

УДК 575.854:577.121:591.41:597/599

КАЧЕСТВО АКТИВНОСТИ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

© 2025 г. В. А. Черлин

Дагестанский государственный университет, Махачкала, Дагестан, Россия

e-mail: cherlin51@mail.ru

Поступила в редакцию 06.12.2024 г.

После доработки 11.01.2025 г.

Принята к публикации 11.01.2025 г.

Предлагается введение новой, важной в процессе эволюции позвоночных характеристики – качество активности. Это комплекс свойств, описывающий прежде всего двигательную активность животных и проявляющийся в энергообеспеченности активности и работы нервной системы (причем на всех уровнях – от окисления в митохондриях до основного обмена всего организма), в скорости, в скоординированности и точности движений, в оптимизации целенаправленного, целесообразного поведения за счет деятельности центральной нервной системы (ЦНС), в выносливости и других свойствах, которые дают животным конкурентные и селективные преимущества, создают предпосылки их экологического и эволюционного успеха. Качество активности – характеристика, важная прежде всего для позвоночных. Она опосредованно включает в себя эволюционные признаки множества внутренних увязанных функциональных систем организма – опорно-двигательного аппарата, энергетической системы от молекулярного до экологического уровней, циркуляторной и респираторной систем, ЦНС, поведенческих проявлений. Эта характеристика является интегральной, ответственной за взаимосвязь жизнедеятельности организма с внешней средой, за его адаптации и за взаимодействие с ценозами разных уровней. Таким образом, качество активности – ключевая характеристика, ось, вокруг которой формируется эволюция комплекса позвоночных. Улучшение качества активности – важнейшее направление в эволюции позвоночных. Оно является основой, направленностью естественного отбора в этой группе животных, обеспечивая совершенствование всех остальных функционально увязанных внутренних систем организма. Эта важнейшая характеристика требует дальнейшего изучения и разработки.

Ключевые слова: позвоночные, двигательная активность, энергообеспеченность активности, эволюция качества активности

DOI: 10.31857/S0042132425020043, **EDN:** GDFXGT

ВВЕДЕНИЕ

У каждой группы животных имеется свой, характерный именно для нее преобладающий тип взаимоотношений с окружающей средой. Он основан на множестве внутренних свойств данной группы – их анатомии, биохимии, физиологии, поведении и прочих характеристиках.

У беспозвоночных имеется огромное разнообразие во всех этих внутренних свойствах, и они бесконечно отличаются по поведению, формам подвижности и активности. Здесь безусловно важен тип прямого взаимодействия с биотой и абиотическим окружением. Это могут быть биохимические и физиологические компенсации и адаптации, но главное – их активность: среди беспозвоночных есть как чрезвычайно

подвижные, так и малоподвижные, есть множество сидячих форм, отмечаются свободно взвешенные в воде без специальных органов и механизмов движения.

По нашим представлениям, в глобальном процессе эволюции как беспозвоночных, так и позвоночных четко проявляются определенные направленности. У них должны быть и свои общие направляющие механизмы. Но у беспозвоночных невероятное разнообразие эволюционных векторов вряд ли поможет выявить какие-то ключевые свойства, которые можно было бы рассматривать как общие для всех, формирующие всю совокупность беспозвоночных. У позвоночных канализирующих механизмов не так много, и они более консолидированные.

Но предварить рассмотрение сложных эволюционных процессов у позвоночных животных стоит напоминанием о работах замечательного советского физиолога Александра Михайловича Уголева (1926–1991). Серией работ об организации и эволюции пищеварительной системы у животных (Уголев, 1982, 1983, 1985) он описал и доказал несколько аспектов, важных для темы нашей статьи. И главное для нас заключается в том, что в развитии биоты прежде всего происходит эволюция функций. Последовательные морфофизиологические изменения призваны реализовать эволюцию функций, и каждое функциональное направление может быть осуществлено несколькими морфофизиологическими способами.

В этой связи можно вполне обоснованно предположить, что разные варианты канализации эволюции позвоночных могут быть связаны именно с важнейшими функциональными направлениями. Цель настоящей статьи – проанализировать и попробовать определить функциональные факторы, которые ответственны за формирование основных направлений канализации эволюционного процесса у позвоночных.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ НАПРАВЛЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

Для рассмотрения предлагаются две функциональные закономерности, которые определили таксономическую и морфофизиологическую эволюцию позвоночных и обеспечили канализацию их эволюционного развития, – термоэнергетическая эволюция и улучшение качества активности.

