

МАКРОСКОПИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ БИОЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА

Большинство отечественных эволюционистов не видят необходимости в постановке вопроса о специальных механизмах макроэволюции, отличных от микроэволюционных (Завадский, Колчинский, 1977; Иорданский, 1979, 1990; Татаринов, 1987) или сомневаются в такой необходимости (Тимофеев-Ресовский, 1980; Яблоков, 1968, 1980; Северцов, 1987, 1990). Между тем эта проблема не так проста. Биоценозы, в которые входят организмы, являются устойчивыми, саморегулирующимися образованиями. В таких системах из-за стохастичности многих биологических процессов и процессов, происходящих в среде, возможны микроэволюционные изменения, включая образование новых видов, но неосуществимы крупные изменения организмов, нарушающие взаимоотношения видов. Благодаря многочисленным положительным и отрицательным обратным связям, биоценозы и, особенно, биогеоценозы являются настолько устойчивыми системами, что они становятся серьезным препятствием для осуществления крупных макроэволюционных изменений организмов. Поэтому, чтобы преодолеть сопротивление такой сбалансированной системы, как биоценоз, механизмы макроэволюции должны быть несколько иными, чем микроэволюции. Например, это сопротивление может быть преодолено под воздействием глобальных эволюционных "ветров", о которых было сказано раньше. Здесь же мы рассмотрим не сами эволюционные "ветры", а основу, на которой они осуществляются - феноменологические механизмы биоэнергетического прогресса.

С чего же начинается биоэнергетический прогресс, почему он вообще возникает, каковы предпосылки, ведущие к необходимости усиления энергетического обмена животных и растений?

Прежде всего, эти предпосылки связаны с неуспехом в борьбе за существование того или иного вида, что приводит к вытеснению представителей этого вида на границы биоценоза, где напряженность конкуренции с другими

видами, входящими в состав биоценоза, меньше. При этом конечно появляется необходимость приспособиться к новым, часто более суровым условиям существования. Другой путь изменений, который претерпевает неудачливый вид и который осуществляется автоматически, состоит в выживании (при общем уменьшении численности вида) наиболее быстрых и ловких животных, а также в измельчании вида.

Во всех указанных случаях дальнейшая эволюция вида, если он не вымрет, может пойти, как по пути аллогенеза или катагенеза, так и по пути арогенеза. Последний с большей вероятностью, чем аллогенез и катагенез, может привести к макроэволюционным изменениям и в конце концов к кардинальному изменению состава биоценоза. Мы начнем рассмотрение механизмов прогрессивной эволюции с изменения размеров тела животных.

Глава 1. Уменьшение размеров тела

Как отмечено выше, есть несколько путей преодоления неудачной ситуации, сложившейся в биоценозе, на пути биологического процветания той или иной группы организмов. Один из них связан не с пространственной миграцией этих организмов в места с не столь напряженной конкуренцией, а с уменьшением размеров тела. Можно себе представить, что представители некоего вида животные или растения, не выдерживая конкуренции в борьбе за жизнь, постепенно мельчают, так как мелкие особи имеют шанс уцелеть в результате ли потери интереса к ним основных врагов, расширения ли их кормовой базы или возможности спрятаться при возникновении опасности. Проследим, какие же изменения могут произойти при уменьшении размеров организмов.

Прежде всего, уменьшение размеров тела приводит согласно формуле (47) к усилению интенсивности потребления кислорода. Если при этом меняющиеся организмы оказываются в такой нише биоценоза, где повышенный энергетический обмен дает решающее преимущество в борьбе за жизнь, то они прекращают процесс изменений в направлении уменьшения размеров и быстро увеличивают свою численность. Если же увеличение интенсивности

стандартного обмена не дает виду заметных преимуществ (не только энергетический обмен, но и многочисленные морфологические, функциональные и поведенческие особенности организмов определяют их конкурентоспособность), то вид продолжат изменение в сторону уменьшения размеров. В конце концов, может возникнуть ситуация, показанная на рис.44. На этом рисунке приведена зависимость интенсивности потребления кислорода от массы тела у млекопитающих. Кривая, соответствующая соотношению (47), которое для млекопитающих имеет вид (Зотин, 1988):

$$\bar{q}_{O_2} = 20.9M^{-0.26},$$

или (177)

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

и носит название кривой Клайбера. Как видно из рис.26 она справедлива для всех млекопитающих, кроме насекомоядных [на схеме рис. 44 кривая (1)]. Расчет по данным, приводимым на рис.26, показал, что для насекомоядных аллометрическая зависимость определяется выражением:

$$\bar{q}_{O_2} = 90,5M^{-0.60},$$

или (178)

$$\bar{Q}_{O_2} = 90.5 M^{0.40},$$

Теперь, на примере кривых, показанных на рис.44, продолжим рассмотрение гипотетического случая, когда под прессом естественного отбора происходит уменьшение размеров тела взрослых животных. По мере уменьшения массы тела в соответствии с кривой Клайбера [рис.44(2)] стандартный обмен млекопитающих возрастает. Это возрастание, начиная с массы тела порядка 20-30 г, может пойти в двух направлениях:

- 1) продолжить движение по кривой Клайбера [рис.44(2)],
- 2) вступить на более быстрый путь изменений [рис.44(1)].

В первом случае, если говорить об энергетическом обмене, ничего не изменится, так как сопоставимый стандартный обмен, т.е. коэффициент a из формулы (47), остается неизменным. Преимущества, которые при этом получают животные, связаны только с тем, что они занимают нишу, недоступную для других млекопитающих. Обладая повышенным по сравнению со всеми другими животными сходного размера (кроме птиц) стандартным обменом (рис.26) и связанными с этим возможностями, они могут найти свою нишу в биоценозе и прекратить дальнейший процесс уменьшения размеров. В смысле эволюционного прогресса уменьшение размеров тела в данном случае ничего не дает, так как критерий упорядоченности Cr , как и величина сопоставимого стандартного обмена, остаются прежними.

Во втором случае возможны два варианта.

П е р в ы й в а р и а н т. По мере уменьшения размеров организмов происходит изменение коэффициентов аллометрической зависимости (47) и стандартный обмен меняется по кривой 1, а не 2 (рис.44), т.е. возрастает значительно быстрее с уменьшением размеров тела чем по кривой Клайбера. При таком варианте животные получают значительные преимущества в величине энергетического обмена по сравнению с родительскими видами, а критерий упорядоченности у них намного больше, чем у всех остальных представителей данного класса. Для семейства землероек из отряда насекомоядных $Cr=155$ против $Cr=104$ (125) для всех остальных отрядов класса млекопитающих.

Сходные закономерности наблюдаются и среди класса птиц. Коэффициент k в аллометрической зависимости дыхания от массы тела птиц равен 0.71, в то время как в отряде калибриобразных 0.44 (126). Соответственно, в отряде калибриобразных $Cr=286$ против $Cr=112$ для всех остальных птиц (127).

