

ЭНЕРГОПОТРЕБЛЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОГРЕСС

Кандидат физико-математических наук А.М. МАКАРЬЕВА,
доктор физико-математических наук А.В. НЕФЁДОВ
(Петербургский институт ядерной физики им. Б.П. Константинова)

DOI: 10.7868/S0233361921030022

В литературе можно встретить утверждения, что в процессе эволюции живых организмов скорость их энергопотребления на единицу массы возрастала, что это увеличение является мерой прогрессивного развития живых систем, и что современная цивилизация с её растущим энергопотреблением является вершиной этого прогресса. Здесь мы обсуждаем, почему эти утверждения неверны. Живые организмы, появившиеся на разных этапах эволюционного процесса, от бактерий до млекопитающих, расходуют на единицу массы примерно одинаковую мощность. Поскольку основным свойством жизни является устойчивость, эволюционный прогресс может проявляться на уровне экосистем и выражаться не в росте энергопотребления, а в увеличении эффективности управления окружающей средой, которую жизнь поддерживает в оптимальном для себя состоянии. Высокая скорость энергопотребления характерна для неустойчивых, распадающихся объектов, взрывоподобно разрушающих свою окружающую среду. Примером такого процесса является современная цивилизация. Изучение

основ устойчивости жизни может позволить человечеству свернуть с траектории саморазрушения.

Замкнутые системы стремятся перейти к состоянию максимального хаоса (термодинамическому равновесию). Из этого следует, что упорядоченность возникает и поддерживается при ненулевом потреблении системой внешней энергии. Достаточно близко к равновесию можно считать, что упорядоченность возрастает с увеличением скорости потребления энергии.

По-видимому, распространение этого утверждения на любые системы, включая живые организмы, привело к появлению идеи о том, что в процессе эволюции (который считается примером увеличения упорядоченности) скорость потребления энергии на единицу массы организма должна расти. В англоязычной литературе эти идеи наиболее подробно представлены работами Е. Чайссона¹, а в русскоязычной – работами А.И. Зотина и коллег².

¹ Chaisson E.J. Energy rate density as a complexity metric and evolutionary driver. *Complexity*. 2011, 16 (3), 27–40. URL: <https://doi.org/10.1002/cplx.20323>

² Зотин А.И., Зотин А.А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. М., 1999.

Недавно было показано, что рассуждения Чайссона основаны на неверных оценках метаболизма одноклеточных и многоклеточных автотрофов³. В этой статье мы обсудим работы русскоязычных авторов.

Биологическая эволюция и энергопотребление

Величины разных размерностей можно связать между собой фундаментальными постоянными переходных размерностей. Например, изменение потенциальной энергии тела U (Дж) в гравитационном поле Земли при подъёме на высоту h от уровня моря связано с массой тела m (кг) и высотой h (м) фундаментальной константой – ускорением свободного падения g ($\text{м} \cdot \text{с}^{-2}$): $U = mgh$, ($1 \text{ Дж} = 1 \text{ кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-2}$).

Если в рассматриваемой задаче фундаментальных констант нет, или они неизвестны, то связать между собой переменные величины x и y разных размерностей можно только через рассмотрение их относительных изменений dx/x и dy/y , которые безразмерны⁴ (Горшков, 1995). В простейшем случае эта связь является линейной: $dy/y = kdx/x$, где k – безразмерный постоянный коэффициент. Интегрированием получаем

$$\frac{y}{y_0} = \left(\frac{x}{x_0} \right)^k, \quad (1)$$

где x_0 – произвольная постоянная интегрирования, которая определяется

³ Makarieva A.M., Nefiodov A.V., Li B.-L. Life's energy and information: Contrasting evolution of volume- versus surface-specific rates of energy consumption. *Entropy*. 2020, 22 (9), 1025. URL: <https://doi.org/10.3390/e22091025>

⁴ Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М., 1995.