Термоэнергетическая эволюция

Термоэнергетика – область научных знаний, в которой в неразрывное единство объединены температура тела и уровни метаболизма, включая, в частности, основной обмен и термометаболизм (интенсивность эндогенного термогенеза). Кроме того, этот процесс связан с балансом экологической выгоды и энергетической экономичности жизнедеятельности в целом и подвижности (двигательной активности) в частности.

Более 40 лет мы изучали термобиологию рептилий. Когда по этой теме накопился достаточно большой материал, возникла потребность сформулировать единую концепцию термобиологии рептилий. Но изучать ее отдельно от других смежных эволюционных процессов практически невозможно. И в связи с этим наш научный интерес естественно расширился

до изучения термобиологии других групп позвоночных, до их термоэнергетических статусов и эволюции термоэнергетики у позвоночных.

В целом эволюция термоэнергетики – процесс, который изучен, разобран и описан в научной литературе крайне недостаточно. Нам удалось хотя бы частично восполнить, точнее, начать заполнять этот пробел (Черлин, 2022а, 2022б, 2023, 2024а).

Исходя из научных данных, полученных за последние примерно 10 лет исследователями разных стран с помощью новых технических, методических и программных средств, удалось выделить последовательные этапы эволюции термоэнергетики позвоночных.

1. Первичная эктотермия с низкими уровнями температуры тела. Первичные эктотермы по ряду физиологических причин не способны выдерживать: а) температуру тела, заметно превышающую 30°C; б) высокие уровни основного обмена. К первичным эктотермам относятся рыбы, базальные амфибиеподобные тетраподы и амфибии.

2. Первичная эндотермия со средними и высокими уровнями температуры тела. Первичные эндотермы приобретают способность и возможность выдерживать и использовать на пользу температуру тела, значительно превышающую 30°C, у них существенно повышается основной обмен и термометаболизм, т.е. эндогенный несократительный термогенез. Но у этих животных были еще недостаточно развиты механизмы прямой нейрогуморальной регуляции метаболизма и термометаболизма. К первичным эндотермам относится огромное количество древних уже вымерших зауропсид – архозавроморфов, архозавров, динозавров, плавающих ящеров и синапсид.

3. Далее идет разделение на два самостоятельных направления – вторичная эндотермия (часть древних, но эволюционно продвинутых архозавров, морских ящеров, полностью теплокровных птиц и млекопитающих) с постоянно высокой температурой тела, интенсивными уровнями основного обмена и термометаболизма и развитой системой прямого нейрогуморального регулирования всех элементов метаболизма, и вторичная эктотермия (все современные рептилии) с периодически поднимающимися уровнями температуры тела и основного обмена (Черлин, 2024а).

Наши собственные исследования и анализ многочисленных научных публикаций показали, что термоэнергетика является одним из важнейших факторов, направляющих макроэволюционные процессы у позвоночных животных

(Черлин, 2022а, 2022б). Причем важно, что эволюционные термоэнергетические процессы могут иметь двоякую природу. С одной стороны, они организуются внутренними свойствами и закономерностями (физическими, химическими, энергетическими) того “материала”, из которого состоят животные, в частности – принципом стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных (Рюмин, 1940; Черлин, 1990, 2012, 2016); с другой стороны, процессами адаптации к конкретным условиям внешней среды (Черлин, 2012). Кроме того, мы показали, что функциональные закономерности термоэнергетической эволюции в значительной степени определяют направленности развития важнейших внутренних систем и органов животных, в частности сердца и легких (Черлин, 2024б).

*Качество активности.
Свойства этой характеристики*

Процесс выявления закономерностей и общих направленностей эволюции позвоночных потребовал введения дополнительного, нового понятийного аппарата.

Изучение термоэнергетической эволюции – хотя и относительно новое научное направление, но оно все равно традиционное, включающее в себя привычные, традиционные подходы и основополагающие элементы. А вот второе направление – изучение качества активности – в некотором смысле непривычное, нетрадиционное. Его рассмотрения в специальной литературе до этого времени нам обнаружить не удалось. В чем его смысл?

Прежде всего следует указать, что в данном контексте под словом “активность” подразумевается активность двигательная, т.е. подвижность. Смысл термина “активность” нами сознательно сужен. Причины этого станут понятны из дальнейшего текста.

