

УДК 575:577.121.7:577.151.0:577.23:591.128.1:591.128.2:597:598:599:612.5

ГИПОТЕЗА О МЕХАНИЗМАХ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА И ЕГО КАНАЛИЗАЦИИ НА ПРИМЕРЕ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ. ЧАСТЬ 2. НЕКОТОРЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА У ПОЗВОНОЧНЫХ

© 2021 г. В. А. Черлин*

Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

*e-mail: cherlin51@mail.ru

Поступила в редакцию 27.06.2020 г.

После доработки 14.07.2020 г.

Принята к публикации 14.09.2020 г.

Приводятся материалы, иллюстрирующие важные закономерности, подтверждающие, что значительная часть эволюционного развития позвоночных животных определяется в первую очередь внутренними свойствами и законами “строительного материала” феномена жизни, действующими на разных уровнях ее функциональной организации, начиная с самого элементарного – с эргомов. Эволюция позвоночных рассматривается как двуединый процесс. Он состоит из 1) энергетической оптимизации на наиболее глубоком уровне организации жизни – на уровне эргомов, приводящей к канализованному, ортогенетическому развитию морфофизиологической организации и появлению признаков, присущих прежде всего высоким таксонам (развитие от общего к частному, макроэволюция); 2) адаптации к условиям внешней среды групп, получившихся в результате первого процесса, дифференцирующихся до видов и родов (развитие от частного к общему, микроэволюция).

Ключевые слова: позвоночные животные, внутренние и внешние движущие силы эволюционного процесса, направленность эволюции, механизмы эволюции

DOI: 10.31857/S0042132421020046

ВВЕДЕНИЕ

В первой части статьи (Черлин, 2021) проводился анализ эволюционного происхождения эндотермии, доказывалась объективность принципа стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных.

Во второй части мы рассмотрим некоторые механизмы эволюционного процесса у позвоночных животных.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Общие замечания и уровни организации жизни

Жизнь – глобальное явление, единая сложная функциональная система с дискретными составляющими. И меняется, эволюционирует она исключительно как единый организм. Изменения затрагивают все уровни ее организации от самого нижнего до верхнего, что необходимо учитывать, изучая процесс изменений системы, то есть нужно учитывать изменения на **всех** уровнях, снизу доверху, понимать принципы их связи. А для этого важно понимать, о каких уровнях вообще идет

речь, какой уровень можно считать нижним, и т.п.

В этой связи, думается, некорректно начинать рассмотрение проблемы эволюции с организменного или популяционного уровней. Начинать нужно с самого элементарного функционального уровня, с элементарной единицы жизни как функционального динамического процесса – с эргомов¹ (*sensu* А.М. Уголев, 1983, 1985). Без этого получается, что мы вообще не рассматриваем целый пласт важнейших закономерностей, который неминуемо и безусловно сильно влияет на весь процесс. Следовательно, только углубив начало рассмотрения процесса до уровня эргомов, возможно будет несколько по-новому увидеть и весь процесс в целом.

Именно поэтому проблема уровней организации жизни так важна при рассмотрении механизмов эволюционного процесса (Черлин, 2012).

Любая классификация базируется на какой-либо определенной основе – по цвету, по функ-

¹ Эргом – простейшая, стандартная биохимическая “машина”, исполняющая одну элементарную физиологическую функцию (Уголев, 1983, 1985).

ции, по размеру и т.п. Для каждой совокупности таких основ может быть много. Значит и вариантов классификации одной и той же совокупности тоже много.

Что же происходит при попытке классифицировать уровни организации проявления такого сложнейшего феномена, как жизнь?

Во-первых, как справедливо указывал В.Г. Афанасьев (1986), нельзя путать уровни организации жизни и уровни ее исследования. К сожалению, эта путаница чрезвычайно распространена. Так, в книге “Биологический энциклопедический словарь” (1986) в статье “Уровни организации живой материи” (с. 659–660) как раз и приводятся не “уровни организации”, а “уровни исследования” живой материи – биосферный, биогеоценотический или биоценотический, популяционно-видовой, организменный, органо-тканевый, клеточный, субклеточный или надмолекулярный, молекулярный.

Во-вторых, большинство авторов, занимавшихся этими вопросами, пытались свести воедино, в одну последовательность, в один ряд все (или почти все) варианты дифференциации. Так, К.М. Завадский (1961) выделяет пять уровней: организм, популяция, биоценоз, биогеографическая среда, биосфера. В.Г. Афанасьев (1986) различает шесть уровней: живая молекула (протоплазма), клетка, организм (особь), вид (популяция), биоценоз, биогеосфера. Есть и множество других, но в принципе сходных вариантов классификации.

Думается, что при подходе к этому вопросу следует четко проанализировать, что такое уровень организации как таковой. Вероятно, уровнем организации жизни можно считать такую совокупность явлений, которая обладает стойким своеобразием по признакам, на основе которых происходит разделение; является стабильным самостоятельным звеном в иерархии изучаемых явлений; в него входят структурными однотипными подразделениями разнокачественные элементы более элементарного уровня, а сам он входит структурным подразделением в состав более высокого уровня организации. Исходя из такого понимания сути дела, необходимо сделать ряд замечаний к некоторым схемам классификации, в которых, к сожалению, четко не выдерживается основа, по которой происходит классификация уровней.

Мы считаем, что, рассуждая об эволюции, необходимо изначально учитывать ряд аспектов, “параллельных линий”, “пластов” явлений и процессов, связанных с разными сторонами ее динамического существования.

Во-первых, жизнь – глобальный, планетарный (по меньшей мере) феномен. И поэтому рассматривать жизнь нужно как единую, сложную

функциональную систему, каковой она на самом деле и является. А раз так, то эволюция – облигатная форма ее существования, динамики, движения (Черлин, 2012).

Во-вторых, важнейшей формой существования жизни как функциональной системы является эволюция функций (Уголев, 1985).

В-третьих, нужно хотя бы в общих чертах представить себе основные направления морфофизиологической эволюции: 1) усложнение морфофизиологической структуры организмов, что еще в 1939 г. сформулировал А.Н. Северцов. А.А. Заварзин (1986) показал, что в процессе эволюции происходит усложнение морфофункциональных комплексов в основном за счет увеличения числа “вставочных звеньев”, делающее живую систему более надежной и более устойчивой. Это положение прекрасно проиллюстрировал своими конкретными исследованиями, в частности процессов пищеварения, А.М. Уголев (1983, 1985, и др.); одну из причин усложнения уровня организации проиллюстрировал В.А. Черлин (2012); 2) увеличение устойчивости живой системы в эволюции. Это частично связано с тем, что развитие всех направленных процессов (трансформация, становление, движение, течение) в природе осуществляется от менее устойчивых состояний к более устойчивым (Шишкин, 1988), а частично – с законом ортогенеза² Гааке–Эймера (Гааке, 1900; Naake, 1893; Eimer, 1897), утверждающим положение об инерционной устойчивости трендов однажды избранного направления филогенетического развития (Lull, 1936). Но при этом сам процесс эволюции происходит не по причине недостаточной устойчивости (“дрейфа” структуры организмов во времени – Матурана, Варела,

² Ортогенез (от греч. ὀρθός – прямой и γένεσις – возникновение), ортоэволюция – концепция в эволюционном учении, утверждающая, что развитие живой природы обусловлено внутренними факторами, направляющими ход эволюции по определенному пути. В основе представлений об ортогенезе лежат взгляды Т. Эймера (работы 1888–1897 гг.). Суть ортогенеза заключается в признании того, что направленность эволюции определяется изначальной направленностью самой изменчивости и не является следствием естественного отбора. Все изменения живых форм – результат непосредственного воздействия внешней среды и происходят по немногим, строго определенным природой организма направлениям и затем передаются по наследству. В XX в. сторонники ортогенеза решающее значение в определении направленности эволюции все чаще придают внутренним факторам организма – либо нематериальным, либо материальным, но заложенным изначально в генетическом коде или в общих физико-химических особенностях. Ортогенез следует отличать от ортоселекции, при которой длительная направленность эволюции определяется направленностью естественного отбора, связанной с изменением условий среды в одном направлении. Концепция ортогенеза в принципе противоречит дарвиновскому учению, пытаясь объяснить эволюционные процессы большей частью автогенетическими причинами (Биологический..., 1986, с. 37).

2001; Капра, 2003), как это представлял себе, например, Л.Ш. Давиташвили (1948), а вопреки их устойчивости (Раутиан, 1993, 2006, с. 27). При этом, процесс постепенного усложнения морфофизиологической структуры организмов в эволюции, по нашему мнению, может иметь и другие обоснования (Черлин, 2012 и др.).

В-четвертых, при рассмотрении эволюции глобальной функциональной системы жизни нужно рассматривать динамику на разных уровнях функциональной организации ее дискретных функциональных единиц, как это отметил еще С.В. Мейен (1975).

По поводу структуры природы С.С. Шварц (1980) писал: “Структура природы оказывается в конечном итоге предельно простой: она определяется двумя системами интеграции – видовой и биогеоценотической” (с. 8). Тем не менее, биогеоценоз, биосфера или биогеографическая среда так же, как наш взгляд, не могут являться уровнями организации жизни, поскольку в эти понятийные конгломерации как равноправные компоненты входят и компоненты неживой природы (С.С. Шварц в предыдущей цитате, говоря о биогеоценотической системе интеграции, совершенно справедливо говорил о “структуре природы”, а не о структуре жизни, которую рассматриваем мы).

И вот здесь высветилась еще одна чрезвычайно важная сторона проблемы: уровни организации чего мы собираемся классифицировать? В разных литературных источниках то, что авторы хотят разобрать на уровни, называется по-разному: это уровни организации “материи”, “живой материи”, “природы”, “живой природы”, “жизни” и т.д. Мы здесь не беремся давать точные научные определения каждого из этих биологических явлений. Но...

Природа – совокупность естественных условий на Земле (поверхность, растительность, климат), органический и неорганический мир, все существующее на Земле, не созданное деятельностью человека (Ушаков, 2013).

Определений жизни – несметное количество. Разбираться в них мы сейчас не будем. Но общее понимание этого явления, важное в данном контексте (это не строгое научное определение), можно предложить. Жизнь – сложная, органическая, функциональная, открытая система, построенная из биологических функциональных единиц, направленная на противодействие энтропии, состоящая из относительно дискретных элементов, в основе которой лежат принципы обмена вещества и энергии с окружающей средой, самоподдержания, самозащиты, самовоспроизведения, передачи по наследству информации о себе и о своем развитии и т.п.