Можно думать, что возникновение отряда насекомоядных в классе млекопитающих и отряда калибриобразных в классе птиц связано с изменением коэффициентов в аллометрическом соотношении (47). Это приводит к тому, что при уменьшении массы тела ниже 50-70 г стандартный обмен возрастает значительно быстрее, чем он должен был бы возрасти по кривой Клайбера, так

как аллометрическая кривая у насекомоядных и калибриобразных значительно круче, чем у остальных представителей классов, к которым относятся эти отряды [см., например, рис.44(2)]. Последнее определяет главный недостаток такого механизма прогрессивной эволюции: у крупных животных, вставших на указанный путь изменения энергетического обмена, несмотря на очень большую величину коэффициента a , а, следовательно, и критерия упорядоченности, стандартный обмен оказывается довольно низким. Расчет по формуле (178) показывает, что у насекомоядных массой в 10 г $\bar{q}_{O_2} = 22,7$ мВт/г, массой в 50 г $\bar{q}_{O_2} = 8,65$, массой в 70 г $\bar{q}_{O_2} = 7,07$, массой в 80 г $\bar{q}_{O_2} = 6,53$, массой в 100 г $\bar{q}_{O_2} = 5,71$ массой в 1000 г $\bar{q}_{O_2} = 1,43$ и массой в 10000 г $\bar{q}_{O_2} = 0,36$. Расчет по формуле (177) дает величины стандартного обмена для остальных млекопитающих массой в 10 г $\bar{q}_{O_2} = 11,5$ мВт/г, массой в 50 г $\bar{q}_{O_2} = 7,54$, массой в 70 г $\bar{q}_{O_2} = 6,23$, массой в 80 г $\bar{q}_{O_2} = 6,68$, массой в 100 г $\bar{q}_{O_2} = 6,31$, массой в 1000 г $\bar{q}_{O_2} = 3,47$ и массой в 10000 г $\bar{q}_{O_2} = 1,91$. Эти расчеты показывают, что преимущество мелких насекомоядных в отношении величины стандартного обмена теряется по мере возникновения новых более крупных видов: начиная с массы в 70 г, стандартный обмен представителей этого отряда становится заметно меньше, чем у представителей других отрядов млекопитающих. Следовательно, повышенный энергетический обмен представителей нового таксона, возникшего в результате уменьшения величины коэффициента k в аллометрическом соотношении (46), ограничен областью мелких животных, т.е. имеется верхний предел размеров организмов для этого таксона. Снизу он также ограничен некоторой минимальной величиной, зависящей от возможности добычи и усвоения пищи. Дело в том, что повышенный энергетический обмен требует повышенного притока пищи. Известно, например, что мелкие землеройки из отряда насекомоядных потребляют за сутки количество пищи по массе больше, чем масса самого животного. Практически вся их жизнь состоит в непрерывном поиске пищи. Чтобы уменьшить суточную величину энергетических расходов они, подобно колибри и некоторым мелким рукокрылым, время от времени впадают в состояние оцепенения с очень низкой величиной энергетического обмена. Очевидно, что дальнейшее уменьшение

массы тела подобных животных может привести к полному прекращению активной жизнедеятельности. Для насекомоядных таким пределом является, по видимому, масса тела меньше 2 г.

Таким образом, резкое возрастание энергетического обмена при уменьшении размеров тела в результате изменения коэффициентов в аллометрическом соотношении (46), (47) дает заметное преимущество видам, вставшим на этот путь арогенеза, но ограничивает их размеры довольно узкими рамками. Они попадают как бы в *эволюционную ловушку* (Зотин и др., 2000) и во всяком случае не способны вытеснить породившие их виды, имеющие массу тела выше верхнего предела ловушки.

В т о р о й в а р и а н т. Это вариант арогенеза на начальных этапах совпадает с первым. Как и в последнем, по мере уменьшения размеров организмов происходит изменение аллометрической зависимости (47) и стандартный обмен меняется по кривой 1 [рис.44]. Это первый шаг на пути прогрессивной эволюции, позволяющий достигнуть величины сопоставимого стандартного обмена значительно большей, чем у породивших их видов. Происходит он в результате увеличения коэффициента b в соотношении (47). Второй шаг состоит в возвращении величины коэффициента b к прежнему значению при одновременном сохранении повышенной величины коэффициента a . В этом случае первоначальная кривая зависимости интенсивности дыхания от массы тела [рис.44(2)] должна сместиться вверх и все новые виды животных, независимо от их массы, будут иметь сопоставимый стандартный обмен выше, чем предковые виды. Возможным примером такого пути прогрессивной эволюции является класс птиц (рис.27).

Хорошо известно, что воробьиные птицы имеют стандартный обмен заметно выше, чем неворобьиные (Calder, 1984; Gavrilov, Dolnik, 1985; Шмидт-Ниельсен, 1987; Зотин, 1988). Расчет методом наименьших квадратов по данным, приводимым в обзоре В.М.Гаврилова и В.Р.Дольника (Gavrilov, Dolnik, 1985), показал (Зотин, 1988), что аллометрическая зависимость интенсивности потребления кислорода от массы тела у воробьиных птиц равна

$$\bar{\dot{q}}_{O_2} = 37.2M^{-0.28}, \quad (179)$$

а у неворобьиных

$$\bar{\dot{q}}_{O_2} = 30.7M^{-0.29}, \quad (180)$$

Соответственно, критерий упорядоченности у воробьиных птиц, согласно формуле (127), равен $Cr=116.4$, а у неворобьиных птиц - $Cr=107.5$. Так как коэффициент b у этих двух групп птиц практически одинаков, то стандартный обмен воробьиных птиц независимо от их размера всегда будет выше, чем стандартный обмен неворобьиных птиц той же массы. Это наглядно видно из рис.27, где приведены данные о стандартном обмене птиц разной массы и схематически показано на рис.44.

Некоторые авторы выделяют отряд воробьиных в отдельный подкласс, так как по численности видов, родов и семейств воробьиные превосходят всех остальных птиц вместе взятых. Это явно процветающая группа птиц наглядно демонстрирует преимущество повышения энергетического обмена и возможность на этой основе возникновения нового крупного таксона порядка отряда или даже класса.

Подводя итоги, можно сказать, что одноступенчатый механизм прогрессивной эволюции, возникающий при уменьшении массы тела животных, связанный с изменением коэффициента b в аллометрической зависимости (47), приводит к макроэволюционным изменениям животных в пределах эволюционной ловушки. Очевидно, что эволюционная ловушка может образовываться не только в процессе увеличения энергетического обмена при уменьшении размеров организмов, но и в результате чрезмерной специализации отдельных органов животных и растений, при переходе к паразитическому образу жизни и т.д.

Двухступенчатый механизм прогрессивной эволюции, первая ступень которого состоит в увеличении коэффициента b , а вторая - в стабилизации коэффициента a на высоком уровне при одновременном возвращении коэффициента b к начальному значению, приводит к макроэволюционным процессам образования крупного таксона животных или растений, неограниченных по размерам и эволюционным возможностям. Этот новый таксон обладает значительными

преимуществами в отношении энергетического обмена и способен вытеснить или, вернее, потеснить предковые формы во всех звеньях биоценоза.