выбором единицы измерения. Величина y_0 не произвольна и равна значению функции y в точке x_0 . В биологической и экологической литературе зависимость типа (1) называется аллометрической и, в отсутствие фундаментальных констант, широко используется для изучения связей между разными переменными, например, между массой животного и площадью его кормовой территории. Уравнение (1) обладает свойством масштабной инвариантности или скейлинга, то есть оно сохраняет свой вид при изменении x_0 .

Скорость потребления организмом энергии оценивается по скорости потребления кислорода ($1 \text{ мл } \text{O}_2 \approx 20 \text{ Дж}$). Измеренная в покое при выделенной температуре на единицу массы тела, эта скорость носит название *удельного стандартного обмена* или *удельного базального метаболизма* q . В зависимости от массы тела M (кг) для полной и удельной скоростей потребления энергии организмом, Q (Вт) и q ($\text{Вт} \cdot \text{кг}^{-1}$), соответственно имеем

$$Q = Q_0 \left(\frac{M}{M_0} \right)^k, \quad (2)$$

$$q = \frac{Q}{M} = q_0 \left(\frac{M}{M_0} \right)^{k-1}, \quad (3)$$

где $q_0 = Q_0/M_0$. Степенной показатель k определяется для заданной таксономической группы эволюционно близких видов (млекопитающие, птицы, насекомые и пр.). Он обычно лежит в интервале от 0.6 до 0.9 для многоклеточных животных и характеризует наклон прямых $Q(M)$ и $q(M)$, которые описывают

соотношения (2) и (3) в двойном логарифмическом масштабе. Значение Q_0 характеризует точку пересечения логарифмической прямой $Q(M)$ и вертикальной линии $M = M_0$ (рис. 1а).

В биологической литературе вместо уравнений (2) и (3) широко используют соотношение вида:

$$Q = aM^k, \quad (4)$$

$$q = aM^{k-1}. \quad (5)$$

При этом в отношении размерности величины a имеются противоречия. В одних и тех же источниках можно встретить разные размерности. Например, Зотин и Зотин⁵ приводят a в единицах мВт (на рис. 6), но в мВт · г⁻¹ (в табл. 4, 6, 8 и др.).

Однако сравнение уравнений (2)–(5) показывает, что

$$a = Q_0 M_0^{-k} = q_0 M_0^{1-k} \quad (6)$$

имеет размерность Вт · кг^{-k}, зависящую от степенного показателя k . Сравнивать между собой имеющие разные размерности численные значения коэффициентов a для групп организмов, характеризующихся различными значениями показателей k , как это часто делается, неправомерно.

Именно некорректное определение размерности параметра a лежит в основе утверждений⁶ о том, что “в процессе эволюции происходило последовательное появление животных со всё более высоким уровнем стандартного обмена, то есть увеличивались энергетические возможности организмов”.

Эти утверждения базируются на наблюдении, что для некоторых таксонов логарифмические прямые $Q(M)$ пересекают вертикаль $M_0 = 1$ г тем выше, чем позже этот таксон появился в процессе эволюции⁷.

Сравнение между собой значений Q_0 для разных таксонов при заданной массе M_0 эквивалентно сравнению скорости энергопотребления видов равной массы, принадлежащих к разным таксонам. Эта процедура лишена смысла для таксонов, размеры которых не перекрываются, например, одноклеточных организмов и позвоночных животных. Более того, при разных значениях k (разных наклонах прямых) всегда можно найти такое значение M_0 (правее или левее точки пересечения), при котором любая из двух прямых будет идти выше другой (рис. 1а). Тот факт, что несколько прямых линий пересекают произвольно выбранную вертикаль $M_0 = 1$ г одна выше другой, ничего не говорит о соотношении реальных значений удельного стандартного обмена в соответствующих таксонах.