Таким образом, если мы собираемся произвести разделение некоего сложного биологического феномена на уровни организации, необходимо четко определиться с тем, 1) какой конкретно биологический феномен мы собираемся разбить, 2) по какому принципу мы собираемся произвести разделение.

Но необходимо четко понимать, что каждое из этих явлений – отличный от других биологический феномен, который должен быть определен, подход к изучению которого также должен быть специфичным, а, следовательно, и результат – то есть сами схемы уровней – могут оказаться различными.

Но главный, смысловой тезис утверждения С.С. Шварца мы принимаем однозначно: при рассмотрении проблемы деления явления жизни на уровни организации существуют две основные системы интеграции: видовая, для которой, на наш взгляд, можно предложить более удачное название – “таксономическая”, и биогеоценотическая с более удачным, по нашему мнению, вариантом названия “функциональная”.

Есть еще и смысловой, семантический аспект проблемы, который следует обсудить, прежде чем использовать термины и понятия для какого-либо анализа уровней организации жизни. Так получилось, что в биологии в некоторых случаях одни и те же термины применяются для обозначения разных биологических феноменов. В данном случае такими терминами являются “вид” и “популяция”.

Термин “вид” может рассматриваться в двух значениях.

Во-первых, вид – совокупность особей, обладающих специфическим комплексом общих морфологических, физиологических и пр. характеристик. Этот комплекс формируется у представителей определенной группы в процессе эволюции. В данном случае он является выражением, проявлением ее видовой специфичности, поддерживаемой генетическими механизмами и естественным отбором, и может считаться элементом таксономической системы деления (таксономической классификации уровней организации жизни). Во-вторых, вид – функциональная единица, функциональная составляющая в структуре биоценоза. В этом значении понятия вид обычно описывается комплексом популяций. С одной стороны, каждая популяция представляет собой самостоятельную функциональную единицу. С другой стороны, она – часть комплекса популяций, объединенных общими характеристиками входящих в него особей. И речь, в данном случае, идет не о морфологических и физиологических характеристиках, которые отличают особей данного вида от особей другого, а о тех, которые отражают видоспецифичные функциональные

Таблица 1. Уровни организации жизни

Уровни организации		Варианты деления			
		формально структурное деление	функциональное деление	таксономическое деление	
ЖИЗНЬ	Надорганизменный уровень	ТИП КЛАСС ОТРЯД СЕМЕЙСТВО РОД ВИД ПОПУЛЯЦИЯ	Уровень сообществ	БИОСФЕРА БИОЦЕНОЗ ВИД ПОПУЛЯЦИЯ	ТИП КЛАСС ОТРЯД СЕМЕЙСТВО РОД ВИД ³ ПОПУЛЯЦИЯ'
	Уровень организма (одноклеточного или многоклеточного)	ОРГАНИЗМ (у одноклеточного организма – органеллы и пр., у многоклеточного – ткани, органы, системы органов)	Уровень организмов	ОРГАНИЗМ многоклеточный (ткани, органы, системы органов)	–
	Уровень клетки	КЛЕТКА (как составная часть ткани, органа, системы органов – органеллы)		ОРГАНИЗМ одноклеточный (органеллы)	
	Биохимический уровень	–	Уровень эргомов	ЭРГОМЫ	–

свойства, формирующие и определяющие функцию популяций данного вида в функциональной структуре биоценоза. Таким образом, вид, в данном случае, может рассматриваться как элемент функциональной системы деления (функциональной классификации уровней организации жизни).

Итак, один и тот же термин “вид” означает два совершенно разных по смыслу понятия и при упоминании его в табл. 1 необходимо четко понимать, о чем идет речь. Такая же ситуация и с термином “популяция”. Популяция с позиции таксономической рассматривается как группа особей со значительной генетической однородностью внутри себя и существенной степенью панмиксии, но и с определенной генетической дискретностью по отношению к соседним популяциям, а чаще всего со схожестью ряда морфофизиологических признаков, общим ареалом и т.п.

В популяции, рассматриваемой с позиции функциональной, на первый план выступают другие характеристики. Биоценозы и биосфера в

целом являются живыми системами и, значит, организованы по принципам функционирования живой системы. Как это уже достаточно обоснованно доказано, вся структура биоценозов базируется на энергетических закономерностях, на потоках энергии (Николаев, 1971; Паавер, 1980; Раманд, 1981; Одум, 1986, и др.). Таким образом, экологическая структура жизни строго функциональна. Структурными единицами биоценозов являются составляющие их популяции, которые вступают между собой в функциональные отношения. В таком контексте популяция понимается как группа особей одного вида, выполняющая в рамках ценозов определенные единые функции. Теперь можно представить схему уровней организации жизни (табл. 1).

Примат функционализма в процессе эволюции и блочная структура жизни

Все результаты наших конкретных научных исследований и наш анализ литературных источников (Черлин, 1988, 1990, 2012, 2014, 2015, 2016, и др.) явственно “резонируют” с эволюционными идеями, высказанными замечательным советским физиологом А.М. Уголевым (1985). И прежде всего это касается двух взаимосвязанных аспектов

³ Апострофы над терминами ВИД' и ПОПУЛЯЦИЯ' в данном случае говорят о том, что, как указывалось выше, эти термины в разделах “Функциональное деление” и “Таксономическое деление” имеют разный смысл.

процесса эволюции: 1) однозначного функционализма как важнейшего принципа эволюционного процесса и 2) блочной структуры организации явления жизни. По мнению А.М. Уголева, любую систему, структуру или их изменения возможно оценивать только исходя из их функциональной значимости, что согласуется и дополняется принципом оптимальности в биологии (Розен, 1969, и др.). При этом, существует вполне конечный и стандартный для всей биоты набор элементарных физиологических функций, а все сложные функции, развивающиеся в процессе эволюции, складываются из этих элементарных, как большое, сложное здание строится из набора ограниченного количества стандартных строительных элементов. Стандартные элементарные функции выполняются стандартными же “элементарными функциональными машинами”, которые представляют собой некие комплексы биохимических соединений (в частности – ферментов) и которые А.М. Уголев назвал “эргомами”. Из этого следует, что элементарными функциональными единицами феномена жизни являются эргомы, а оптимизация их деятельности – важнейший принцип, лежащий в основе всего процесса, одно из главных требований к изменениям организации (эволюции) биоты. Ярким примером такой оптимизации (и, следовательно, одной из сил, направляющих эволюционный процесс) является стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных (Рюмин, 1940; Черлин, 1990, 2012, 2017, 2021).

Скорее всего, если внимательно проанализировать то, что нам известно об эволюционном процессе с несколько нетрадиционной стороны, то можно будет увидеть и другие эволюционные принципы, направленные на оптимизацию деятельности разных элементов единой гигантской сложнейшей функциональной системы под названием “жизнь”.

Эволюция, связанная с некоторыми внутренними свойствами явления жизни

Напомним примеры того, как свойства и закономерности существования “строительного материала” феномена жизни (уровень эргомов) определяют, направляют и канализируют процесс морфофизиологической эволюции разных групп позвоночных животных. Мы уже упоминали о них в первой части статьи (Черлин, 2021), в одном из разделов которой мы описывали, как энергетическая оптимизация свойств ферментов (возможно, и других важных соединений на уровне эргомов) инициирует реализацию принципа стабилизации высокой температуры в эволюции позвоночных (Черлин, 1990, 2012, 2017; Черлин и др., 2016).

Мы уже отмечали (Черлин, 2017), как резкое усиление интенсивности сопряженного и несопряженного окисления в митохондриях способствует важнейшим эволюционным, ароморфным изменениям морфофизиологической структуры у позвоночных, освоению предками рептилий суши и воздушной среды, и создает предпосылки, с одной стороны, к рептилизации, к развитию по генеральному направлению эктотермии, с другой – к развитию по генеральному направлению эндотермии, к появлению птиц и к маммализации (Черлин, 2017, 2021). Другими словами, внутренние свойства элементов “строительного материала” определенным образом организуют то, что из него может быть построено.

Таким образом, механизмы эволюции, связанные с внутренними характеристиками явления жизни, направлены на энергетическую оптимизацию деятельности структур, прежде всего на уровнях организации, близких к элементарным функциональным единицам жизни – эргомам. Они являются ключевыми, направляющими, они канализируют морфофизиологическую эволюцию позвоночных животных на всех более высоких уровнях организации.

Эволюция, связанная с взаимодействием феномена жизни и окружающей среды

Существует, например, вид, составленный рядом популяций, обитающих в несколько различных условиях среды. В результате наличия изначальных генотипических различий в популяциях и разнонаправленного отбора в связи с разницей во внешних условиях, с течением времени в популяциях накапливаются генетические различия. Эти различия в определенных условиях начинают затрагивать все большее количество признаков, систем, и могут привести к серьезным биохимическим, генетическим, морфофизиологическим, физиологическим и пр. перестройкам, а в конечном итоге – к репродуктивной изоляции и к выходу на новый видовой уровень. Если такой процесс действительно происходит в реальном мире (а это поддерживается сейчас большинством исследователей и положениями современной теории эволюции – Майр, 1974; Воронцов, 1980; Егоров, 1983; Северцов, 2005, и мн. др.), то связан он с постепенным накоплением адаптивных изменений в популяциях, а основная предпосылка – различия генетических фонов популяций. Таким образом, могут образовываться, вероятно, и категории типа “комплекса видов” и более высокие – роды. Так, на острове Минданао на Филиппинах примерно 10 тыс. лет назад после извержения вулкана Апо сформировалось озеро Ланао. В результате из одного исходного вида рыб – *Varbus binofutus* – образовалось 18 эндемичных видов, принадлежащих к 5 родам (Хлебосолов, 2004). Еще одной иллюстрацией может служить группа

сиговых рыб (*Coregonus*), на примере которой продемонстрировано, как молодой комплекс может разделиться на ряд новых видов (Кузнецов, 1973). Того же порядка, по всей вероятности, и явление, так хорошо известное палеонтологам, — это смена во времени одного вида другим без зафиксированной и проиллюстрированной дивергенции (Старобогатов, 1985). Имеются также описания знаменитых опытов Г.Х. Шапошникова (1961) с отбором тлей по типу питания, приведших к серьезной морфофизиологической дифференциации исходно единообразной популяции тлей, и даже в отдельных случаях — к репродуктивной изоляции сформировавшихся групп. Существуют и другие подобные примеры.