Глава 2. Генотипические адаптации

Второй путь отступления видов животных и растений, терпящих поражение в борьбе за жизнь, состоит в постепенной миграции представителей этих видов на границы биоценоза, где напряженность конкуренции с более совершенными соперниками ослабевает. Вместе с тем давление отбора здесь не только не ослабевает, но значительно усиливается в результате ухудшения условий существования или появления новых соперников. Мы рассмотрим подробнее только ситуацию, когда давление отбора на границах биоценоза возрастает в результате неблагоприятных условий среды: пониженной среднегодовой температуры в северных широтах, низкого парциального давления кислорода и низкой температуры в горах на достаточно больших высотах и т.д. Способность выжить в таких новых и суровых условиях зависит от способности организмов к адаптации и последующему закреплению этих адаптаций в потомстве. При этом возможны три направления изменений: два из них (аллогенез и катагенез) ведут в эволюционную ловушку, так как специализированные к плохим условиям существования организмы не имеют больших преимуществ перед организмами прежних мест обитания и виды, приспособившиеся к новым условиям, не смогут завоевать утраченные позиции их предков. Другое дело когда эволюция неудачливого вида в плохих условиях существования пойдет по пути арогенеза, т.е. по пути усиления энергетического обмена. В этом случае возникающие новые виды по многим признакам (мощность, точность и скорость действий, выносливость и т.д.) окажутся на голову выше своих прежних соперников и эти новые виды способны вернуться в потерянные области прежней жизни, став основателями новых крупных таксонов.

Усиление энергетического обмена в новых условиях существования вида с термодинамической точки зрения можно охарактеризовать изменением соотношения (46). Для терпящего бедствие вида, оттесненного к границам

биоценоза, особенно важным является изменение $\bar{\Psi}_{(a)}$ -функции [функции внешней диссипации индуцибельно-адаптивного процесса (56)], характеризующей возможность популяции организмов приспособиться к новым более суровым условиям существования. Функция $\bar{\Psi}_{(a)}$ популяции складывается из индуцибельно-адаптивных процессов, происходящих с отдельными членами популяции (57). Поэтому для того, чтобы разобраться с формированием новой популяции из уцелевших особей, мигрировавших на границу ареала, необходимо остановиться на процессе адаптации организмов к новым условиям существования. В экологической физиологии процесс адаптации организмов разбивают на три понятия: акклимация, акклиматизация и генотипическая адаптация. Все они представляют собой стационарный переходной процесс и отличаются в основном временем протекания: акклимация длится дни и недели, акклиматизация - месяцы и годы, генотипическая адаптация - несколько поколений. Хотя до сих пор не удается точнее охарактеризовать эти три понятия, они могут привести к появлению потомства с измененным генотипом, т.е. животных или растений приспособленных к новым условиям существования. Что касается прогрессивной эволюции, то это означает появление новых видов с повышенным уровнем стандартного обмена.

Рассмотрим фактический материал, имеющийся в литературе, показывающий возможность усиления стандартного обмена животных при адаптации к суровым условиям существования.

1. Адаптация к низким температурам среды

Крог (Krogh, 1916) высказал парадоксальную идею, согласно которой стандартный обмен арктических животных выше, чем тропических. Эта идея породила большое число исследований энергетического обмена у животных, живущих в разных географических широтах, а также постановку многочисленных экспериментов по акклимации животных к высоким и низким температурам среды. Усиление энергетического обмена животных, живущих при более низких среднегодовых температурах среды, получило название

метаболическая адаптация (Проссер, 1977а,б; Ивлева, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1982).

П о й к и л о т е р м н ы е ж и в о т н ы е. В отношении пойкилотермных животных представление о более высоком уровне стандартного обмена у северных видов по сравнению с более южными кажется особенно необычным. Поэтому полученные по этому поводу данные были встречены довольно скептически (Ивлева, 1972, 1981). Однако после работы Шоландера с соавторами (Schelander et al., 1953), четко показавших наличие метаболической адаптации у северных видов ракообразных и рыб, накопилось огромное число наблюдений, проведенных на многих типах и классах пойкилотермных животных, подтверждающих идею Крога (Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Озернюк, 1985, 1992; Зотин, 1988). Как видно из рис.11, тропические виды ракообразных при 30°C потребляют значительно больше кислорода, чем арктические виды той же массы тела при 0°C. Однако, если пересчитать данные, полученные для тропических видов, по нормальной кривой Крога (67) на 0°C, то оказывается, что скорость потребления кислорода тропическими видами намного ниже, чем арктическими (рис.11).

Наличие метаболической адаптации показано также для амфибий (Владимирова, Зотин, 1994). Так, в отряде Anura наземные амфибии умеренных широт имели $a=0.89\pm 0.051$ (n=21), а тропические виды $a=0.62\pm 0.060$ (n=9). Это не относится к водным амфибиям из отряда Caudata, где различия между умеренными и субтропическими видами лежали в пределах ошибки (Владимирова, Зотин, 1994). Также обстоит дело с насекомыми. Показано, что сопоставимый стандартный обмен тропических видов жуков (Barthalamew, Casey, 1977; Lighton, 1991) и бабочек (Barthalamew, Casey, 1978) в 1.5-2.8 раза ниже, чем видов, живущих в умеренном климате (см. табл.4). Как видно из табл.4, это относится и к другим отрядам насекомых и в среднем стандартный обмен насекомых умеренной зоны на 166% выше, чем тропической.

В указанных выше работах речь шла о разных видах одного и того же класса или отряда, но метаболическая адаптация наблюдается и у разных популяций одного вида животных, живущих при разных температурах среды, в

разные сезоны года и при экспериментальной акклимации и акклиматизации животных.

В популяциях моллюсков *Patella vulgata* и *P. aspera*, живущих на разных глубинах моря у берегов Шотландии, скорость потребления кислорода, замеренная летом при 15°C, была выше у особей, живущих на глубине, где температура воды 12°C по сравнению с особями, живущими у поверхности воды при температуре 32-37°C (Davies, 1966, 1967).

Заметные различия в интенсивности потребления кислорода, измеренной при одной температуре, наблюдаются у пойкилотермных животных в разные сезоны года (Ивлева, 1981; Ибраимова, 1982). В частности, у рыбки *Fundulus parvipennis* (Wells, 1935), различных представителей ракообразных (Edwards, Irving, 1943; Vernberg, 1959; Anraku, 1964; Fish, Preece, 1970; Silverthorn, 1973), тропических дождевых червей (Saroja, 1961), брюхоногих моллюсков рода *Bullia* (Dye, McCwynne, 1980) зимой стандартный обмен выше, чем летом.

Наконец, об экспериментальной акклимации пойкилотермных животных. Еще в работе Уэллза (Wells, 1935) было показано, что у рыбки *Fundulus parvipennis*, адаптированной к температуре 12°C, интенсивность потребления кислорода, измеренная при 12°C и 20°C, была на 30-40% выше, чем у адаптированных к 20°C. Сходные данные получены для многих других видов рыб (Bullock, 1955; Wallace, 1973; Campbell, Davies, 1975), амфибий (Rieck et al., 1960; Fitzpatrick, Brown, 1975) и ракообразных (Dehnel, 1960; Edney, 1964; Carlisle, Cloudsley-Thompson, 1968).

У моллюсков, насекомых и пауков также обнаружено увеличение интенсивности потребления кислорода при акклимации к холоду на 15-30% (Cloudsley-Thompson, 1970). Взрослые тараканы *Periplaneta americana*, акклимированные к 10°C, потребляют кислорода на 40% больше, чем акклимированные к 26°C (Dehnell, Segal, 1956). Кривая зависимости потребления кислорода от температуры у жуков из рода *Melasma*, адаптированных к 12°C, при всех температурах от 10°C до 40°C была на 30-40% выше, чем у жуков, адаптированных к 25°C (Keister, Buck, 1974). У тропических видов червей *Periopus excavatus*, акклимированных в течение 2 недель к

температуре 10°C, потребление кислорода, измеренное при 25°C, было выше, чем у червей, живущих при комнатной температуре в 22-27°C (Kale, Rao, 1973).