У беспозвоночных движение имеет разнообразные целевые установки, формы и морфофизиологические механизмы реализации. Например, совершенно различны назначения, формы и типы движения у сидячих, свободно взвешенных в воде существ, паразитических организмов, активных хищников, фитофагов и представителей других экологических, трофических групп, да еще и осложненные невероятной вариативностью конкретных двигательных морфофизиологических механизмов. Кроме того, большинство беспозвоночных намного более мелкие, чем позвоночные, вследствие чего их движения на суше не очень сильно ограничиваются и модифицируются силой тяжести.

Таким образом, у огромного числа групп самых различных беспозвоночных подвижность, т.е. двигательная активность, не является сколь-нибудь значимым, общим лимитирующим фактором в их эволюции. Именно в связи с этим, а также с гигантским разнообразием организации двигательных функций их значимость у беспозвоночных в данной статье рассматриваться не будет.

У позвоночных двигательная активность имеет особое значение для их жизнедеятельности и эволюции (Суханов, 1968; Гамбарян, 1969, 1972, 1981, 1990; Суханов, Гамбарян, 1984; Watson, 1917; Gregory, Camp, 1918; Römer, 1922). Хотя анатомическое устройство позвоночника и связанных с ним костно-мышечных структур, направленных на реализацию подвижности, различаются у разных групп животных, но общий план их строения и функционирования более или менее единообразен. Он является определяющим и лимитирующим фактором в формировании типов их движения, активности. Кроме того, в основном более крупные линейные размеры и показатели массы у позвоночных, по сравнению с беспозвоночными, безусловно сильно влияют на их двигательную активность, особенно на суше.

Кроме того, анализ имеющихся материалов в самых разных сферах биологии позвоночных указывает на то, что у них двигательная активность со всеми ее характеристиками является основой их групповых адаптаций к условиям окружающей среды. Экологический, эволюционный успех хищников, падальщиков, фитофагов, населяющих водное, подземное, наземное или воздушное пространства, напрямую зависит от того, насколько энергообеспеченно, энергоэкономично, организовано, целесообразно они реализуют свою двигательную активность, а следовательно, насколько эффективно эти животные могут добывать корм, размножаться, защищать себя и свое потомство, поддерживать определенные важные параметры гомеостаза, расселяться и осуществлять другие важнейшие функции своей жизнедеятельности.

Именно у позвоночных, в отличие от беспозвоночных, успех их жизнедеятельности во многом напрямую зависит от возможностей и эффективности их телодвижений. Таким образом, активность – одно из самых важных, ключевых свойств в организации процесса эволюции позвоночных. Логично предположить, что даже само глобальное направление общего плана морфофизиологической эволюции: тип хордовые → подтип позвоночные – можно рассматривать как реализацию функционального направления на совершенствование двигательной

активности. Если среди низших хордовых имеется большое количество сидячих форм, то среди позвоночных такие формы отсутствуют.

Таким образом, при анализе эволюции позвоночных считаем возможным и необходимым ввести в научный обиход новую, важную для позвоночных характеристику.

Качество активности — комплекс свойств, характеризующий двигательную активность позвоночных и проявляющийся:

- в энергообеспеченности активности (причем на всех уровнях — от окисления в митохондриях до основного обмена всего организма);
- в скорости, скоординированности и точности движений;
- в оптимизации целенаправленного, целесообразного поведения за счет деятельности ЦНС;
- в выносливости;
- в других свойствах, которые дают животным конкурентные и селективные преимущества, создают предпосылки их экологического и эволюционного успеха.

Качество активности в эволюции позвоночных

От чего зависит качество активности? Все указанные в предыдущем абзаце характеристики качества активности напрямую зависят от определенных физических и физиологических параметров, и прежде всего от температуры тела и уровня основного обмена. Изменения уровней температуры тела и основного обмена отражаются на характеристиках активности, изменяют ее качество.

Совершенно очевидно, что качество активности не стабильная, а изменчивая характеристика. Она может быть более или менее эффективна и полезна в плане индивидуальных адаптаций, эволюционной и селективной ценности. Следовательно, совершенно допустимо выражение “улучшение качества активности”, если имеется в виду усиление эффективности двигательной активности и реализации всех связанных с этим жизненно важных функций в процессе эволюции позвоночных. Можно также утверждать, что повышение подвижности, энергообеспеченности и эффективности двигательной активности и всех физиологических и экологических функций, с ней связанных, возможно у позвоночных лишь при увеличении температуры тела и связанном с этим усилении основного обмена.