Однако необходимо четко понимать, что на самом деле показывают приведенные выше и другие подобные материалы. Современные молекулярные, генетические и пр. методы выявляют родство между популяциями и линиями последовательных видов, родов и т.п., то есть они показывают, что во времени одни виды могут и реально преобразуются в другие. Но нам не известны данные, которые могли бы пролить свет на механизмы этого превращения, на роль в нем адаптивно направленного отбора или других процессов.

Есть примеры видообразования у позвоночных с помощью специфических генетических механизмов. Это хорошо изучено, например, на лягушках комплекса *Pelophylax ridibundus*. Редкое исключение в этой связи среди пресмыкающихся составляют, в частности, комплексы партеногенетических ящериц, например рода *Darevskia* (Даревский, 1967; Ананьева и др., 2004), природа видообразования которых чисто генетическая.

Кроме того, существует определенная коллизия, выражающаяся в противоречии между адаптивно направленным естественным отбором и гомеостазом. Сложность и неоднозначность этих взаимоотношений продемонстрирована материалами наших исследований по термобиологии рептилий (Черлин, 2015). С одной стороны, в одних и тех же природных условиях можно встретить рептилий с сильно различающимися термобиологическими характеристиками, а в разных, порою сильно различающихся по климатическим условиям регионах можно встретить рептилий с очень сходными комплексами этих показателей. С другой стороны, у рептилий имеется очень хорошо развитый комплекс видоспецифичных и неизменных показателей термального гомеостаза, а их поведенческие терморегуляционные реакции оказываются направленными в основном на сохранение в неизменности этих комплексов термобиологических гомеостатических характеристик в различных условиях внешней среды (Черлин, 2015). Другими словами, в высшей степени эффективные поведенческие терморегуляционные и стабилизирующие реакции служат для того, чтобы внешние условия как можно меньше влияли на эндогенные термобиологические ха-

рактеристики, то есть чтобы изменения среды не меняли этих характеристик, а, следовательно, чтобы адаптивно направленный отбор не мог влиять на комплекс видоспецифичных гомеостатических показателей. Хотя существуют данные, иллюстрирующие некоторые возможные нестандартные (химические) варианты влияния внешних условий на элементы терморегуляционной системы организма (Skandalis et al., 2020).

Таким образом, мы видим две мощные противоборствующие силы: 1) комплекс термобиологических показателей, безусловно стремящийся к адаптации (модификации) характеристик организма к термальным условиям внешней среды, и 2) весьма развитый набор в основном поведенческих терморегуляционных реакций, стремящийся сохранить термофизиологические характеристики в полной неизменности. При этом существуют примеры того, что даже внутри одного рода (например, ящериц *Eremias*, *Podarcis* и др.) в условиях жаркого климата имеются виды, у которых температуры полной активности⁴ и температуры термостабилизации⁵ оказываются существенно выше, чем у ящериц из более прохладных зон. Это говорит о том, что, по крайней мере, частично адаптации к температурному фактору реально происходят. Но, изучив исключительную эффективность поведенческой терморегуляции у этих животных, мы остановились перед странной, внутренне противоречивой ситуацией: объяснить, как и с помощью какого механизма адаптивного отбора могут на самом деле происходить такие эволюционные изменения, пока не представляется возможным. Другими словами, более детальное изучение проблемы показало лишь еще большую глубину нашего незнания и непонимания ее внутренних механизмов. Но это не повод отказаться от публикации данной статьи. Это

⁴ Полная активность — животные находятся в физиологическом состоянии, в полной мере без существенных физиологических ограничений обеспечивающем эффективное протекание всех основных поведенческих актов (локомоции, терморегуляция, питание, сексуальность, территориальность, защита, коммуникация и т.п.). В этом состоянии движения рептилий активны, быстры (адекватно видовым особенностям) и точны (Черлин, 2014).

⁵ Температуры термостабилизации — довольно узкий диапазон высоких температур тела, который рептилии, находясь в состоянии полной активности, направленно и оперативно поддерживают у себя в течение более или менее продолжительного времени. В цифровом выражении он почти соответствует тому, что ранее называли в литературе оптимальными или предпочитаемыми температурами, но определенными методически корректным способом (Черлин, 2013). По сути этот диапазон чаще всего не является ни оптимальным для физиологических процессов в организме, ни предпочитаемым, поскольку в основном это — компромисс между желаемым и возможным уровнями температур. Просто рептилии по ряду причин (пока не до конца понимаемых) стабилизируют в нем температуру своего тела. Поэтому мы нашли разумным и адекватным изменить его название на “диапазон термостабилизации”, убрав из него оценку причин этой стабилизации (Черлин, 2014).

лишь повод лучше осознать свое непонимание, необходимость по-другому посмотреть на проблему, на ее осмысление, и продолжить исследование. Таким образом, коллизия между изменчивостью, устойчивостью и отбором в данном случае, как и во многих других, требует серьезного, дополнительного изучения.

Важнейшие процессы, составляющие эволюцию

А.А. Любищев считал, что закономерности формы являются не только результатом приспособления, но имеют и собственную логику (Любищев, 1968, 1971а,б, и др.).

Н.П. Наумов (1972) и В.В. Черных (1986) отметили два процесса в эволюции живой природы: экогенез и таксономическую эволюцию. “Процесс изменения животных и растений, происходящий под влиянием таксономической организации, следовало бы назвать таксономической составляющей эволюции, или короче, таксономической эволюцией... Таксономическая составляющая эволюции поддерживается и направляется в результате взаимодействия родственных группировок, принадлежащих тому или другому уровню организации. Аналогичным образом процесс изменения органических форм, совершающийся в рамках биосистем экологического ряда, можно назвать экогенезом. Экогенез происходит под влиянием взаимодействия популяций самых разнообразных организмов, составляющих биоценоз, поэтому основным уровнем, на котором осуществляется экогенез, является популяционно-биоценотический.

Эволюция, происходящая на популяционно-биоценотическом уровне, не способна вывести организмы на более высокий таксономический уровень, чем видовой. Таксономическая же эволюция организмов возможна только начиная с видового уровня. Таким образом, несмотря на то, что экогенез и таксономическая составляющая эволюции оказываются в некотором смысле сопряженными процессами, они в то же самое время протекают параллельно⁶. По существу, разрозненные популяции одного вида, включенные в разные биоценозы, не участвуют в таксономической эволюции, и только в случае восстановления

целостности вида начинает действовать собственно таксономический, в данном случае популяционно-видовой, уровень интеграции, который, как правило, и завершает процесс образования нового вида. Совершенно так же действуют и все последующие таксономические уровни интеграции, приводящие в движение сами виды, роды и таксоны более высокого ранга. Новый вид вновь в форме разрозненных популяций размещается в различных биоценозах. Там популяции вновь претерпевают те изменения, которые лягут в основу будущей таксономической эволюции” (Черных, 1986, с. 135–136).

Этот текст из книги В.В. Черных для наших рассуждений очень важен. Те процессы, которые увидели мы, по сути, несколько отличаются от того, что приведено в этой цитате. Но важно, что и этот автор, и мы отметили наличие двух процессов: один, связывающий и вписывающий популяции в общую функциональную структуру биоты, и второй, – формирующий многоуровневую таксономическую систему. История этого подхода знает много ученых, высказывавших сходные мысли ранее, но здесь мы не будем уходить вглубь лет – наша статья не об этом. Различия в наших подходах заключаются в том, что мы и В.В. Черных несколько по-разному видим механизмы наблюдаемых явлений. Это не означает, что прав либо только В.В. Черных, либо только мы. Скорее всего, реально существуют и те, и другие механизмы. Но мы подошли к данным обобщениям, исходя из своего опыта конкретной исследовательской работы по термобиологии рептилий.

Многие биологи, следуя за положениями синтетической теории эволюции, продолжают считать, что эволюция – процесс, базирующийся на постепенном накоплении в генотипе популяций под действием отбора мелких адаптивно ценных изменений фенотипа. Это приводит к постепенным преобразованиям генотипа особей в популяции, к переводу ее на новый, более высокий, видовой уровень и в дальнейшем – к формированию таксонов более высокого ранга. Это классический “дарвиновский” процесс, который развивается в направлении “от частного к общему”.

Для удобства изложения материала и его анализа этот процесс необходимо как-то назвать. По смыслу для него подходят два термина: “адаптогенез” или “экогенез”.

Адаптогенез – “формирование новых приспособительных функций, способствующих адаптации живых существ к определенным условиям внешней среды” (Термины..., 1996); “возникновение, развитие и преобразование приспособлений (адаптации) в процессе эволюции организмов”

⁶ “Эту особенность биосистем надорганизменного уровня впервые отметил Н.П. Наумов (1972), указав на существование “параллельного и в известной мере независимого развития видов и объединяющих их таксонов родов, семейств и т.д., с одной стороны, и биогеоценологических систем – с другой” (с. 329). Однако в статье, из которой взята эта выдержка, тема “двух эволюций” осталась совершенно неразработанной и, думается, по этой причине не вызвала никакого резонанса в биологической и палеонтологической литературе”. Сноска также взята из работы Черных, 1986, с. 136.

(Дудка и др., 1984). Есть и другие определения, но они, практически, идентичны.

Возможно было бы применить и термин “экогенез”. Он был введен в 1904 г. немецким ученым Карлом Детто, который понимал под экогенезом процесс адаптации (приспособления) вообще (Detto, 1904). Вот еще несколько более поздних определений.

Экогенез — “развитие в процессе эволюции экологических отношений между организмами и средой... Иногда экогенез определяют как процесс возникновения новых форм под влиянием среды. Экогенезом, или экогенетическими сменами, называются также смены растительности, основной причиной которых является изменение экологических условий либо самими растениями (эндогенетические смены), либо внешними факторами (гологенетические смены)” (Большая..., 1969–1978); “1) эволюция (развитие) экосистем в различные геологические периоды, способствующая формированию межвидовых отношений и единства жизни; 2) исторический процесс внутренней дифференциации биосферы, становление межвидовых связей и единства жизни и окружающей ее среды (Давиташвили, 1948); 3) процесс становления экологии, условий” (Дедю, 1989); “процесс изменения органических форм, совершающийся в рамках биосистем экологического ряда” (Черных, 1986, с. 136).

Таким образом, по нашему мнению, в явлении эволюции жизни реально присутствуют как минимум два основных процесса. К одному, который по смыслу и по правилам ближе всего стоит к классическому “дарвиновскому”, более всего подходит термин “экогенез”, понимаемый как процесс возникновения новых форм под влиянием среды.