Г о м о й о т е р м н ы е ж и в о т н ы е. У гомойотермных животных, обладающих способностью к терморегуляции и регуляции теплоизолирующих свойств покровов тела, акклимация и акклиматизация к холоду имеет особенности, не свойственные пойкилотермным животным (Хаскин, 1975, 1984; Слоним, 1982а, 1986; Пантелеев, 1983; Якименко, 1984; Шилов, 1985; Зотин, 1988; Владимирова, Зотин, 1989). Прежде всего, адаптация к низким и высоким температурам сказывается на всей кривой терморегуляции рис.45: при холодной адаптации она смещается вверх (т.е. возрастает стандартный обмен), иногда расширяется и смещается в сторону низких температур (Зотин, 1988; Владимирова, Зотин, 1989). В данной главе мы остановимся в основном на данных, показывающих увеличение стандартного обмена при адаптации гомойотермных животных к более холодным температурам среды.

Сравнивая между собой кривые терморегуляции тропических и арктических млекопитающих Шоландер с соавторами (Schelander et al., 1950) показал, что у арктических животных стандартный обмен выше, кривые терморегуляции более пологи и оптимальная точка сдвинута в сторону низких температур. Сходные наблюдения сделаны на птицах (Kendeigh et al., 1977). Так, у тропических видов птиц стандартный обмен и кривые терморегуляции ниже, чем у птиц средних широт. Имеется четкая корреляция между географической широтой места обитания птиц и уровнем стандартного обмена: чем выше широта, тем больше стандартный обмен (Weathers, 1979).

Доказательства, приводимые Шоландером, вошли во многие руководства и монографии (Слоним, 1952, 1982б; Шмидт-Нильсен, 1982; Шилов, 1985; Зотин, 1988) и не вызывают сомнений. Но они получены для представителей разных отрядов млекопитающих и, следовательно, могут определяться не только условиями жизни животных, но и видовыми особенностями терморегуляции. Необходимо было поэтому сопоставить кривые терморегуляции у представителей более мелких таксонов. Это было сделано для отдельных отрядов класса млекопитающих (Владимирова, Зотин, 1989).

Т а б л и ц а 56

Масса тела M (г), стандартный обмен (a , мВт/г), у представителей разных отрядов млекопитающих, живущих в разных климатических поясах (Владимирова, Зотин, 1989)

Отряд	Климатический пояс	M	a	n
Marsupialia	Тропики	1213	14,5	15
	Субтропики	1420	13,8	6
	Умеренный	595	15,1	2
Lagomorpha	Субтропики	2330	22,1	5
	Умеренный	1500	28,5	1
	Субарктика	3000	14,4	1
Rodentia				
Белкообразные	Тропики	127	20,6	6
	Субтропики	100	19,0	21
	Умеренный	891	23,5	24
Мышеобразные	Тропики	197	20,4	19
	Субтропики	86	24,5	47
	Умеренный	60	36,6	103
	Субарктика	40	45,4	26
Carnivora	Тропики	2780	15,7	10
	Субтропики	4350	22,3	10
	Умеренный	3415	24,2	4
	Субарктика	3880	40,1	15
Artiodactyla	Тропики	75110	21,0	5
	Умеренный	35580	28,9	5
	Субарктика	39750	25,1	2

Как видно из табл.56, где представлены основные показатели терморегуляции, сопоставимый стандартный обмен [константа a из формулы

(46)] в основном выше у животных, живущих в более северных широтах. Особенно четко это выявляется в отряде грызунов и хищных, у которых исследовано сравнительно большое число видов (табл.56). Эта тенденция выявляется не только при сопоставлении сопоставимого стандартного обмена представителей отряда животных, но и при сравнении отдельных семейств. Так, расчет по данным, приводимым в обзоре Зотина и Владимировой (1986б) для семейства хомяковых из отряда грызунов, показывает, что у арктических и субарктических хомяков (N=2) коэффициент $a=39.1$ мВт/г против 31.9 у хомяков умеренного пояса (N=35), т.е. больше на 22%. В свою очередь у хомяков умеренного пояса коэффициент a на 36% больше, чем у хомяков тропического пояса ($a=20.2$; N=31). То же самое относится к представителям семейства волчьих из отряда хищных (Зотин, Владимирова, 1986а): у полярного песца (*Alopex lagopus*) $a=24.6$ мВт/г, что на 15% больше, чем у представителей семейства волчьих, живущих в умеренном поясе ($a=21.3$; N=6), и у волчьих умеренного пояса - на 25% больше, чем у животных тропического пояса ($a=15.9$; N=4). В семействе оленевых из отряда парнокопытных для северного оленя (*Rangifer tarandus*) $a=32.2$ мВт/г против $a=28.8$ (N=6) оленевых умеренного пояса, т.е. стандартный обмен арктического вида на 12% больше, чем у животных умеренного пояса. Наконец, у полярного медведя *Ursus maritimus* коэффициент $a=13.9$ мВт/г (n=2) против $a=23.2$ (n=1) у бурого медведя *U. arctos* и $a=22.5$ (n=2) у черного медведя *U. americanus*.

То же самое относится к показателям, характеризующим совершенство температурного гомеостаза (табл.47).

Другой путь изучения метаболической компенсации состоит в изучении энергетического обмена у представителей популяций одного вида, живущих в разных географических районах. И в этом случае получены данные, показывающие увеличение стандартного обмена для более северных популяций. Например, на рис.46 приведены данные о кривых терморегуляции крыс, живущих в разных широтах.

Как видно из этих наблюдений представители популяции крыс из Мурманска и Санкт Петербурга имели стандартный обмен на 22% выше, чем у

крыс из Севастополя, и на 44% выше, чем у крыс из Сухуми (Слоним, 1952; Руттенбург, 1953). В популяции полевой мыши *Apodemus agrarius*, живущей на широте 60°, стандартный обмен был на 50-60% выше, чем в популяции с широты 52° (Смирнов, 1957). У представителей рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* из района Москвы стандартный обмен был на 11% выше, чем у популяции из Плоешти (Visinescu, 1967). Сходные данные получены и для других видов грызунов (Калабухов, Ладыгина, 1953; Кривошеев, Бурмакин, 1971; Collins, 1973). Исключением является работа Шека (Scheck, 1982), в которой найдено, что кривая терморегуляции у представителей хлопкового хомяка *Sigmodon hispidus* из южных и центральных районов Техаса при всех температурах была выше, чем у хомяков из северных районов Канзаса. Таким образом, в популяциях грызунов, живущих при более низких среднегодовых температурах, стандартный обмен, как правило, выше, чем в популяциях из более теплых краев.

Большое число исследований посвящено изучению изменения кривых терморегуляции в разные сезоны года, т.е. сезонной акклиматизации животных одного вида. В этом случае получены довольно противоречивые результаты, что не удивительно, так как повышение энергетического обмена в зимнее время года является возможной, но не единственной реакцией на похолодание. Можно себе представить три пути адаптации гомойотермных животных к холоду. Первый связан с увеличением стандартного обмена и изменением кривых терморегуляции. Это требует повышенного потребления пищи. В зимних условиях сделать непросто. Второй путь - изменение теплоизоляционных свойств покровов и образа жизни, что позволяет снизить уровень стандартного обмена и уменьшить потребность в пище. Третий путь, на который встали многие животные (как гомойотермные, так и пойкилотермные), - зимняя спячка, когда проблема пищи отпадает, так как энергетический обмен сведен к минимуму. И все же у большинства млекопитающих, ведущих зимой активный образ жизни, стандартный обмен зимой, как правило, выше, чем летом (Зотин, 1988, Владимирова, Зотин, 1989), хотя у некоторых хищных млекопитающих отмечено снижение стандартного обмена в зимнее время года (Irving et al., 1955;

Сегаль, 1978; Golightly, Ohmart, 1983). Достаточно противоречивые результаты получены и при изучении сезонной акклиматизации птиц. Показано, например, что у большого числа видов воробьиных птиц зимой стандартный обмен выше, чем летом, а у многих неворобьиных птиц ниже или близок летнему (Гаврилов, 1980).