Учитывая принцип стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных (Рюмин, 1940; Черлин, 1990, 2012, 2016, 2017), можно вполне обоснованно предположить сле-

дующую последовательность эволюционных событий. Реализация этого принципа приводила в процессе эволюции позвоночных к возрастанию температуры тела за счет внешнего или внутреннего тепла, что способствовало повышению уровня основного обмена и термометаболизма и в конечном счете приводило к улучшению качества активности.

Именно улучшение качества активности за счет усиления ее энергообеспеченности и проявлений подвижности у базальных наземных тетрапод способствовало получению возможности для них сменить среду обитания, т. е. выйти из воды на сушу и начать ее осваивать, превратившись постепенно в первых амниот, рептилий, что положило начало их бурной эволюционной радиации.

Кроме того, одним из основных следствий улучшения качества активности стало появление вторичной эндотермии, полноценной теплокровности некоторых архозавров и других групп древних зауропсид, современных птиц, а также линии терапсид и современных млекопитающих. Теплокровность стала надежным и постоянным источником высокой температуры тела и повышенного уровня основного обмена, стабильно улучшив качество активности позвоночных. На каждом следующем этапе ароморфных преобразований в биологии позвоночных происходило существенное улучшение качества их активности.

Улучшение качества активности — одно из важнейших, ключевых функциональных направлений эволюции позвоночных. Оно реализуется благодаря повышению температуры тела (эктотермия или эндотермия), основного обмена и термометаболизма. Причем очень важно, что качество активности — некая интегральная характеристика, являющаяся в определенном смысле квинтэссенцией целого ряда скоординированных преобразований в различных системах органов позвоночных. Другими словами, качество активности — это конечное звено, сигнальное проявление этих преобразований, показатель, который самым непосредственным образом влияет на адаптательность и другие важнейшие свойства жизнедеятельности, на способность к взаимодействию и на формы функциональных взаимодействий с ценозами различных уровней. А из этого следует, что качество активности, скорее всего, является тем важнейшим обобщенным, интегральным показателем, по которому проходит естественный отбор, способствующий селекции наиболее приспособленных и перспективных форм. Причем этот селективный процесс проходит не по одному обособленному признаку, что могло бы разбалансировать систему жизнедеятельности

организма, а опосредованно сразу по широкому спектру уже внутренне скоординированных характеристик, проявляющихся в едином интегральном показателе — качестве активности.

Пока мы не можем предложить никаких вариантов численной или какой-либо другой определенной, конкретной, объективной оценки качества активности. На данном этапе возможна только краткая описательная его характеристика, тесно увязанная с повышением температуры тела, усилением основного обмена и термометаболизма. Но это и не могло входить в задачу данной статьи, которая ограничивается пока только выявлением и простым описанием этой новой для эволюционной науки характеристики. Далее появляется необходимость ее основательного изучения, подробной разработки и применения в теоретической и практической сферах, в эволюционных исследованиях, по крайней мере подтипа позвоночных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для позвоночных характеристики двигательной активности играют важнейшую экологическую и эволюционную роль. Именно двигательная активность, наряду с термоэнергетической эволюцией, определяет индивидуальный, адаптивный, экологический и эволюционный успех этой группы животных. Улучшение качества активности напрямую связано с усилением ее энергообеспеченности. Это важнейшее направление в эволюции позвоночных. В нем — его функциональная, адаптивная, экологическая, эволюционная и селективная ценность.