Однако очевидно, что процесс экогенеза сам по себе не описывает и не может описать всего многообразия комплекса явлений, наблюдаемых в эволюции. Так, в результате функционирования живой системы на базе биохимических и прочих эндогенных ее свойств со временем проявляются некоторые новые закономерности, функциональные связи и потребности, небольшая часть из которых была описана выше. В результате возникает некая новая система, более устойчивая в плане эндогенных свойств, но недостаточно адаптированная к условиям внешней среды, поскольку возникла она вне связи с процессом адаптации к условиям внешней среды (то есть вне экогенеза). В этом случае далее должен происходить процесс функциональной перестройки получившейся новой системы в направлении оптимизации связей со средой (адапта-

ции), что делает систему еще более энергетически эффективной и устойчивой. В качестве одного из возможных примеров уместно вспомнить хотя бы факт возникновения и развития химической терморегуляции у млекопитающих. Суть этого явления состоит в повышении теплопродукции в ответ на снижение температуры среды химическим путем без совершения механической работы. Это явление возникло, и, вероятно, в настоящее время наиболее полно проявляется у примитивных насекомоядных млекопитающих (Слоним, 1952). У более продвинутых групп этот энергетически невыгодный механизм терморегуляции ослабевает, уступая место менее энергоемкому холодовому тремору мышц и другим процессам, связанным с их сократительной деятельностью, в первую очередь дрожательному термогенезу (Иванов, 1965, 1972). Широкое распространение процессов оптимизации в природе само по себе говорит о том, что развитие “от частного к общему” (экогенез), которое лежит в основе микроэволюции — далеко не единственный вариант развития. Обратный направленный процесс — “от общего к частному” (оптимизация) может быть основным при развитии таксонов надвидового ранга, то есть в макроэволюции.

И этот процесс тоже необходимо как-то назвать. В некотором роде по смыслу ему подходит название “эндогенный таксоногенез”. Это название слишком длинное и неудобное в употреблении. Термин же “таксоногенез” по сути отражает лишь одну сторону процесса. И, кроме того, он уже преокупирован, хотя нам не удалось найти ему в литературе строгого определения. Его применяют специалисты во многих научных публикациях в смысле процесса, приводящего к формированию новых таксонов. Например: “И.С. Виноградов применил понятие “таксоногенез” для описания этапа таксономической дифференциации в гипотезе двухэтапности филогенеза покрытосеменных (Виноградов, Виноградова-Жукова, 1978⁷). Таксоны — систематические единицы разных рангов. Таксоногенез — естественный процесс, его течение отражается в таксонообразовании на микро-, макро- и мегаэволюционном уровнях. В природной среде каждый таксон существует в форме систем соподчиненных единиц (система популяций своего вида, система видов своего рода, система родов своего семейства и т.д.). Как биологические системы, таксоны в процессе эволюции проходят этапы зарождения, становления и последующего бытия. Представление о таксоногенезе как об аспекте филогенеза позволяет характеризовать его как трехэтапный про-

⁷ В данном случае ссылка на литературный источник — наша.

цесс (Ефимова, 1996). Первый этап – протогенез⁸. Этот этап – подготовительный, второй этап – арогенез⁹ – ключевой, третий этап – аллогенез¹⁰ – этап существования таксона в освоенной нише своего ценоза” (Ефимова, 2008, с. 99).

Проанализировав возможные варианты, мы выбрали для названия арогенетического процесса морфофизиологической оптимизации (эволюции) внутренней организации позвоночных животных хоть и не очень удобный, но, с нашей точки зрения, наиболее адекватный и приемлемый – “эндогенный таксоногенез”.

В этом случае процесс эволюции может происходить в большей или меньшей степени ортодоксально, в направлении “от общего к частному”.

Общие рассуждения об эволюции позвоночных

Итак, процесс эволюции, по крайней мере позвоночных, состоит из двух самостоятельных пластов – эндогенный таксоногенез и экогенез. Направленность течения эндогенного таксоногенеза – от общего к частному, экогенеза – от частного к общему. Наличие единства двух противоположно направленных сил – важнейшее и непреложное условие течения любого процесса. И экогенез, и эндогенный таксоногенез, протекая одновременно, являются двумя неразрывными сторонами процесса биологической прогрессивной эволюции, который ведет организмы к дифференциации и усложнению морфофизиологических систем (Северцов, 1939; Веер, 1958, и др.), к их совершенствованию (Северцов, 1939) и увеличению адаптированности к внешней среде.

Другими словами, по крайней мере часть признаков и свойств новых таксонов высокого ранга появляются вследствие процессов, связанных с проявлениями свойств и закономерностей динамического существования (развития) “строительного материала” жизни. Эти процессы могут иметь вполне определенную логику развития (биохимическую и др.), направляющую эволюци-

онное развитие морфофизиологической системы живых организмов. Эти процессы приводят к формированию групп животных, обладающих признаками высоких таксонов и идут “от общего к частному”. А уже после этого начинается процесс, который призван адаптировать получившиеся варианты более или менее общих морфофизиологических структур с признаками новых высоких таксонов к условиям внешней среды. Он идет “от частного к общему” и приводит к формированию видов и родов.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ НА УРОВНЕ ЭРГОМОВ

В этом разделе мы рассмотрим закономерности, связанные с динамикой внутренней организации на уровнях, близких элементарным функциональным единицам жизни – эргомам.

Объект эволюции – элементарные физиологические функции на уровне, близком к эргомам.

Основная линия развития на этом уровне – энергетическая оптимизация деятельности эргомов; создание “направляющего напряжения”, “направляющей силы” для процесса морфофизиологической эволюции на уровне организма, способствующей реализации принципа энергетической оптимизации в эволюции. Эта тенденция – один из важнейших ориентиров в эволюции, по крайней мере позвоночных.

Движущая сила эволюционного процесса на этом уровне – принцип энергетической оптимизации деятельности внутренних структур организма на уровне организации, близком к эргомам. Для позвоночных “раскрытием” этого принципа, одной из важнейших его функций является принцип стабилизации высокой температуры тела в эволюции этих животных.

В основе движущей силы данного уровня лежит ключевое противоречие между, с одной стороны, условиями, в которых “элементарные биохимические машины” могут быть максимально продуктивными, эффективными и энергетически экономичными, а с другой – условиями (характеристиками внутренней среды организма), в которых данные “биохимические машины” вынуждены реально работать в естественных условиях. Путей разрешения этого противоречия два: 1) изменение свойств сложных “биохимических машин”, составленных из элементарных свойств, то есть изменение набора эргомов, их взаимного расположения и т.п. (Уголев, 1983, 1985); 2) изменение внешних условий (в организации возможности выбора внешних условий), чтобы с их помощью соответствующим образом влиять на показатели внутренней среды для энергетической оптимизации работы эргомов, то есть поведенческая регуляция, модификация пространственно-временной структуры активности.

⁸ Протогенез – размножение растений почкованием.

⁹ Арогенез – “направление эволюции, приводящее к возникновению ароморфозов. В ходе арогенеза эволюционное развитие группы организмов приводит к возникновению таких приспособительных свойств, которые позволяют значительно расширить существующую зону или выйти в другую адаптивную зону” (Картель и др., 2011, с. 93).

¹⁰ Аллогенез – “направление эволюции группы организмов, при которой у близких видов происходит смена одних частных приспособлений другими, а общий уровень организации остается прежним. Аллогенез выражается в адаптивных преобразованиях (при смене сред обитания, например, наземной на водную) – алломорфозах, или идиоадаптациях. При аллогенезе одни органы прогрессивно развиваются и дифференцируются, другие – теряют функциональное значение и редуцируются; при этом происходит гармоничное преобразование всех стадий онтогенеза” (Биологический..., 1986, с. 18).

Эволюционными механизмами продвижения этих принципов являются, по-видимому, классические дарвиновские наследственность, изменчивость, естественный отбор и все, что с этим связано. При этом, важной особенностью механизма эволюции на уровне эргомов является то, что реализация их происходит с привлечением структур и механизмов более высокого уровня функциональной организации (организмов). Организмы нужны для осуществления энергетической оптимизации работы эргомов, поскольку именно изменения в морфофизиологических и поведенческих системах организма позволяют совместными действиями реализовать отмеченное выше эволюционное направление.

Основные селективные факторы для отбора на этом уровне организации связаны с комплексом условий, улучшающих энергетическую оптимизацию работы эргомов и других “биохимических машин”, исполняющих элементарные, единичные функции. Это могут быть, с одной стороны, биохимические адаптации, с другой — создание условий, при которых эти “биохимические машины” попадают в более энергетически оптимальные условия функционирования. Так, это может быть развитие физиологических реакций, увеличивающих эндогенным путем температуру тела (недрожательный или дрожательный эндогенный термогенез и т.п.), и/или развитие комплекса поведенческих реакций, способствующих тому, чтобы организмы попадали во внешние условия, повышающие температуру тела и позволяющие ее на этих высоких уровнях удерживать.

Эволюционным последствием описанных выше процессов на уровне эргомов является перестройка морфофизиологической структуры организмов, которые приобретают новый более или менее общий план морфофизиологической организации, общие физиологические и поведенческие реакции. Кроме того, на базе энергетической оптимизации работы эргомов происходит усложнение функций за счет появления дополнительных вставочных функциональных звеньев, а как следствие этого — морфофизиологическое усложнение систем в эволюции позвоночных животных (Черлин, 2012). Другими словами, появляются группы организмов с характерными общими признаками высоких таксонов. Таким образом, по нашему мнению, на уровне эргомов ведущим является эволюционный процесс, идущий по принципу эндогенного таксоногенеза.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ НА УРОВНЕ ОРГАНИЗМА

Именно на уровне организма мы можем констатировать, регистрировать и наблюдать результаты процесса, который мы называем морфофизиологической эволюцией. Это изменения во

времени морфологического строения и функционирования организма животных.

Закономерности, связанные с динамикой внутренней организации и функционирования на уровне организма

Объекты эволюции — сложные физиологические функции на уровне организма, организм как целая функциональная система.

Направленности эволюции на этом уровне: а) обеспечение реализации энергооптимизирующих процессов уровня эргомов за счет фундаментальных перестроек в морфофизиологических системах — ароморфозов разных уровней (продолжение, развитие процессов эндогенного таксоногенеза); б) оптимизация деятельности и развитие сложных функций.

Движущая сила эволюционного процесса на этом уровне — принцип энергетической оптимизации деятельности внутренних структур на обоих уровнях — эргомов и целого организма.