Теперь об экспериментальных работах по акклимации птиц и млекопитающих. Джеленео (Geleneo, 1934a,b; Слоним, 1982a) показал, что у изученных им птиц и млекопитающих, акклимированных в течение 3-4 недель к низким температурам среды, происходит усиление стандартного обмена. Эти наблюдения были подтверждены позднее многими другими авторами. Например мыши, акклимированные в течение 2-4 недель к температуре 21°C, имели кривую терморегуляции, расположенную выше, чем у акклимированных к 36°C, причем стандартный обмен этих мышей превышал стандартный обмен последних на 40% (Pennycuik, 1967). Олений хомячок *Peromyscus maniculatus*, акклимированный в течение 8 недель к температуре 35°C, имел стандартный обмен на 23% ниже, чем у акклимированных к 24°C (Roberts, Chaffee, 1976). Уровень стандартного обмена песчанки *Meriones unguiculatus*, акклимированной к 5°C в течение 6 недель, оказался почти на 40% выше, чем у акклимированной к 24°C, а у акклимированной к 35°C - на 11% ниже, чем в контроле при 24°C (Luebbert et al., 1979). У летучей лисицы *Rousettus aegyptiacus* уровень стандартного обмена при акклимации животных в течение 6 нед к 15°C был на 80% выше, чем при акклимации к 30°C (Noll, 1979). И хотя имеются исследования, в которых не найдено усиления стандартного обмена при акклимации млекопитающих к низким температурам (Hart, 1953; Пантелеев, 1983), общее усиление энергетического обмена при акклимации гомойотермных животных к низким температурам сомнений не вызывает.

Итак, при акклимации, акклиматизации и генотипической адаптации к низким температурам среды как у пойкилотермных, так и у гомойотермных животных происходит повышение уровня стандартного обмена. Этот вывод подтверждается довольно многочисленными исследованиями тканевого дыхания, концентрации субстратов окисления, активности дыхательных

ферментов и концентрации митохондрий в клетках животных, акклимированных или акклиматизированных к низким температурам (Меерсон, 1973; Проссер, 1977; Хаскин, 1975, 1984; Ибраимова, 1982).

Естественно, что при возвращении животных после акклимации или акклиматизации в начальные температурные условия эти изменения не могут исчезнуть мгновенно и должен пройти некоторый период времени, прежде чем произойдет реакклиматизация организмов. Например, у кенгуровой крысы *Dipodomys merriami* зимой стандартный обмен равен 8,53, а летом 6,79 мВт/г (Yousef, Dill, 1971). При акклимации тех и других к 34°C в течение 6 суток интенсивность потребления кислорода у зимних крыс на всех стадиях акклимации выше, чем у летних и снижается до 5,50 мВт/г, против 4,82 у летних. Следовательно, процесс реакклиматизации длится тем дольше, чем глубже осуществилась акклиматизация животного. В случае генотипической адаптации индуцибельно-адаптивный процесс заходит так далеко, что реакклиматизация может не произойти совсем. В этом случае можно считать, что вид продвинулся по шкале прогресса и его потомки или новые виды, родоначальником которых он становится, могут успешно конкурировать с другими видами, более южных широт.

2. Адаптация к высокогорью

Адаптация к горным условиям жизни, куда постепенно могут быть вытеснены виды, не выдерживающие конкуренции за жизнь, связана с акклимацией и акклиматизацией не только к низкому содержанию кислорода в воздухе, но и к пониженной температуре среды, повышенному уровню солнечной радиации и т.д. В этих условиях на изменение стандартного обмена помимо гипоксии могут накладываться и другие факторы, например, ультрафиолетовое излучение, которое у крыс приводит к общему снижению энергетического обмена (Слоним, 1952). Радиация с длиной волны от 400 до 1400 нм приводит к снижению стандартного обмена и всей кривой терморегуляции у бурундука *Tamias striatus* (Neal, Lustick, 1975). Облучение птиц также снижает уровень стандартного

обмена (Lustick, 1969; De Jong, 1976). Наоборот, понижение температуры воздуха в высокогорье должно приводить к усилению интенсивности потребления кислорода. Показано, что стандартный обмен птиц из отряда воробьинообразных одного вида, живущих в горах, выше, чем у птиц, живущих на уровне моря: у *Lemosticte aretea* - на 36%, у *Carpodacus mexicanus* - на 16% (Clemens, 1988).

Отделить все эти факторы друг от друга непросто, и нет ничего удивительного в том, что о влиянии горных условий жизни на уровень стандартного обмена живущих там животных и человека получены достаточно противоречивые данные (Барбашова, 1960; Беркович, 1964; Айдаралиев и др., 1982; Слоним, 1982в). Так, у малого бурундука, живущего на высоте 4000 м над уровнем моря, кривая терморегуляции совпадает с полученной для животных, живущих на высоте 670 м (Willems, Armitage, 1975). То же самое найдено для оленьего хомячка *Peromyscus maniculatus* (Murie, 1961). С другой стороны, ряд авторов обнаружили у оленьего хомячка, живущего на высоте 3000 м, что летом кривая терморегуляции и стандартный обмен у них ниже, чем у живущих на высоте 1220 м и, тем более, на уровне моря, а зимой - все наоборот (Hock, Roberts, 1966; Roberts et al., 1966). Основной обмен у людей, прибывших в горы, повышается (Brechme, Gyorgy, 1927; Loewy, 1932; Байченко, 1935; Воронин и др., 1958; Миррахимов, 1967). Еще в большем числе исследований показано, что у млекопитающих и людей при измерении в барокамере и в горах потребление кислорода сохраняется на обычном для равнины уровне (Clark, Otis, 1952; Stickney, Van Liere, 1953; Meda, 1955; Freyberg, 1956; Крепс и др., 1956; Ullrick et al., 1956; Барбашова, 1960; Burgus et al., 1974).

Следует учитывать, что опыты в барокамерах не являются достаточно убедительными, так как обычно животных и людей содержат в них не круглосуточно, а по 6-12 ч в день. Не исключено поэтому, что при указанной постановке опытов акклимация к гипоксии компенсируется реакклимацией и в целом стандартный или основной обмен не изменяется. Этого нельзя сказать о работе Улрик и др. (Ullrick et al., 1956) и об измерениях, проводимых в горах.

Согласно данным Буррус и др. (Burrus et al., 1974) повышение основного обмена у людей на высоте 3800 м наблюдается только в первые дни акклимации и через 25 суток он приближается к равнинному уровню, а в дальнейшем не меняется. Имеются также наблюдения, согласно которым энергетический обмен животных и людей, живущих в горах, имеет тенденцию к снижению (Яковенко, 1938; Слоним, 1961; Нокс, Roberts, 1966; Torrance et al., 1970/1971). Все эти наблюдения дали основание Слониму (1982) сделать вывод, что при адаптации к высокогорью у людей в первые 2 недели происходит повышение основного обмена, в последующие 4-5 недели он снижается до нормального уровня, а у постоянно живущих в горах людей основной обмен ниже, чем у людей, живущих в равнинах.