Таким образом, качество активности прямо и опосредованно объединяет практически все внутренние системы организма, являясь интегральной характеристикой, которая находится в функциональном центре эволюции этой группы животных. Естественный отбор у позвоночных прежде всего направлен на улучшение качества активности, что влечет за собой скоординированное совершенствование и эволюцию всей морфофункциональной структуры позвоночных. Эта характеристика требует внимательного и подробного изучения и проработки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность Валентине Николаевне Курановой за неоценимую помощь в подготовке этой статьи к публикации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит собственных исследований с участием людей и животных в качестве лабораторных объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гамбарян П.П.* Рецензия на книгу В.Б. Суханова, 1968. “Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод” // Зоол. журн. 1969. Т. 48 (9). С. 1428–1429.
- Гамбарян П.П.* Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения. Л.: Наука, 1972. 334 с.
- Гамбарян П.П.* Локомоция // Экологическая физиология животных. Ч. 2. Л.: Наука, 1981. С. 341–378.
- Гамбарян П.П.* Способы движения как основа становления типа хордовых // Тр. ЗИН АН СССР. 1990. Т. 215. С. 3–8.
- Рюмин А.В.* Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // Успехи соврем. биол. 1940. Т. 12 (3). С. 504–515.
- Суханов В.Б.* Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод. Л.: Наука, 1968. 225 с.
- Суханов В.Б., Гамбарян П.П.* Общая, функциональная и экологическая морфология млекопитающих // Териол. в СССР. М.: Наука, 1984. С. 30–73.
- Уголев А.М.* Гипотеза о возможности эволюции и специализации функций на основе рекомбинации и транспозиции элементарных функциональных блоков // Журн. эволюц. биохим. физиол. 1982. Т. 18 (1). С. 11–26.
- Уголев А.М.* Функциональная эволюция и гипотеза функциональных блоков // Журн. эволюц. биохим. физиол. 1983. Т. 19 (4). С. 390–399.
- Уголев А.М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука, 1985. 544 с.
- 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.* 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.* Новый взгляд на механизмы, пути и формы эволюции у позвоночных животных // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных / Мат. II всерос. конф. шк. молод. уч. пам. Ф.Я. Держинского (Москва, 6–9 октября 2022). М.: КМК, 2022а. С. 334–342.
- Черлин В.А.* Отношения с температурой как один из важнейших факторов, направляющих эволюцию позвоночных животных // Современные проблемы биологической эволюции / Мат. IV междунар. конф. к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания гос. Дарвин. музея (Москва, 17–20 октября 2022). М.: ГДМ, 2022б. С. 357–359.
- Черлин В.А.* Преадаптивность несократительного термогенеза в эволюции теплокровности у позвоночных // Успехи соврем. биол. 2023. Т. 143 (4). С. 375–392.
- Черлин В.А.* Связь между эктотермией и эндотермией в эволюции позвоночных животных // Журн. общ. биол. 2024а. Т. 85 (3). С. 244–266.
- Черлин В.А.* Уникальное морфофункциональное устройство сердца рептилий // Успехи соврем. биол. 2024б. Т. 144 (2). С. 202–213.
- Gregory W.K., Camp C.L.* Studies in comparative myology and osteology. III. Note on the origin and evolution of certain adaptations for forward locomotion in the pectoral and pelvic girdles of reptiles and mammals // Bull. Am. Museum Natur. History. 1918. V. 38 (3). P. 447–563.
- Römer A.S.* The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles // Bull. Am. Museum Natur. History. 1922. V. 46 (10). P. 517–606.
- Watson D.M.S.* The evolution of the tetrapod shoulder girdle and fore-limb // J. Anat. 1917. V. 52 (1). P. 1–63.

The Quality of Activity and Its Importance in the Evolution of Vertebrates

V. A. Cherlin

Dagestan State University, Makhachkala, Republic of Dagestan, Russia

e-mail: cherlin51@mail.ru

The article describes a new characteristic that is important in the process of evolution of vertebrates – the quality of activity. This is a set of properties that primarily describes the motor activity of animals, and manifests itself in the energy supply of activity and work of the nervous system (and at all levels – from oxidation in the mitochondria to the basic metabolism of the whole organism), in speed, coordination and accuracy of movements, in optimizing purposeful, expedient behavior due to the activity of the central nervous system, in endurance and other properties that give animals selective advantages in competition with other animal groups, create prerequisites for their ecological and evolutionary success. This characteristic is important primarily for vertebrates. Improving the quality of activity is the most important direction in the evolution of vertebrates. It indirectly includes the evolutionary characteristics of a multitude of internally interconnected functional systems of the body (musculoskeletal system, energy system from molecular to ecological levels, circulatory and respiratory systems, central nervous system, behavior, etc.), and is thus an integral characteristic responsible for the interrelation of the vital activity of the body with the external environment, its adaptations, for its interaction with cenoses of different levels. In our opinion, the quality of activity is a key characteristic, which ultimately is the “axis” around which the evolution of the complex of vertebrates is formed, and which is the basis, the direction of natural selection in this group of animals, ensuring the improvement of all other functionally interconnected internal systems of the body. This crucial characteristic requires further study and development.

Keywords: vertebrates, motor activity, energy supply of activity, evolution of activity quality