Важнейшее противоречие, лежащее в основе движущих сил на уровне организма, — противоречие, с одной стороны, между теми условиями, в которых элементарные и сложные функции организма могут быть максимально эффективными и энергетически экономичными, а с другой — условиями, в которых они реально работают. Путь разрешения этого противоречия такой же, что и в случае с уровнем эргомов, только энергетическая эффективность и экономичность перестроек морфофизиологических и поведенческих систем оцениваются отбором на уровне целого организма.

Эволюционные механизмы такие же, как и в случае с уровнем эргомов.

Основные селективные факторы на этом уровне организации связаны, с одной стороны, с комплексом условий, улучшающих энергетическую оптимизацию работы организма (хотя, по большому счету, разделить функциональные процессы в этой части на уровнях эргомов и организмов порой бывает очень сложно, поскольку они неразрывно связаны), с другой стороны — с усилением их адаптированности и конкурентоспособности (например, с улучшением качества выполнения ключевых функций на уровне организма — подвижности, активности, добывания пищи и ее переваривания, усложнением поведения, социальной структуры сообществ, успеха воспроизводства и т.п.).

Последствием эволюционного процесса, связанного с динамикой внутреннего функционирования и организации на уровне организма, является появление групп организмов, в большей или меньшей степени обладающих новыми, общими для групп качествами и характеристиками морфофизиологической организации. Это про-

должение и развитие процессов эндогенного таксогенеза.

Закономерности, связанные с динамикой взаимоотношений организмов с внешней средой

Объекты эволюции — сложные физиологические функции на уровне организма; организм как целая функциональная система, взаимодействующая с внешней средой.

Направленность эволюционного процесса на уровне организма — достижение животными максимально возможного состояния адаптированности; адаптации групп живых организмов с новыми наборами морфофизиологических свойств, сформировавшихся в результате эндогенного таксогенеза, к условиям внешней среды.

Для того, чтобы более четко понимать, о чем здесь идет речь, имеет смысл получить в свое распоряжение емкие определения в комплексе понятий, связанных с кажущимся очевидным процессом адаптации. В литературе мы нашли некоторое количество таких определений. Но, хотя об адаптации писали и пишут очень многие видные биологи, мы не обнаружили у них строгого, четкого, “концентрированного” и общепринятого определения основному термину — “адаптация”. Определения встретились по большей части в “околобиологической” литературе. Некоторые из них, тем не менее, вполне научные, хотя, на наш взгляд, требуют конкретизации и некоторой корректировки.

Адаптация — процесс приспособления организма, популяции или сообщества к определенным условиям внешней среды, соответствие между условиями внешней среды и способностью организмов процветать в ней (Дедю, 1989) — это наиболее общее определение¹¹;

— состояние динамического соответствия, равновесия между живой системой и внешней средой. Способность живого организма приспосабливаться к изменениям окружающей среды, внешних (внутренних) условий существования путем сохранения и поддержания физического гомеостаза (Краткий ..., 2008) — это определение более всего подходит для индивидуальных адаптаций¹².

Биологическая адаптация — процесс приспособления организма к меняющимся условиям внешней среды в процессе эволюции, включающий комплекс морфофизиологических и поведенческих особенностей особи, популяции или вида, обеспечивающий успех в конкуренции с другими видами, популяциями и особями и устойчивость к воздействиям факторов абиотиче-

ской среды (Энциклопедический..., 2013). Это определение более всего подходит для групповых (популяционных, видовых) адаптаций¹³.

Адаптацию в статическом понимании как достигнутый результат совершившегося развития можно определить как ансамбль свойств целого (обычно организма или иной биологической системы, но иногда употребляется и применительно к сложным, саморегулирующимся и самоорганизующимся устройствам), обеспечивающих его устойчивое существование и воспроизведение, то есть более или менее длительное сохранение ансамбля существенных параметров этого целого. В динамическом смысле адаптацию можно определить как процесс происхождения (приобретения) адаптации в первом значении (Палеонтология ..., 1995).

Существуют и другие определения, но мы взяли лишь самые общие и, главное, — характерные.

Исходя из опыта собственной работы по биологии рептилий и осмысления опубликованных материалов, представляется целесообразным дать собственное определение комплексу понятий, связанных с адаптациями в сложившемся у нас понимании.

В самом общем смысле определение адаптации может выглядеть так.

Адаптация — процесс приспособления организма, популяции или сообщества к определенным условиям внешней среды. Здесь — ничего нового.

Что характерно для подавляющего числа обших определений — смысл термина “адаптация” передается через слово “приспособление”, что не делает сам термин более понятным и строго научным, объясняющим суть явления. В этом случае необходимо определить, что значит тогда слово “приспособление”.

Приспособление организма, популяции или сообщества к определенным условиям внешней среды — процесс оптимизации необходимых и достаточных, энергетических и материальных (вещественных) затрат, обеспечивающих благополучную и конкурентоспособную жизнедеятельность особей, популяций, сообществ, процветание вида с наименьшими затратами внутренних ресурсов в данных условиях среды.

Но, кроме того, значительная часть адаптаций, касающихся в первую очередь особи, направлена на сохранение ею гомеостаза. Для таких случаев адаптацию можно определить таким образом.

Адаптация — биологическое явление (процесс), смысл которого заключается в сохранении комплекса видоспецифичных, “ключевых”, стабильных параметров гомеостаза живой системы в

¹¹Комментарий наш.

¹²Комментарий наш.

¹³Комментарий наш.

различных условиях среды с помощью видоспецифичного набора биохимических, физиологических и/или поведенческих приемов регуляции с целью обеспечения благополучной и конкурентоспособной жизнедеятельности особей, популяций, сообществ, процветания вида.

Индивидуальная адаптация – реакция индивидуального животного – направленная а) на реализацию актов жизнеобеспечения его как самостоятельной особи, на выполнение им всех необходимых физиологических и экологических функций в популяции и биоценозе в данных или меняющихся условиях среды с наименьшими возможными для данных условий (оптимальными) энергетическими затратами (Черлин, 2015), б) на безусловное сохранение в любых условиях внешней среды основных параметров гомеостаза (Черлин, 2015) и в) на получение животным конкурентных преимуществ перед другими особями.

Приемы адаптации – группоспецифичные и видоспецифичные приемы биохимической, физиологической и/или поведенческой регуляции (видоспецифичные регуляторные реакции), позволяющие сохранять в разных условиях среды неизменность, стабильность параметров гомеостаза живой системы.

Границы адаптивных возможностей: а) границы параметров внешней среды, в рамках которых видоспецифичные приемы адаптации способны сохранять неизменным видоспецифичный комплекс показателей гомеостаза; б) границы значений показателей гомеостаза, которые способны удерживать живые организмы с помощью видоспецифичного набора регуляторных реакций (приемов адаптации) в разных условиях среды.

Адаптированное состояние особи – это такое равновесное, устойчивое, более или менее оптимизированное, динамическое (способное возвращать устойчивость при изменении условий в определенных границах) состояние, при котором отдельное, индивидуальное животное может обеспечить выживание себя как самостоятельной особи с наименьшими возможными для данных условий (оптимальными) энергетическими затратами.

Здесь имеет смысл ввести понятие, которое, на наш взгляд, должно было бы стать важным при рассмотрении вопросов эволюции и адаптаций. Это понятие – “генеральная эндогенная логика эволюционного развития”.

Итак, генеральная эндогенная логика эволюционного развития (или короче – “генеральная логика развития”) – направленность эволюционного развития групп, которая определяется основными эндогенными канализирующими силами, действующими в рамках низших, относительно данной группы, уровней организации жизни или общесистемных требований. Генеральные

эндогенные логики эволюционного развития определяются, в основном, свойствами, закономерностями существования и развития эндогенных структур, составляющих нижний уровень организации жизни (эргомов и др.), и этим, в свою очередь, определяют “стратегические” направления развития групп более высокого порядка, являясь канализирующей силой этого развития.

Так, например, генеральной логикой развития линии эктотермных позвоночных (рыбы → амфибии → рептилии) является направленность на все большую стабилизацию высокой температуры тела (связанную, как мы помним, прежде всего с энергетической оптимизацией работы эргомов) и энергетическую оптимизацию деятельности всех морфологических структур, физиологических процессов и поведенческих систем. Эта генеральная логика ориентирована на наиболее энергетически экономное получение, ассимиляцию, использование и расходование внешнего тепла. Эта логика канализирует выход предков рептилий из воды на сушу и морфофизиологический процесс рептилизации (Черлин, 2017).

Генеральной логикой эволюционного развития линий эндотермных позвоночных (птиц и млекопитающих) является направленность на оптимизацию всех морфологических структур, физиологических процессов и поведенческих систем, ориентированная на наиболее энергетически экономное использование произведенного эндогенным путем тепла для улучшения энергообеспеченности и качества активности, скорости реакции, выносливости, а в целом – для усиления экологической конкурентоспособности. Эта логика канализирует, например, процесс маммализации.

Одни генеральные логики эндогенного развития на разных этапах могут существовать параллельно с другими, и иногда одни могут довлеть над другими. Так, в процессе рептилизации стремление к энергетической экономичности стало важнее, чем экологические преимущества. Дело здесь, вероятно, в том, что важнейшим ограничивающим фактором в новом качестве становился прежде всего уровень энергообеспеченности организма, а существующий уровень морфофизиологического устройства с большим трудом позволял бы обеспечить пищей и энергией более энергозатратную систему.

Кроме этого, энергетическая экономичность системы, которая по логике должна была бы иметь особую селективную ценность, в ряде случаев может “проигрывать” другим потребностям. Так, при развитии эндотермии, например, в процессе маммализации, у эндотермных животных необходимость реализации принципа стабилизации высокой температуры тела привела к ее постоянной (круглосуточной) стабилизации, что

значительно увеличило “непроизводительные” затраты энергии. Хотя, конечно, эти затраты не совсем “непроизводительные”, так как и в покое, и во сне у животных происходят важные физиологические процессы, требующие высоких температур. Так или иначе, но генеральная логика необходимости реализации принципа стабилизации высокой температуры в эволюции позвоночных в данном случае довлеет над энергетической экономичностью системы, поскольку новый, прошедший ароморфные изменения уровень морфофизиологической организации уже мог обеспечить высокую активность и в теплом, и в холодном климате, принципиально улучшить ее качество (интенсивность, выносливость, и т.п.) и экологическую конкурентоспособность. Другими словами, в данном случае генеральная логика энергетической экономичности “проиграла” в силе воздействия на эволюционный процесс экологической конкурентоспособности.