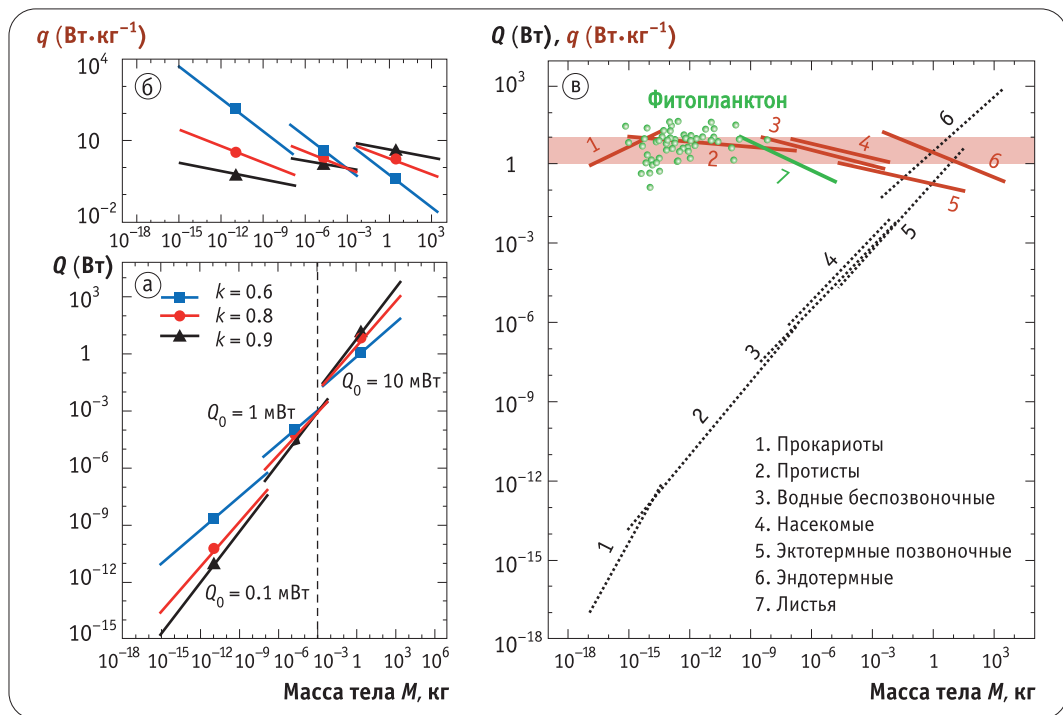
Действительно, для двух таксонов 1 и 2 со средними массами тела $\bar{M}_1$ и $\bar{M}_2$, степенными показателями k_1 и k_2 и параметрами Q_{01} и Q_{02} для отношения средних величин удельного стандартного обмена имеем

$$\begin{aligned} \frac{\bar{q}_1}{\bar{q}_2} &= \frac{q_{01}(\bar{M}_1/M_0)^{k_1-1}}{q_{02}(\bar{M}_2/M_0)^{k_2-1}} = \\ &= \frac{Q_{01}(\bar{M}_1/M_0)^{k_1-1}}{Q_{02}(\bar{M}_2/M_0)^{k_2-1}} = \frac{a_1 \bar{M}_1^{k_1-1}}{a_2 \bar{M}_2^{k_2-1}}. \end{aligned} \quad (7)$$

⁵ Зотин А.И., Зотин А.А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. М., 1999.

⁶ Там же.

⁷ Дольник В.Р. Энергетический обмен и эволюция животных. Успехи современной биологии. 1968, 66, 2(5), 276–293.



Отношение между характерными скоростями удельного метаболизма в разных таксонах зависит не только от отношения параметров Q_{01} и Q_{02} , но и от того, как соотносятся между собой степенные показатели k_1 и k_2 и средние массы видов в таксонах $\bar{M}_1$ и $\bar{M}_2$.

На рис. 1 показан пример, когда для фиксированных средних масс трёх таксонов (простейших, насекомых и теплокровных животных) и фиксированных отношений Q_{01}/Q_{02} , соответствующих $M_0 = 1$ г, изменение степенного показателя k от 0.6 до 0.9 приводит к трём разным ситуациям. При $k = 0.6$ средний удельный метаболизм q убывает от меньшей массы к большей (рис. 1б, синие квадраты). При $k = 0.8$ он остаётся примерно постоянным (красные кружки).