Т а б л и ц а 57

Интенсивность потребления кислорода \dot{q}_{O_2} (мл O_2 /г сухой массы·час) при 30⁰С у муравьев рода *Ponopomutrix*, живущих на разной высоте над уровнем моря (Mac Kay, 1982).

Высота (м)	2100	1500	300
Виды	<i>P. montanus</i>	<i>P. subnitidus</i>	<i>P. rugosus</i>
Личинки	1.24±0.061	1.37±0.050	0.87±0.022
Куколки	1.56±0.094	1.20±0.136	0.91±0.022
Молодые муравьи	3.20±0.164	2.48±0.116	1.86±0.033
Взрослые рабочие муравьи	2.85±0.079	2.08±0.081	1.76±0.032
Самки	3.00±0.039	1.93±0.099	1.35±0.054

Как показал Кинканон (Kincannon, 1957) стандартный обмен жуков *Tribolium confusum*, пойманных на высоте 500 футов над уровнем моря, был равен 1,60 мл O_2 /г·ч, в то время как у жуков, пойманных в горах на высоте 6750 футов, - 4,02 мл O_2 /г·ч. У муравьев рода *Ponopomutrix*, живущих на разных высотах, на всех стадиях развития у высокогорных видов интенсивность

дыхания выше по сравнению с равнинными животными (табл.57). Наконец, проведенные нами расчеты по данным Dresco-Derouet (1973), показали, что у скорпионов вида *Buthus occitanus*, живущих в горах на высоте 1000 м и выше, $a=0.314$ мВт/г, против $a=0.284$ у представителей этого вида, живущих на высоте 450 м, т.е. стандартный обмен у первых выше примерно на 10%.

Таким образом, хотя и требуются дополнительные исследования для окончательного решения вопроса о влиянии горных условий жизни на стандартный обмен животных, очевидно, что генотипическое приспособление к этим условиям сопровождается возрастанием интенсивности энергетического обмена и повышением мощности дыхательной системы. Так, по данным Меерсона (1973, 1974) при адаптации к горным условиям жизни происходит, например, увеличение содержания митохондрий в клетках и тканях. Хотя данные и по этому поводу достаточно противоречивы, индуцибельно-адаптивный процесс сопровождается, по-видимому, увеличением активности дыхательных ферментов, концентрации митохондрий и интенсивности дыхания гомогенатов тканей у адаптированных животных (Меерсон, 1973, 1974; Проссер, 1977а; Багдосарова, 1980; Ибраимова, 1982).

3. Адаптация к физическим нагрузкам

В условиях борьбы за существование в системе хищник-жертва или при недостаточной обеспеченности пищей выживание животных связано с интенсивной мышечной работой: в этих условиях многие виды животных вынуждены для спасения жизни или в поисках пищи совершать быстрые и утомительные передвижения. Это может привести к увеличению мышечной массы и улучшению ее энергетических возможностей и, как следствие, к усилению энергетического обмена организмов. Сходные изменения произойдут, конечно, не только при двигательных реакциях, но и при необходимости проведения любого другого вида интенсивной мышечной работы.

Возрастание энергетических возможностей организмов при длительных физических нагрузках подтверждается некоторыми измерениями, проведенными при изучении энергетического обмена спортсменов и животных.

Хорошо известно, что в результате длительных тренировок происходит возрастание мышечной массы, хотя основной обмен спортсменов может быть как выше, так и ниже нормы (Михайлов, 1964). Несмотря на это при адаптации к усиленным физическим нагрузкам происходит заметное совершенствование энергетического обмена. В частности, чем выше квалификация и тренированность спортсменов, тем больше у них максимальный обмен и тем большую мощность они могут развить при осуществлении спортивных упражнений (Борисов, 1949; Ефремов, 1949; Buskirk, Taylor, 1957). В результате адаптации к повышенным физическим нагрузкам у спортсменов возрастает мышечная масса и совершенствуется система транспорта кислорода к тканям (Беркович, 1964; Гандельсман, Васильева, 1969; Меерсон, 1973), а также возрастает максимальный обмен (Åstrand, 1955; Buskirk, Taylor, 1957; Гандельсман, Васильева, 1969; Меерсон, 1973). Эти данные, хотя и косвенно, но свидетельствуют о том, что в процессе адаптации к большим физическим нагрузкам возрастает мощность дыхательной системы спортсменов, а возможно и концентрация митохондрий в тканях, особенно в мышечных.

Таким образом, как и в случае адаптации животных и человека к низким температурам или горным условиям жизни, при длительных повышенных физических нагрузках происходит увеличение мощности дыхательной системы клеток и тканей. Однако реальное значение для процессов эволюции будут иметь только те случаи, когда полученные энергетические преимущества будут закреплены генетически. В этом случае возникший новый подвид или вид получит значительные преимущества и может стать родоначальником новой более прогрессивной группы животных.

Следует учитывать, однако, что высокие физические нагрузки и усиленная работа мышц приводит к увеличению концентрации супероксидных радикалов в клетках и тканях животных, что в свою очередь приводит к повышению вероятности появления раковых образований, а также к ускорению процессов

старения (Зотин, Зотина, 1993). Следовательно, в некоторых случаях повышенные физические нагрузки могут приводить не к возникновению преимуществ энергетического обмена, а к преждевременной гибели животных.

Глава 3. Неотения

Возможен еще один путь усиления интенсивности потребления кислорода у возникающей более прогрессивной группы животных - путь неотении, т.е. переход к активной самостоятельной жизни на ранних стадиях постэмбрионального, а иногда и поздних стадий эмбрионального развития (Зотин, Криволицкий, 1982). Известно, что интенсивность дыхания на эмбриональных и личиночных стадиях развития животных значительно выше, чем во взрослом состоянии (Зотин, Зотина, 1993). Поэтому неотения приводит к появлению животных с более высоким уровнем стандартного обмена по сравнению с предковыми формами.

В истории сравнительной анатомии беспозвоночных на протяжении последних 150 лет было высказано немало предположений о происхождении отдельных крупных таксонов от преимагинальных стадий других групп животных. В случае насекомых, например, их происхождение от ранних стадий развития многоножек сомнений не вызывает. Этому соответствует и более низкий уровень интенсивности потребления кислорода взрослыми формами многоножек по сравнению с насекомыми: в классе *Myriapoda* $a=0.45$, $Cr=5.78$ (92), в то время как даже у низших насекомых отряда *Colombota* $a=0.63$, $Cr=8.32$ (97).

Считается, что не только насекомые и некоторые другие группы беспозвоночных возникли путем неотении, но и некоторые группы позвоночных (Воробьева, 1992; Иорданский, 1994) и многие группы растений (de Veer, 1958; Тахтаджан, 1970; Капанадзе, Капанадзе, 1995).

Явление неотении в случае измельчания вида или перехода его в неблагоприятные условия существования связано с трудностями борьбы за существование взрослых форм животных. Дальнейшая эволюционная судьба

неотенического вида, как и в случае измельчания, зависит от способности животных изменить коэффициенты в аллометрическом соотношении (46). В этом случае возможны три пути изменения энергетического обмена у возникающих групп животных (рис.38). Два из них, когда $0.75 < k < 1.00$ и когда $k=0.75$ (если при этом возрастает коэффициент a), ведут по пути биоэнергетического прогресса, один, когда $k < 0.75$, ведет в эволюционную ловушку. Неотенические виды имеют преимущество в энергетическом обмене при малых массах и недостаток - при больших по сравнению с предковыми формами.