Генеральная эндогенная логика эволюционного развития проявляется, в основном, при рассмотрении эволюции ряда последовательных групп (родов, семейств, отрядов и выше). При чем, чем выше таксономический уровень групп, тем отчетливее эта логика может проявляться. И здесь важно понимать, что сама она чаще всего является не внешней адаптивно направленной силой, сформировавшейся под действием адаптации, а эндогенным, облигатным свойством “строительного материала” системы. Ведь даже улучшение качества активности — это, скорее, необходимость реализации внутреннего системного свойства.

Вот теперь можно более определенно говорить о закономерностях, связанных с динамикой взаимоотношений организмов с внешней средой.

Объекты эволюции — сложные физиологические функции на уровне организма; организм как целая функциональная система, взаимодействующая с внешней средой.

Направленность эволюционного процесса на уровне организма — адаптации живых организмов с наборами морфофизиологических свойств, полученных в результате эндогенного таксоногенеза, к условиям внешней среды.

Движущие силы эволюционного процесса на этом уровне: 1) принцип энергетической оптимизации деятельности внутренних структур на уровне организма, 2) оптимизация деятельности организма в различных условиях внешней среды.

Противоречия, лежащие в основе движущих сил на уровне организма лежат в двух плоскостях: 1) противоречие, с одной стороны, между теми условиями, в которых сложные функции организма могут быть максимально эффективными и энергетически экономичными, а с другой — условиями, в которых они реально работают; 2) про-

тиворечие между потенциальным состоянием морфофункциональной системы организма, максимально адекватным, экономичным и конкурентоспособным в данных условиях внешней среды, и тем состоянием, в котором оно находится в данный момент. Путь разрешения этого противоречия такой же, что и в случае с уровнем эргомов, только энергетическая эффективность и экономичность перестроек, морфофизиологических и поведенческих систем оценивается здесь именно на уровне целого организма.

Эволюционными механизмами, обеспечивающими усиление адаптированности, являются наследственность, изменчивость и отбор. Причем индивидуальный отбор отражается на генетической структуре популяции.

Основные селективные факторы на этом уровне организации для позвоночных — это улучшение качества активности, то есть интенсификация активности, получение возможности вести интенсивную активность продолжительное время, “включать” ее быстро и безынерционно.

Последствием эволюционного процесса на уровне организма является появление групп организмов, в большей или меньшей степени обладающих новыми качествами морфофизиологической организации, хорошо адаптированных к конкретным условиям внешней среды. Другими словами, появляются группы организмов с характерными признаками низких таксонов. Этот процесс мы уже упоминали в нашей статье, и мы называли его экогенезом. Таким образом, по нашему мнению, на уровне организма ведущим является эволюционный процесс, идущий по принципу экогенеза, хотя в нем безусловно имеются составные элементы и эндогенного таксоногенеза.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ НА УРОВНЕ СООБЩЕСТВ

Процессы, происходящие в сообществах и ценозах, также влияют на процесс эволюции. Популяции являются важнейшим звеном в эволюционных преобразованиях. Именно отбор на уровне популяций меняет генетическую норму представителей вида, является механизмом адаптивных перестроек их организма, а в дальнейшем, возможно, может стать причиной появления новых видов и, как считают многие ученые, может привести к формированию надвидовой таксономической структуры. Комплекс надвидовых таксонов, по мнению других ученых, формируется во взаимодействии разных популяций и таксонов как одного вида, так и всех видов, составляющих определенные сообщества, ценозы (Наумов, 1972; Черных, 1986, и др.).

Но от обсуждения закономерностей эволюционного процесса на уровне ценозов мы постара-

емся воздержаться, поскольку данная область не лежала в круге интересов наших исследований, и мы намного меньше о ней знаем.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ О ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

“Механика” эволюционного процесса

Наследственность, изменчивость, отбор, изоляция, и другие функциональные элементы эволюции являются не факторами, не движущими силами эволюции, а лишь частями ее механизма. Этот классический дарвиновский механизм, образно говоря, как мотор автомобиля: он потенциально может обеспечить только движение как таковое. Однако для полноценного функционирования автомобиля одной возможности двигаться еще очень мало.

Чтобы мотор мог работать, ему необходимо топливо. Этим топливом, источником силы для мотора и движения автомобиля, то есть для процесса эволюции, является главное эволюционное противоречие. Мы считаем, что главным противоречием, заложенным в основу жизни и являющимся причиной ее дальнейшего эволюционного развития, выступает противоречие, между, с одной стороны, гомеостатическими характеристиками и потребностями внутренней системы организма, при которых эта система могла бы работать энергетически оптимально и экономично, а с другой стороны — неоптимальными условиями, в которых эта живая система фактически вынуждена работать в реальных условиях.

На важнейшем уровне элементарных структурных единиц жизни — эргомов — это противоречие заключается в том, что эргомы, по крайней мере в организмах позвоночных, реально вынуждены работать в условиях, отличающихся от тех, в которых их функционирование оказывается наиболее энергетически экономичным, эффективным, оптимальным и устойчивым.

Разрешение этого противоречия, а точнее, нескончаемый процесс его “сглаживания”, может идти по двум направлениям:

1) произвести внутренние изменения “живого”, функционирующего “строительного материала” жизни: формирование сложных функциональных комплексов (перегруппировка “ансамблей” эргомов, физиологических систем органов, усложнение поведенческих реакций в ответ на внешние воздействия и т.п.), которые на компромиссной основе за счет общего усложнения системы и ее реагирования на наличие и качество данного противоречия улучшают энергетические условия работы эргомов, максимально возможно приближают их к оптимальным, делают функционирование эргомов энергетически более эффективным (Рюмин, 1940; Черлин, 1990, 2012, и др.).

Так, за счет изменений внутренней структуры и функционирования живой системы реализуется в эволюции направленность на усложнение организации живых организмов. А развитие определенных способов энергетической оптимизации функций и систем, обусловленное базовой организацией и свойствами эволюционирующей системы, определяет направленность, канализованность эволюционного процесса. Именно такой путь эволюционных изменений продемонстрировал А.М. Уголев, изучая эволюцию пищеварительной системы (Уголев, 1983, 1985);

2) произвести изменения во внешней среде: за счет поведенческих, физиологических и других регуляторных реакций произвести изменение пространственно-временной структуры активности, которая в новом варианте “перемещает” животных в то место и в то время, где и когда они могут наиболее энергетически дешевыми способами удерживать характеристики внутренней среды организма, характеристики гомеостаза, в максимально возможных энергетически оптимальных границах; другими словами, это и есть тот процесс, который называется “адаптация” (см. выше).

Движущие силы эволюции как таковые в классическом варианте дарвинизма и в современной концепции эволюционной теории на самом деле оказываются скрытыми. Единственной (при таком способе рассмотрения) реальной движущей силой остается адаптация к среде как “вещь в себе”, как “стремление к совершенству” Жана-Батиста Ламарка — плохо определяемая, абсолютная, априорно принимаемая аксиома, безусловная потребность всего живого.

В действительности же, на наш взгляд, основные движущие силы эволюции кроются, прежде всего, в самой организации жизни, они — ее неотъемлемый атрибут, так же как эволюция — атрибут, свойство, форма существования жизни. Основные движущие силы эволюции проявляются в энергетической оптимизации работы живых систем на всех уровнях их организации, начиная с самого элементарного и важнейшего — с эргомов. На базе этого процесса происходит адаптация, “подгонка” структуры и функций живых существ к конкретным условиям среды, чтобы, с одной стороны, сэкономить энергетические расходы, с другой — обеспечить себе жизненное пространство, еду, безопасность, достаточное воспроизводство, усиление выживаемости и конкурентоспособности.

Итак, наша машина тронулась с места. Но куда? Механизм, запустивший движение машины, сам по себе не способен определять необходимый маршрут и осуществлять движение по нему, то есть приводить к определенному результату: в данном случае — к направленному усложнению морфофизиологической структуры организмов, к

канализированному ее развитию по ряду вполне определенных направлений, к огромному многообразию проявлений жизни, которое мы наблюдаем в природе, не может обеспечить и развития той разветвленной, многоуровневой надвидовой, структуры, состоящей из дискретных элементов, которая представлена в филогенетической схеме. Другими словами, для движения с какой-то целью и по какому-то определенному маршруту нужно к этому механизму что-то важное добавить.

Основное стратегическое направление движения автомобиля определяет мелкомасштабная карта (генеральная логика эволюционного развития, детерминируемая процессом эндогенного таксоногенеза). На этой карте проложен маршрут, который указан генеральной логикой эволюционного развития.

Но карта очень общая. А в реалии на местности множество мелких и не очень препятствий: дороги, тропинки и проезды, ямы, камни, обрывы и колдобины, холмы, склоны и болота, которые на карте не отмечены и которые машине нужно объезжать. Это движение, приспособленное и скорректированное на конкретной местности, должен контролировать шофер — аналог процесса адаптации и экогенеза, действующего в форме отбора как некоей творческой и координирующей силы.

В результате возможность для машины успешно двигаться в нужном направлении обеспечивает большой комплекс различных механизмов, структур, условий, закономерностей. Только весь комплекс целиком!

Методологические замечания при изучении процесса эволюции

Как ни странно для нас самих, предлагаемое нами понимание процесса эволюции оказалось несколько сходно по форме с взглядами Ж. Б. Ламарка (Ламарк, 1935; Lamarck, 1809), который понимал эволюцию как совокупность двух независимых процессов: 1) градации — развитие от простого к сложному под воздействием стремления к совершенству как внутреннему свойству живого; и 2) изменения под воздействием внешней среды, приводящего к созданию разнообразия на каждой ступени развития. “Стремление к совершенству” он понимал, как малообъяснимое неотъемлемое свойство живого, а “изменения под воздействием внешней среды” — адаптацию — как индивидуальные изменения под воздействием упражнения и неупражнения органов и передачу приобретенных таким образом признаков по наследству.

В структуре схемы эволюции, представленной Ламарком, важно обратить внимание на главные

ее составляющие: а) генеральная идея, определяющая направленность процесса, и б) механизм реализации этой идеи. У большинства материалистически настроенных ученых, которые преобладают в современном материалистическом мире, даже упоминание об идее при рассмотрении различных процессов в материальном мире вызывало и вызывает ответ в виде брезгливости, отвращения, высокомерной насмешки. Но, думается, здесь не все так просто! Взаимоотношение идеи и механизма ее реализации, на наш взгляд, — вполне продуктивный вариант современного рассмотрения соотношения процессов в таком сложном природном явлении, как эволюционное развитие. И идея в данном случае выступает не как некий “потусторонний”, “мистический”, или теологический феномен, не заслуживающий поэтому серьезного внимания, а как вполне материалистическое понятие, как выражение материалистически обоснованной закономерности.