Рис. 1. Схематичное изображение зависимости изменения (а) полного Q и (б) удельного $q = Q/M$ метаболизма в зависимости от параметров k и $Q_0 = Q(M_0)$ при $M_0 = 1$ г. Принято, что величина Q_0 растёт с увеличением среднего размера тела в таксоне (средний размер помечен символом на рисунке (а)). На панели (в) изображены реальные аллометрические зависимости для разных групп видов для полного и удельного метаболизма (пунктирные и сплошные прямые соответственно). Фитопланктон показан зелёными кружками (разные виды). Закрашенный интервал от 1 до 10 Вт·кг⁻¹ соответствует оптимальному удельному метаболизму. Источник данных смотри в работе⁸.

При $k = 0.9$ он растёт (чёрные треугольники).

⁸ Makarieva A.M., Nefiodov A.V., Li B.-L. Life's energy and information: Contrasting evolution of volume-versus surface-specific rates of energy consumption. *Entropy*. 2020, 22 (9), 1025. URL: <https://doi.org/10.3390/e22091025>

В реальности, как показали многочисленные исследования, в большинстве таксонов величина среднего удельного метаболизма остаётся в универсальных пределах от 1 до 10 Вт · кг⁻¹ при изменении массы организмов более чем на двадцать порядков (рис. 1в). Это удивительное свойство жизни было открыто В.Г. Горшковым⁹, впоследствии количественно уточнено его коллегами¹⁰ и подтверждено независимыми зарубежными исследователями¹¹. Оно означает, что с увеличением размера организмов в процессе эволюции величины Q_0 и k в уравнении (7) менялись таким образом, что среднее значение стандартного обмена оставалось постоянным. Это значение и является одной из фундаментальных констант, характеризующих жизнь.

Таким образом, в процессе эволюции на масштабах времени, характеризующих жизнь в целом, не происходило увеличения скорости энергопотребления на единицу массы организмов. Есть ли какие-то объективные указания на то, что эволюция является прогрессивной? Как российским, так и зарубежным авторам последнее утверждение представляется самоочевидным. Так, Зотин и Зотин¹² полагают, что “наличие прогрессивной эволюции в живой природе вряд ли вызывает у кого-либо сомнения”. Чайссон¹³ пишет: “Утверждение, что сложность, как правило, увеличивается в процессе эволюции, представляется бесспорным” (“The proposition that complexity generally increases with evolution seems indisputable”) (выделено автором). В англоязычной литературе квинтэссенцией этих идей может считаться фраза¹⁴ “сперва тут были бактерии, а теперь Нью-Йорк”, которая подразумевает сравнение двух очевидностей – якобы примитивных бактерий и сверхсложного порождения современной цивилизации, города Нью-Йорка.

Однако в отсутствии количественных показателей сложности, прогрессивности и совершенства утверждение о существовании эволюционного прогресса

⁹ Горшков В.Г. Распределение потоков энергии по организмам разных размеров. Журнал общей биологии. 1981, 42(3), 417–429. URL: <https://www.bioticregulation.ru/ab.php?id=job81&lang=ru>

¹⁰ Makarieva A.M., Gorshkov V.G., Li B.-L. et al. Mean mass-specific metabolic rates are strikingly similar across life's major domains: Evidence for life's metabolic optimum. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2008, 105 (44), 16994–16999. URL: <https://doi.org/10.1073/pnas.0802148105>

¹¹ Johnson M.D., Völker J., Moeller H.V. et al. Universal constant for heat production in protists. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2009, 106 (16), 6696–6699. URL: <https://doi.org/10.1073/pnas.0902005106>; Kiørboe T., Hirst A.G. Shifts in mass scaling of respiration, feeding, and growth rates across life-form transitions in marine pelagic organisms. *American Naturalist*. 2014, 183 (4), E118–E130. URL: <https://doi.org/10.1086/675241>; Ikeda T. An analysis of metabolic characteristics of planktonic heterotrophic protozoans. *Journal of Plankton Research*. 2017, 39 (3), 479–490; Hatton I.A., Dobson A.P., Storch D. et al. Linking scaling laws across eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2019, 116 (43), 21616–21622.

