptera	Insectivora
5. Edentata	Insectivora	Rodentia	Rodentia
6. Lagomorpha	Hyracoidea	Lagomorpha	Edentata
7. Hyracoidea	Carnivora	Edentata	Hyracoidea
8. Carnivora	Primates	Hyracoidea	Cetacea
9. Pholidota	Rodentia	Carnivora	Lagomorpha
10. Tylopoda	Artiodactyla	Artiodactyla	Artiodactyla
11. Rodentia	Lagomorpha	Perissodactyla	Carnivora
12. Artiodactyla	Pinnipedia	Pinnipeda	Sirenia
13. Pinnipedia	Perissodactyla	Primates	Pinnipedia
14. Chiroptera		Proboscidea	Perissodactyla
15. Primates		Cetacea	Proboscidea
16. Cetacea			Primates
17. Perissodactyla			

В заключение следует еще раз повторить, что не все описанные выше критерии прогрессивной эволюции равнозначны. Напомним, что одни из них показывают степень упорядоченности организмов (стандартный обмен и константа Рубнера), другие - степень организованности (негэнтропийные эффекты, критерии надежности гомеостазов и гомеорезов, коэффициент энцефализации, максимальная продолжительность жизни). Не все эти критерии могут в ближайшее время быть использованы для количественного описания прогрессивной эволюции животных: часть из них носят частный характер, другие находятся на стадии накопления экспериментальных материалов.

Определения интегральных негэнтропийных эффектов, например, не говоря об остальных негэнтропийных эффектах, еще сильно затруднено. Не совсем оправдано использование константы Рубнера для характеристики прогрессивной эволюции животных, так как она зависит не только от стандартного обмена, но и от величины максимальной продолжительности жизни. При этом влияние того и другого на величину константы Рубнера может быть различным, что вносит известную неопределенность в толкование ее значения при рассмотрении процессов эволюции. Не совсем универсален и такой хорошо изученный у позвоночных животных показатель, как коэффициент энцефализации, так как он может быть измерен не у всех животных (его трудно измерить, например, у многих беспозвоночных), не говоря уже о растениях. Таким образом, в качестве действительно универсального показателя прогрессивной эволюции следует принять критерий упорядоченности, основанный на изучении стандартного обмена животных (Коноплев и др., 1975, 1976; Зотин, Коноплев, 1976; Зотин, Криволуцкий, 1982; Зотин, 1984; Zotin, 1990; Зотин и др., 1990) и не только потому, что имеется множество данных, позволяющих его вычислять для самых разных групп организмов, независимо от их таксономического положения, но и потому, что он лучше других критериев указывает общее направление прогрессивной эволюции: все большее удаление организмов по мере эволюции от первичного, равновесного состояния среды, в которой они возникли.