В нашем случае в качестве идеи выступает генеральная эндогенная логика эволюционного развития, которая описывается вполне научно обоснованной закономерностью — направленностью на энергетическую оптимизацию деятельности живой системы. А сам процесс морфофизиологической эволюции, материальных перестроек системы — это механизм реализации идеи, основанный, с одной стороны, на внутренних свойствах “строительного материала” живой системы, а, с другой — на взаимодействии получающихся новых живых систем с окружающей средой (адаптацией). И эта реализация может идти по множеству путей, демонстрируя много возможных вариантов эволюционного развития, много эволюционных ветвей. Таким образом, идея, или генеральная логика эволюционного морфофизиологического развития какой-либо группы животных — сформулированное выражение вполне материальных форм влияния, базирующегося на закономерностях функционирования ниже лежащих уровней организации жизни и прежде всего самого нижнего — эргомов.

Именно в рамках такого рассмотрения проблемы, механизмы обоих описанных нами эволюционных процессов — экогенеза и эндогенного таксоногенеза — можно представить в свете нашего современного понимания эволюции.

Так, ламарковскую градацию можно понимать как развитие от простого к сложному под воздействием определенной генеральной эндогенной логики развития, замещающей плохо определяемое понятие “стремление к совершенству”. Эта генеральная эндогенная логика эволюционного развития — не аморфный, чисто теоретический, малопонятный феномен, а вполне объяснимая, научно обоснованная закономерность — энергетиче-

ческая оптимизация деятельности системы на всех уровнях организации живого.

“Изменение под воздействием внешней среды” трансформируется в современном понимании в процесс адаптации, происходящий на организменном и популяционном уровнях под действием естественного отбора и закрепляемый в популяциях при помощи наследственности.

Тогда ламарковская модель, точнее, ее принципиальная, “философски” общая схема, приобретает вполне реалистическое и современное звучание, перестает конфликтовать с современным пониманием процесса. Старая ламарковская общая схема при этом наполняется современным содержанием.

Принципы и путь эволюции животных

Генеральная логика развития в рамках системы жизни — энергетическая оптимизация жизнедеятельности сложной функциональной системы жизни. Она реализуется в разных направлениях, разными способами. Один из главных кардинальных путей этой реализации — усложнение поведения, то есть формирование как можно более сложного, дифференцированного, тонкого и оперативного варианта реагирования на воздействия внешней среды. Это один из наиболее энергетически дешевых вариантов ответа, адаптации живой системы (организма) к внешним условиям. Решается эта задача, так или иначе, благодаря усложнению структуры и функций нервной системы.

Примерно около 3 млрд лет назад на Земле жили только беспозвоночные животные. Они были невероятно разнообразны по своему происхождению, строению и организации. Скорее всего, реализация генеральной логики развития у беспозвоночных шла весьма разнообразными, порой абсолютно непохожими друг на друга путями. Достаточно упомянуть лишь два кардинальных пути. Один из них — объединение большого количества отдельных общественных насекомых в единое общество, в некий “коллективный разум” общественных насекомых (например, муравейник). При этом каждая отдельная особь способна решать лишь весьма ограниченный круг довольно простых задач, а масса муравьев из муравейника (точнее, целый муравейник, выступающий в роли самостоятельной особи) может коллективными действиями решать весьма сложные задачи. Другой вариант — высокая концентрация отдельных ганглиев в единую окологлоточную дифференцированную массу (мозг), заключенную в хрящевую капсулу, и распределение ганглиев по нервной системе — у головоногих моллюсков. При этом, например, отдельная особь осьминога способна решать задачи, порой превосходящие по сложно-

сти такие задачи, которые в отдельных случаях не всегда могут решить даже такие высокоорганизованные млекопитающие, как крысы.

Это было отражением колоссального многообразия путей, по которым шла реализация, “материализация” общей генеральной логики развития. Другими словами, каждое большое направление развития, скорее всего, являлось “материализацией” какой-то своей более частной эндогенной логики развития.

В протерозое, около 2.7 млрд лет назад, на Земле появились первые хордовые животные.

К сожалению, никаких биохимических исследований на различных беспозвоночных и наиболее примитивных хордовых, которые дали бы возможность сравнить некоторые их характеристики, нам не известно. Судя по нашим представлениям, на уровне биохимии даже у первых хордовых можно было бы ожидать комплекс каких-то биохимических характеристик, которые при дальнейшем развитии могли бы, хотя бы теоретически, обеспечить им возможность для усиления активности, или развития других свойств и преимуществ, которые потенциально могли бы быть полезны как преадаптации на пути их усовершенствования в рамках определенного эволюционного пути, определяемого частной логикой эндогенного развития для хордовых. Другими словами, знай мы определенные биохимические характеристики примитивных хордовых, мы могли бы предположительно описать эндогенную логику эволюционного развития хордовых. И это было бы не чисто теоретическое предположение, а вариант описания последовательных трансформаций, базирующийся на уже известных аналогичных вариантах, описанных при развитии позвоночных животных.

Если бы это было так, то первые же морфологические и физиологические ароморфозы хордовых — начало развития внутреннего скелета, появление нервной трубки и органов дыхания внутри тела — четко уложились бы в генеральную логику развития, продиктованную указанной выше основной логикой развития хордовых. На настоящий момент, это — всего лишь теоретически обоснованная гипотеза.

В палеозое, примерно 500 млн лет назад, на Земле появились первые позвоночные животные.

Помимо реализации генеральной эндогенной логики развития — стабилизации высокой температуры тела, одно из направлений частной логики развития для позвоночных — усложнение, совершенствование поведенческих регуляторных и адаптивных реакций как наиболее эффективного, тонкого, разнообразного и энергетически дешевого пути адаптации к условиям внешней среды. Различные пути решения этой задачи в разных линиях позвоночных на морфофизиологическом уровне

идут в рамках общей логики – концентрация, увеличение массы, дифференциация и защита нервной системы.

Таким образом, способ реализации генеральной логики в конкретных материальных рамках – принцип стабилизации высокой температуры в эволюции позвоночных. Один из ключевых ароморфозов, мобилизующий комплекс событий, направленных на реализацию принципа стабилизации, – резкое повышение уровня сопряженного и несопряженного митохондриального окисления. Конкретная форма реализации принципа стабилизации – морфофизиологическая эволюция, производящая, с одной стороны, “координацию” внутренних систем жизнеобеспечения при новых “вводных” – в условиях повышенного митохондриального дыхания и повышенной температуры тела, с другой стороны – адаптацию, “тонкую подгонку” новой сформировавшейся системы организма (вида) к условиям внешней среды, для обеспечения энергетической эффективности и конкурентоспособности.

Морфофизиологическая эволюция в системе эволюционного процесса

То, что мы называем морфофизиологической эволюцией, на самом деле напоминает лишь крохотную головку на тонкой шее, принадлежащую какому-нибудь доисторическому, неизвестному и непонятному морскому гиганту. Эту головку мы могли бы увидеть над поверхностью воды, как мутную фотографию лохнесского чудовища, хотя огромное тело этого существа скрыто от нас толщей воды. В этом гигантском организме происходит бесчисленное множество различных процессов, которые нам неизвестны. Попытки свести всю сложнейшую жизнедеятельность этого гиганта к какому-то одному, более или менее единообразному процессу – безумие! При этом, применив здесь слово “безумие”, мы ни в коем случае не хотели никого обидеть. Это лишь образное выражение для “неоправданности”. Мы с глубочайшим уважением относимся ко всем, кто старается вникнуть в эту сложнейшую область знаний, но вызываем к научному благоразумию.

В этом огромном “организме” – в морфофизиологической эволюции – сосуществуют, параллельно функционируют много процессов, порой противоположно направленных. Это нормально. По большому счету как раз это и есть то, что позволяет существовать динамической системе, жить, обеспечивать ее устойчивость и реагирование, ее развитие. А если это так, то нет никакого смысла противопоставлять эти процессы друг другу в обсуждениях того, какой процесс в эволюции является истинным, а какой – ошибка, непонимание исследователей и т.п.

С этой точки зрения, на наш взгляд, в реальной жизни нет никакого противопоставления дарвинизма и разных вариантов развития: ортогенеза, арогенеза, номогенеза, генетических закономерностей, сальтационизма и других процессов, происходящих в биоте. Все они реально существуют и сосуществуют (Попов, 2005), взаимодействуют, помогают и противодействуют друг другу. И все вместе они составляют тот сложнейший, единый, комплексный “ансамбль”, который можно назвать словами, вызывающими “священный трепет” у специалистов – “жизнь” и “эволюция”. А этот трепет появляется потому, что он сродни ощущению, возникающему при соприкосновении нашего достаточно ограниченного ума с такими непостижимыми и даже пугающими своими неосмысляемыми масштабами понятиями, как “бесконечность”, “вечность”, “вселенная”, как философские категории “смерть” и “любовь” ...

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ход эволюционного процесса у позвоночных животных, на наш взгляд, может рассматриваться как двуединый процесс.

Значительная часть эволюционного развития позвоночных животных определяется в первую очередь специфическими внутренними свойствами и закономерностями “строительного материала” феномена жизни, действующими, прежде всего, на самом элементарном уровне его функциональной организации – на уровне эргомов. Именно на этом уровне проявляются ключевые ароморфозы, приводящие к бурному морфофизиологическому развитию по определенным направлениям у позвоночных животных, к канализированному, ортогенетическому развитию морфофизиологической организации.

Главной организующей и канализирующей силой эволюционного процесса в каждом направлении развития является своя специфическая генеральная эндогенная логика развития. Она появляется после какой-либо ароморфной перестройки на нижнем уровне организации, детерминируется свойствами этого нижнего уровня и развивается как материальное выражение направленности на энергетическую оптимизацию жизнедеятельности живой системы с новыми базовыми характеристиками. Таким образом, генеральная эндогенная логика эволюционного развития определяет “стратегические” направления развития групп.

Так, мутации, приводящие к резкому увеличению количества митохондрий и площади их внутренних мембран, числа эритроцитов, и т.п., приводят к мощным скачкам в интенсивности сопряженного и несопряженного окисления (Черлин,

2017). Далее, энергетическая оптимизация деятельности эргомов (и ее частный случай — необходимость повышения температуры тела) приводят к канализированному, ортогенетическому развитию морфофизиологической организации, направленной на реализацию этих закономерностей. Это развитие от общего к частному происходит более или менее направлено. Вследствие этого появляются группы, обладающие набором общих признаков, присущих прежде всего высоким таксонам — типам, классам, отрядам, возможно семействам.