¹² Зотин А.И., Зотин А.А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. М., 1999.

¹³ Chaisson E.J. Energy rate density as a complexity metric and evolutionary driver. *Complexity*. 2011, 16 (3), 27–40. URL: <https://doi.org/10.1002/cplx.20323>

¹⁴ Morris S.C. Life: The final frontier for complexity? In: Lineweaver C.H., Davies P.C.W., Ruse M. (Eds.) *Complexity and the Arrow of Time*, 1st ed., Cambridge: Cambridge University Press. 2013, pp. 135–161. URL: <https://doi.org/10.1017/CBO9781139225700>

са не является научным. Если считать показателем прогресса скорость энергопотребления на единицу массы, то можно сделать вывод, что прогресса в течение эволюции не происходило.

Высокая скорость энергопотребления характерна для экспоненциально развивающихся, взрывоподобных упорядоченных явлений в неживой природе. Они быстро расходуют всю имеющуюся в окружающей среде энергию и после этого прекращают своё существование. Примером могут служить ураганы и смерчи, расходующие накопленный в атмосфере водяной пар¹⁵. Возникать опять такие явления могут только после того, как в окружающей среде вновь накопится необходимое количество энергии.

Принципиальные отличия живых организмов от упорядоченных явлений в неживой природе состоят в том, что, во-первых, в отличие от ураганов и смерчей, живые системы не возникают спонтанно независимо от количества накопленной в окружающей среде энергии¹⁶. Из того, что потоки

энергии необходимы для жизни, не следует, что их наличия достаточно для её возникновения.

Во-вторых, живые организмы, формирующие естественные экосистемы, не разрушают запасы вещества и энергии в своей окружающей среде, а устойчиво поддерживают их в оптимальном для себя состоянии. Характерное время существования биологических видов (несколько миллионов лет) и экосистем (десятки миллионов лет) на много порядков превышает время спонтанной деградации основных характеристик пригодной для жизни окружающей среды.

Можно предположить, что эволюция происходит в направлении увеличения эффективности, с которой естественная биота управляет окружающей средой. Количественным параметром, описывающим эффективность биотической регуляции окружающей среды, является время компенсации биотой возмущений при отклонении от оптимального состояния¹⁷.

Диапазон устойчивости

Поскольку для компенсации возмущений любого параметра, характеризующего состояние окружающей среды, необходимо скоординированное взаимодействие всех видов экологического сообщества, эффективность управления является свойством экологического сообщества в целом, а не отдельных составляющих его видов. Изучение свойств ненарушенных экологических сообществ может прояснить природу их устойчивости.

¹⁵ Makarieva A.M., Gorshkov V.G., Nefiodov A.V. et al. Fuel for cyclones: the water vapor budget of a hurricane as dependent on its movement. *Atmospheric Research*. 2017, 193, 216–230.

¹⁶ Сравни: «Физики называют это неравновесностью. ... поток энергии или вещества ... сам по себе может формировать упорядоченность и высокую сложность. ... образ, который показывает, что такое жизнь, оставил нам Жорж Кювье. ... он сказал, что живой организм подобен смерчу или торнадо. Оно имеет определённую форму... Оно движется, растёт, как все организмы, вбирает в себя и выбрасывает. Оно может даже делиться. Но это "существо" живёт только пока дует ветер. Вот это – суть жизни. Еда, дыхание, питание, обмен веществ для нас – тот самый "ветер"». (Лескова Н.Л. Академик Федонкин М.А.: "Жизнь – неизбежное явление". В мире науки. 2019, № 5/6, с. 76–83.)