В настоящее время существуют и процветают животные, которые не перешли полностью на путь неотении, но уже способны размножаться на личиночных стадиях развития. Другими словами, они могут существовать и давать потомство, не переходя во взрослое состояние. Стоит им потерять взрослые формы, и они превратятся в новый вид, взрослыми стадиями которого будут личинки предков.

Это, прежде всего, относится к семейству *Ambystomidae* из отряда хвостатых амфибий. Личинки этих амфибий - аксолотли - способны, как и взрослые формы - амбистомы - к размножению. Так как на личиночных стадиях развития интенсивность потребления кислорода выше, чем у взрослых форм, то к моменту половозрелости интенсивность дыхания аксолотлей выше, чем амбистом (Владимирова и др., 1993). Если бы представители рода *Ambystoma* полностью перешли на личиночный тип жизни, то образовавшийся новый вид обладал бы большей величиной коэффициента a и критерия упорядоченности.

Подтверждение этому выводу находим в работах Владимировой, Сербиновой (1992), Владимировой и др.(1993), в которых показано, что интенсивность потребления кислорода хвостатыми амфибиями в 2 раза ниже, чем бесхвостых (рис.24). В то же время, исследованный авторами вид *Ambystoma mexicanum* по уровню стандартного обмена занимают двоякое положение: у половозрелых амбистом, как показывает расчет по данным Владимировой и др.(1993), $a = 0.22$, в то время как у половозрелых аксолотлей $a = 0.49$ мВт (табл.31). Другими словами, амбистомы стоят в системе хвостатых

амфибий на первом месте, а половозрелые неотенические личинки - аксолотли - на последнем и не отличаются по стандартному обмену от некоторых бесхвостых амфибий (табл.35). То же свойственно и некоторым другим видам хвостатых амфибий, имеющих способных к размножению неотенических личинок (Bentley, Shield, 1973; Shield, Bentley, 1973; Ultsch, 1974; Bentley, 1975; Withers, Hillman, 1981). Интенсивность дыхания половозрелых личинок этих амфибий, как и в случае аксолотля, близка к интенсивности дыхания бесхвостых амфибий. Таким образом, в этих группах животных формируется новый таксон класса амфибий, который по уровню энергетического обмена приближается к отряду бесхвостых амфибий.

Интересные результаты были получены при изучении интенсивности потребления кислорода при метаморфозе аксолотлей в амбистомы (Владимирова и др., 1993). Метаморфоз аксолотлей вызывали на разных стадиях роста добавлением в воду тиреоидина в концентрации 1 г/мл, как рекомендует Воронцова и др. (1952). Потребление кислорода измеряли монометрическим методом Варбурга при 20°C в специально изготовленных сосудах цилиндрической формы. Была исследована интенсивность потребления кислорода аксолотлями от стадии вылупления (масса тела 0.01 г) до максимальной массы тела в 130 г.

Как видно из рис.47 интенсивность дыхания аксолотлей непрерывно уменьшается во время развития. Можно выделить два периода изменения интенсивности дыхания: до 2 г и после, - когда уже возможен метаморфоз аксолотлей в амбистом. Поэтому, сравнивать дыхание аксолотлей и амбистом лучше во втором возрастном периоде. Половозрелые аксолотли имели массу тела в среднем равную 77 г и интенсивность потребления кислорода 0.202 мВт/г. Половозрелые амбистомы имели массу тела в среднем 34 г и интенсивность потребления кислорода 0.112 мВт/г

Аллометрическая зависимость скорости потребления кислорода от массы тела во втором возрастном периоде у аксолотлей имеет вид

$$\bar{\dot{Q}}_{O_2} = 0.139M^{0.87} \quad (181)$$

У амбистом на всех стадиях роста от 3 до 50 г интенсивность потребления кислорода была ниже, чем у растущих аксолотлей сходной массы (рис.47). Аллометрическая зависимость скорости дыхания от массы тела у амбистом имела вид:

$$\bar{Q}_{O_2} = 0.103M^{0.49} \quad (182)$$

Из сопоставления этих формул видно, что коэффициент a у аксолотлей на 30% выше, чем у амбистом. Оказалось, что это справедливо и для межвидовой аллометрии, так как стандартный обмен аксолотлей разных видов примерно на 30% выше, чем у амбистом. Можно думать, поэтому, что увеличение коэффициента a и критерия упорядоченности у аксолотлей произошло за счет уменьшения коэффициента k [сравните аллометрические соотношения (181) и (182)]. А это означает, что только в том случае, когда коэффициент k для растущих личинок выше, чем у взрослых, неотения может привести к появлению видов с более высоким уровнем биоэнергетики. Возможно, что увеличение коэффициента a у насекомоядных млекопитающих (125) и колибриобразных птиц (127) произошло тем же путем, что и у аксолотлей. Не исключено, поэтому, что в основе образования указанных отрядов животных лежала неотения, связанная с переходом к взрослому существованию на ранних стадиях роста предков.

Глава 4. Митохондриальные механизмы прогрессивной эволюции

Подводя итоги рассмотрению различных механизмов изменения энергетического обмена в процессе эволюции, следует отметить, во-первых, что все они могут приводить не только к повышению стандартного обмена (арогенез) или сохранению его прежней величины (аллогенез), но и к понижению (катагенез), во-вторых, во всех случаях в основе

макроэволюционных механизмов лежат микроэволюционные изменения. Это касается и арогенеза, т.е. механизмов биоэнергетического прогресса.

Специфичность механизмов биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции состоит в том, что в обоих случаях речь идет о совершенствовании энергетики клеток и, в первую очередь, митохондриального аппарата. Как показано выше, специфичность механизмов биоэнергетического прогресса определяются тем, что виды, проигрывающие битву за существование, вынуждены или уменьшать свои размеры, или увеличить физические нагрузки (например, в результате быстрых и длительных перемещений), или мигрировать в холодные географические районы и горы, или вступать на путь неотении. Если в этих условиях у них вырабатываются приспособления, повышающие стандартный обмен, и он закрепляется генетически, они переходят на новый уровень энергетического обмена, который позволяет им (или порожденным ими видам) завоевать утерянные позиции и лечь в основу макроэволюционного процесса. Кажется очевидным, что основным приспособлением, повышающим стандартный обмен, может служить увеличение числа митохондрий в клетках и совершенствование их функционирования.

Доказательство того, что указанные выше макроскопические механизмы прогрессивной эволюции сопровождаются увеличением концентрации митохондрий в клетках и тканях животных приведены в нескольких монографиях (Меерсон, 1973, 1981; Зотин, 1988; Озернюк, 1992). Меерсон (1973, 1974), в частности, считал, что процесс адаптации к холоду, гипоксии и физическим нагрузкам сопровождается увеличением содержания митохондрий в единице массы клеток и тканей (рис.48). Согласно схеме Меерсона под действием указанных факторов происходит снижение содержания АТФ в клетках, что приводит к нарушению жизнедеятельности организма, активации генетического аппарата, усилению биогенеза митохондрий и восстановлению нарушенного уровня содержания АТФ.