Это процесс эндогенного таксоногенеза. Так, по-видимому, протекает макроэволюция.

Получившиеся в результате первого процесса группы животных обладают некоторым набором общих свойств, но в своем происхождении они не были связаны с адаптациями к условиям внешней среды. Таким образом, параллельно с первым процессом, идет и второй — адаптации таких новых групп к условиям среды. Происходит их дифференциация. Это развитие от частного к общему приводит к появлению видов, родов, и возможно — семейств.

Это процесс экогенеза. Очевидно, так протекает микроэволюция.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г. и др.* Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб.: ЗИН РАН, 2004. 232 с.
- Афанасьев Б.Г.* Мир живого: системность, эволюция и управление. М.: Изд. полит. лит-ры, 1986. 334 с.
- Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.
- Большая советская энциклопедия. М.: Сов. энциклопедия, 1969—1978.
- Виноградов И.С., Виноградова-Жукова Н.А.* Двухэтапность филогенеза покрытосеменных // Цветковые растения. Орджоникидзе: СОГУ, 1978. С. 3—30.
- Воронцов Н.Н.* Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д.И. Менделеева. 1980. Т. 25. № 3. С. 293—312.
- Гаак В.* Происхождение животного мира. СПб: Просвещение, 1900. 634 с.
- Давиташвили Л.Ш.* История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 575 с.
- Даревский И.С.* Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука, 1967. 214 с.
- Дедю И.И.* Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. ред. Молд. сов. энциклопедии, 1989. 406 с.
- Дудка И.А., Вассер С.П., Голубинский И.Н.* Словарь ботанических терминов. Киев: Наукова думка, 1984. 307 с.
- Егоров Ю.Е.* Механизмы дивергенции. М.: Наука, 1983. 176 с.
- Ефимова В.А.* Трехэтапность филогенеза // IX Московское совещание по филогении растений. М., 1996. С. 50—52.
- Ефимова В.А.* Изменение представлений об осуществлении филогенеза // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века / Мат. Всерос. конф. (Петрозаводск, 22—27 сентября 2008 г.). С. 99—100. Часть 3: Молекулярная систематика и биосистематика. Флора и систематика высших растений и флористика. Палеоботаника. Культурные и сорные растения. Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия. Охрана растительного мира. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 419 с.
- Завадский К.М.* Учение о виде. Л.: Изд. АН СССР, 1961. 415 с.
- Заварзин А.А.* Труды по теории параллелизма и эволюционная динамика тканей. Л.: Наука, 1986. 194 с.
- Иванов К.П.* Мышечная система и химическая терморегуляция. М.-Л.: Наука, 1965. 127 с.
- Иванов К.П.* Биоэнергетика и температурный гомеостазис. Л.: Наука, 1972. 172 с.
- Капра Ф.* Паутина жизни. Новое научное понимание живых систем. Киев; М.: София, 2003. 336 с.
- Картель Н.А., Макеева Е.Н., Мезенко А.М.* Генетика. Энциклопедический словарь. Минск: Белорусская наука, 2011. 992 с.
- Краткий толковый психолого-психиатрический словарь / Ред. К. Игишев. М.: Гнозис, 2008. 416 с.
- Кузнецов В.В.* Изменчивость в группе молодых животных (на примере сивов) // Некоторые проблемы истории эволюции. М.: Изд-во II Моск. мед. ин-та, 1973. С. 41—47.
- Ламарк Ж.-Б.* Философия биологии. М.-Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1935. Т. 1. 330 с.
- Любичев А.А.* Проблемы систематики // Проблемы эволюции. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1968. С. 7—29.
- Любичев А.А.* О критериях реальности в таксономии // Информационные вопросы семиотики, лингвистики и автоматического перевода. М.: ВИНТИ, 1971а. Вып. 1. С. 67—81.
- Любичев А.А.* Рец. на ст. Кронквист А. Об отношении таксономии и эволюции / Современные проблемы генетики и цитологии. 1971б. Вып. 6. С. 57—68.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.

- Матурана У.Р., Варела Ф.Х.* Древо познания. Биологические корни человеческого познания. М.: Прогресс-Традиция, 2001. 224 с.
- Мейен С.В.* Проблема направленности эволюции // Проблемы теории эволюции. Итоги науки и техники. Серия: Зоология позвоночных. Т. 7. М.: ВИНТИ, 1975. С. 66–119.
- Наумов Н.П.* Проблемы и задачи популяционной биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 322–331.
- Николаев Л.А.* Основы физической химии биологических процессов. М.: Высшая школа, 1971. 240 с.
- Одум Ю.* Экология. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.
- Паавер К.Л.* Проблемы целостного изучения процесса эволюции // Микро- и макроэволюция / Мат. симп. “Микро- и макроэволюция”, Кяэрику, 2–5 сентября 1980 г. Тарту, 1980. С. 32–36.
- Палеонтология и палеоэкология. Словарь. М.: Недра, 1995. 494 с.
- Попов И.Ю.* Ортогенез против дарвинизма историко-научный анализ концепций направленной эволюции. СПб: Изд. СПбГУ, 2005. 204 с.
- Раманд Ф.* Основы прикладной экологии: воздействие человека на биосферу / Ред. Л. Т. Матвеев. Л.: Гидрометеиздат. 1981. 543 с.
- Раутиан А.С.* О природе генотипа и наследственности // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54. № 2. С. 131–167.
- Раутиан А.С.* Букет законов эволюции // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК, 2006. С. 20–38.
- Розен Р.* Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. 215 с.
- Рюмин А.В.* Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // Успехи соврем. биол. 1940. Т. 12. № 3. С. 504–515.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Северцов А.С.* Теория эволюции. М.: Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. 380 с.
- Слоним А.Д.* Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.: Изд. АН СССР, 1952. 327 с.
- Старобогатов Я.И.* Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Серия: Общ. геол. Вып. 20. М.: ВИНТИ, 1985. 92 с.
- Термины и определения, используемые в селекции, генетике и воспроизводстве сельскохозяйственных животных. М.: ВНИИплем, 1996. 306 с.
- Уголев А.М.* Функциональная эволюция и гипотеза функциональных блоков // Журн. эвол. биохим. физиол. 1983. Т. 19. №4. С. 390–399.
- Уголев А.М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука, 1985. 544 с.
- Ушаков Д.Н.* Толковый словарь современного русского языка. М.: Аделант, 2013. 800 с.
- Хлебосолов Е.И.* Лекции по теории эволюции. М.: УЦ “Перспектива”, 2004. 264 с.
- Черлин В.А.* Интенсивность окисления митохондрий печени разных классов позвоночных животных при различных температурах // Тез. науч. сообще-ний IV съезда физиологов Узбекистана. Ташкент, 9–11 ноября 1988. Ташкент, 1988. С. 140–141.
- Черлин В.А.* Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биол. 1990. Т. 109. № 3. С. 440–452.
- Черлин В.А.* Организация процесса жизни как системы. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”, 2012. 124 с.
- Черлин В.А.* Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 с.
- Черлин В.А.* Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экологии. 2015. Т. 4. № 1. С. 17–76.
- Черлин В.А.* Современный взгляд на термобиологию с позиции изучения рептилий // Биосфера. 2016. Т. 8. № 1. С. 47–67.
- Черлин В.А.* Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биол. 2017. Т. 137. № 5. С. 479–497.
- Черлин В.А.* Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. Часть 1. Эволюция, связанная с высокой температурой тела // Успехи соврем. биол. 2021. Т. 141. № 1. С. 78–104.
- Черлин В.А., Леонтьева О.А., Червяцова О.Я.* Александр Владимирович Рюмин – забытый биолог // Принципы экологии. 2016. Т. 5. № 4. С. 39–76.
- Черных В.В.* Проблема целостности высших таксонов. М.: Наука, 1986. 143 с.
- Шапошников Г.Х.* Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора (экспериментальное исследование) // Энтомол. обозрение. 1961. Т. 40. №4. С. 739–762.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шишкин М.А.* Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра, 1988. С. 142–169.
- Энциклопедический словарь по психологии и педагогике [Электронный ресурс]. 2013. (http://psychology_pedagogy.academic.ru/).
- de Beer G.R.* Embryos and ancestors. Oxford: Clarendon press, 1958. 197 p.
- Detto C.* Die Theorie der directen Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs und Deszendenzproblem. Jena: G. Fischer, 1904. 214 S.
- Eimer T.G.G.* Die Entstehung der Arten auf Grand von verebten erworbenen Eigenschaften nach den Gesrztzen Organischen Wachsen. Teil. 2. Leipzig: W. Engelmann, 1897. VI+XVI+513 S.
- Haake W.* Gestalt und Vererbung. Eine Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig: T.O. Weigel Nachfolger, 1893. 337 S.
- Lamarck J.B.P.A.* Philosophie Zoologique. Paris: Dentu, 1809. 429 S.
- Lull R.S.* Organic Evolution. N.Y.: MacMillan, 1936. 743 p.
- Skandalis D. A., Dobell C. D., Shaw J. C., Tattersall G. J.* Hydrogen sulfide exposure reduces thermal set point in zebrafish // R. Soc. Open Sci. 2020. V. 7 (11).

P. 200416.
<https://doi.org/10.1101/2020.02.06.935957>

Schweitzer M.H., Marshall C.L. A Molecular model for the evolution of endothermy in the theropod-bird lineage // *J. Experim. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*. 2001. V. 291. P. 317–338.

The Hypothesis on Mechanisms of the Evolutionary Process and Its Canalization on the Example of Vertebrate Animals. Part 2. Some Mechanisms of the Evolutionary Process in Vertebrates

V. A. Cherlin*

Dagestan State University, Makhachkala, Russia

**e-mail: cherlin51@mail.ru*

This is the second article of two on the evolutionary mechanisms in vertebrates. It illustrates important patterns that confirm that a significant part of the evolutionary development in vertebrates is determined primarily by the internal properties and patterns of the “building material” of the life phenomenon, operating at different levels of its functional organization, starting with the most elementary – from ergomes. Evolution in vertebrates is seen as a two-pronged process: 1) energy optimization, first of all, at the deepest level of organization of life – at the level of ergomes, leading to the canalized, orthogenetic development of morphology-physiological organization and the appearance of signs inherent primarily to high taxa (development from general to particular, macroevolution); 2) adaptation to the environmental conditions of the groups resulting from the first process, differentiating to species and genera (development from particular to general, microevolution).

Keywords: vertebrate animals, internal and external driving forces of the evolutionary process, canalization of evolution, evolutionary mechanisms