¹⁷ Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М., 1995.

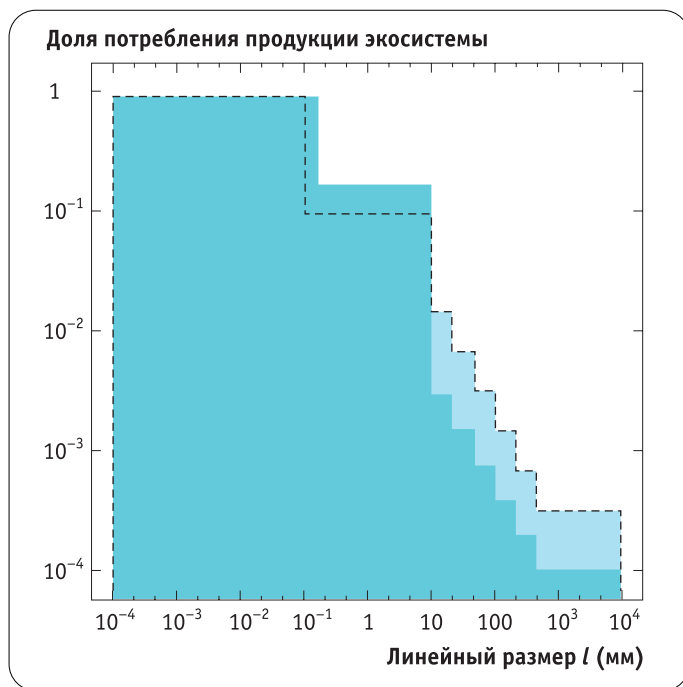


Рис. 2.
Доля потребления продукции экосистем
организмами разных размеров в океане
(сплошная гистограмма) и в естественных
экосистемах суши (пунктирная гистограмма).
Отметим логарифмический масштаб
по обеим осям.

Имеющиеся данные¹⁸ (рис. 2) показывают, что в естественных экосистемах как суши, так и океана крупнейшие организмы потребляют наименьшую долю потока энергии в экосистеме,

¹⁸ Горшков В.Г. Распределение потоков энергии по организмам разных размеров. Журнал общей биологии. 1981, 42(3), 417–429. URL: <https://www.bioticregulation.ru/ab.php?id=job81&lang=ru>
Nefiodov A.V. Universal patterns of matter and energy fluxes in land and ocean ecosystems. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2020, 5 (2). URL: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-2-6>;
Makarieva A.M., Nefiodov A.V., Li B.-L. Life's energy and information: contrasting evolution of volume versus surface-specific rates of energy consumption. Entropy. 2020, 22 (9), 1025. URL: <https://doi.org/10.3390/e22091025>

порядка одного процента для всех организмов с линейным размером более одного сантиметра. Максимальные энергетические потоки, до 90%, приходятся на мельчайшие организмы с линейным размером до 100 микрон. Организмы средних размеров, в основном беспозвоночные, потребляют около 10% потока энергии экосистемы.

Устойчивость организации экосистемы при таком распределении потоков энергии достигается за счёт действия закона больших чисел. Относительные флуктуации, вносимые огромным числом мельчайших организмов,

перерабатывающих основные потоки энергии, малы. Крупным организмам, вынужденным, в силу своих размеров, разрушать живую биомассу¹⁹, отводится малый поток энергии. Эта малость ограничивает их потенциальное разрушительное воздействие. В настоящее время цивилизация потребляет около 10% первичной продуктивности биосферы, то есть в десять раз больше, чем отведено крупным животным. Биосфера и окружающая среда стремительно разрушаются. Для продолжения своего существования нашей цивилизации необходимо вернуться в диапазон устойчивости, сократив антропогенное воздействие на естественные экосистемы, по крайней мере, на порядок величины.

¹⁹ Gorshkov V.G., Makarieva A.M. Key ecological parameters of immotile versus locomotive life. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2020, 5 (1). URL: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-1-1>