Температурная адаптация. Имеется некоторое число исследований, подтверждающих идею Меерсона относительно роли биогенеза митохондрий в

процессе адаптации животных к холоду. Так, активность многих митохондриальных ферментов в гомогенатах печени, мышц и других органах крыс, адаптированных к холоду, повышена (Меерсон, 1973, 1974). Показано также, что активность цитохромоксидазы печени, мозга, мышц и жабр золотых рыбок, акклимированных к 10⁰С, на 20-27% выше, чем у рыбок, акклимированных к 30⁰С (Caldwell, 1969), а в мышцах рыб, акклимированных к 8⁰С, на 30% выше, чем у акклимированных к 22⁰С (Jankowsky, Korn, 1965).

Довольно много данных об изменении структуры и содержания митохондрий при адаптации рыб к пониженным температурам среды приведено в монографии Озернюка (1992). Так, было установлено, что при акклимации золотых рыбок к температуре 5⁰С активность цитохромоксидазы в скелетных мышцах на 66% выше, чем при акклимации к 25⁰С. То же самое относится к такому митохондриальному ферменту, как сукцинатдегидрогеназа. Показано, что содержание цитохрома *c* в скелетных мышцах солнечной рыбы *Lepomis ceantllus* при акклимации к 5⁰С равнялась 1.51 нмоль/г, при 15⁰С - 1.17 и при 25⁰С - 0.98 (Sidell, 1977), т.е. при адаптации к 5⁰С содержание цитохрома *c* в мышцах повышается на 29% по сравнению с рыбами, адаптированными к 15⁰С, и на 54% - по сравнению с рыбами, адаптированными к 25⁰С.

Подобные данные получены о содержании цитохромов *aa₃*, *c₁*, *c* и *b* в красных и белых мышцах рыбок *Tilapia mossambica*, акклимированных в течение 20 дней к температуре 20, 26 и 32⁰С (рис.49). Оптимальной для тилапий является температура в 26⁰С. Как видно из рис.49, понижение температуры акклимации до 20⁰С приводит к резкому увеличению содержания цитохромов в скелетных мышцах теляпий - особенно в красных мышцах. Так как цитохромы дыхательной цепи входят в состав внутренней мембраны митохондрий, полученные результаты свидетельствуют о том, что в процессе холодной адаптации усиливается биогенез митохондрий (Озернюк, 1992). Об этом свидетельствуют также данные об увеличении относительной массы митохондрий в скелетных мышцах рыб при адаптации к холоду. Так, у карпов, акклимированных к 2⁰С, митохондрии занимают 25% объема мышечных волокон красных мышц, в то время как у акклимированных к 28⁰С только 14%

(Johnston, Maitland, 1980). В красных мышцах полосатого окуня при акклимации к 25⁰С относительная площадь митохондрий составляет 29%, а при акклимации к 5⁰С - 45% (Egginton, Sidell, 1986).

Т а б л и ц а 58

Относительная площадь митохондрий в скелетных мышцах рыб (Dunn, 1988).

Виды	Красные мышцы	Белые мышцы
Антарктические рыбы		
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	50	-
<i>Notothenia gibberifrons</i>	30	-
<i>Notothenia rossi</i>	30	1.9
<i>Pleurogramma antarcticum</i>	56	6.3
Рыбы с низкой двигательной активностью		
<i>Anguilla rostrata</i>	23	1.0
<i>Carassius carassius</i>	15	1.6
<i>Clarias mossambicus</i>	16	2.6
<i>Conger conger</i>	23	2.7
<i>Pleuronectes platessa</i>	25	2.0
<i>Protopterus aethiopicus</i>	5	0.2
Рыбы с высокой двигательной активностью		
<i>Engraulis encrasicolus</i>	45	-
<i>Katsuwonus pelamis</i>	35	2.3
<i>Pollachius virens</i>	35	5.1
<i>Salvelinus fontinalis</i>	31	9.3
<i>Scomber scomder</i>	35	-

Возможность генетического закрепления повышенного содержания митохондрий при холодной адаптации животных показано на примере антарктических рыб, относительный объем митохондрий которых, судя по некоторым наблюдениям (табл.58), больше, чем у теплолюбивых рыб (Озернюк, 1992).

Таким образом, адаптация к низким температурам может завершиться закреплением повышенного содержания митохондриальных мембран или митохондриальных белков, и, следовательно, увеличенного стандартного обмена у животных.

Высокогорье. Вторым фактором среды согласно схеме Меерсона (рис.48), вызывающим увеличение содержания митохондрий в клетках и тканях животных, является гипоксия. Высоко в горах действует также понижение температуры, повышенный уровень радиации и т.д. (Зотин, 1988). Несмотря на сохранение или даже снижение уровня потребления кислорода в этих условиях, общая мощность системы усвоения кислорода на клеточном уровне возрастает (Барбашова, 1970; Меерсон, 1973, 1981).

По мнению Меерсона (1981) это связано, в частности, с увеличением содержания митохондрий в клетках и тканях.

Физические нагрузки. Согласно схеме Меерсона (рис.48) третьей причиной увеличения концентрации митохондрий в клетках и тканях животных могут служить повышенные физические нагрузки. Имеются и прямые доказательства того, что при адаптации к большим физическим нагрузкам происходит увеличение содержания митохондрий в мышцах (Меерсон, 1973; Зотин, 1988). В частности, показано, что в скелетных мышцах белых крыс, которых в течение 8 недель заставляли плавать 2 раза в день, содержание митохондриального белка возросло на 19% (Рогозкин и др., 1964), а тренировка плаванием в течение 160 часов привела к увеличению концентрации митохондрий в миокарде крыс на 52% (Arcos et al., 1968). Ежедневные тренировки в беге на тредбане с увеличивающейся нагрузкой на протяжении 12 недель привела к увеличению концентрации митохондриального белка в мышцах крыс на 60% и активности ферментов дыхательной цепи и цитохрома С в 2 раза (Holloszy, 1967).

Электронно-микроскопическое изучение содержания митохондрий в икроножной мышце белых крыс после 10 недель тренировки в беге показало, что количество митохондрий возросло на 50-100% по сравнению с контролем (Gollnik, King, 1969).

У рыб с высокой двигательной активностью относительная площадь митохондрий больше, чем у рыб с низкой двигательной активностью (табл.58). Было показано также, что содержание цитохромов в скелетных мышцах рыб коррелирует со скоростью плавания: у малоподвижных рыб концентрация цитохромов заметно ниже, чем у быстро плавающих (рис.50).

* *
*

Подводя итоги рассмотрения возможных механизмов биоэнергетического прогресса и прогрессивной эволюции, мы можем опереться на следующую схему. В результате неуспеха в борьбе за существование некоторые виды животных начинают уменьшаться в размерах, переходить к размножению на личиночных стадиях развития, увеличивать способность к повышенным физическим нагрузкам или мигрируют в суровые условия существования (холодные районы Земли, в горы и т.д.). В некоторых случаях это приводит к увеличению стандартного обмена за счет увеличения концентрации митохондриальных ферментов и усиления их функционирования в клетках и тканях. Если в результате этого процесса возникают новые виды с повышенным энергетическим обменом, они вступают на путь прогрессивной эволюции и могут дать начало макроэволюционному процессу, который приведет к появлению группы видов, обладающих преимуществом в борьбе за жизнь по многим показателям. Они начнут теснить бывших врагов-победителей в те же условия, в которых пребывали сами, и, тем самым, создадут условия для возникновения нового более прогрессивного макроэволюционного процесса.