



**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ  
ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ**  
(Третьи Любичевские чтения)

Тольятти 2000

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**  
Самарский научный центр  
Институт экологии Волжского бассейна  
**РОССИЙСКАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АКАДЕМИЯ**  
Средне-Волжское региональное отделение  
**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК**  
Жигулевский региональный научный центр  
ноосферных знаний и технологий  
**МЕЖДУНАРОДНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК ЭКОЛОГИИ**  
**И БЕЗОПАСНОСТИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ**  
Волжское региональное отделение

## **ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ**

(Третьи Любищевские чтения)

Тольятти 2000

**Теоретические проблемы экологии и эволюции** (Третьи Любищевские чтения). - Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. - 222 с.

В сборнике представлены доклады Третьих Любищевских чтений, посвященных 110-летию со дня рождения А.А.Любищева (г.Тольятти) состоявшихся в Институте экологии Волжского бассейна (г.Тольятти, 11-13 апреля 2000 г.), в которых освещаются актуальные вопросы теоретической экологии и эволюции.

Сборник предназначен для специалистов-биологов, экологов, для студентов биологических факультетов вузов.

*Редакционная коллегия:* Г.С.Розенберг, д.б.н., проф. - ответственный редактор  
В.Ф.Феоктистов, к.б.н. - секретарь  
И.А.Евланов, д.б.н.  
Т.Д.Зинченко, к.б.н.  
Г.П.Краснощеков, д.б.н.  
В.И.Попченко, д.б.н., проф.

На издание настоящего сборника получен *Губернский грант в области науки и техники* по разделу «Фундаментальные исследования и содействие научно-техническому прогрессу». Издание спонсировали *Государственный комитет по охране окружающей среды Самарской области* и *Комитет экологии и природных ресурсов мэрии г.Тольятти*.

445003, Россия, Самарская обл., г.Тольятти, ул.Комзина, 10  
Институт экологии Волжского бассейна РАН  
тел., факс: (8482) 489-504, e.mail: [ecolog@attack.ru](mailto:ecolog@attack.ru)

ISBN 5-93424-007-2

© ИЭВБ РАН, 2000 г.

Миркин Б.М. Наука о растительности как междисциплинарный комплекс: структура, современное состояние и некоторые проблемы // Журн. общ. биол. - 1995. - Т. 56, № 5. - С. 517-528.

Морозов Е.И., Тарасевич Е.И., Анохина В.С. Генетика в вопросах и ответах. - Минск: Университетское, 1989. - 288 с.

Одум Ю. Экология. В 2-х томах. - М.: Мир, 1986.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. - М.: Наука, 1969. - 408 с.

Философский энциклопедический словарь. - М.: Сов. Энциклопедия, 1989. - 816 с.

Hayman B.I. The analysis of variance of diallel tables // Biometrics. - 1954. - V. 10. - P. 235-244.

Salt G.W. A comment on the use of the term emergent properties // American Naturalist. - 1979. - V. 113, № 1. - P. 145-148.

## **НЕКОТОРЫЕ МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ МОДУСЫ, СВЯЗАННЫЕ С ПОВТОРНЫМ И НОВЫМ ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ОДНАЖДЫ ПРИОБРЕТЕННЫХ СТРУКТУР**

**А.Ф.Емельянов**

*Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург*

Несмотря на длительный период изучения форм морфологической эволюции, очевидно, начавшийся с выдвижения основополагающего принципа Дорна, разработка этой стороны эволюционного учения далеко не закончена. Значительный вклад в свое время внес А.Н.Северцов, который почти закрыл эту тематику (см., например, перечень модусов у Тимофеева-Ресовского и др., 1977). Модусы морфологической эволюции нередко называют модусами органогенеза, что не совсем верно, а в ряде случаев и совсем неверно. А.Н.Северцов был специалистом по позвоночным, и это отразилось на том, что морфологические закономерности приобрели, так сказать, "вертебральный" оттенок, которого лишены только принципы олигомеризации и полимеризации Догеля, принципы гетеробатмии Тахтаджяна. Если мы переходим от эволюции организма как целого к преобразованиям его частей, то сначала должны рассмотреть более крупные единицы, чем орган, как то: метамеры, тагмы. Понятия эти будут видоизменяться в зависимости от группы (животные, растения, одноклеточные, ...), но кое-что существенное в них универсально. Далее, спускаясь на уровень членения организма ниже органов, мы попадаем в область структур, аппаратов, эволюция которых также имеет большое значение для понимания эволюции организма как целого, но вместе с тем как бы остается в стороне от главного внимания. У этого, так сказать, "суборганный" уровня даже нет своего названия, обычно после органов внимание сразу перемещается на ткани.

Из сказанного, однако, не следует, что упомянутый суборганный уровень не изучался в отношении эволюции. Принцип олигомеризации и полимеризации Догеля как раз в значительной степени относится к этому уровню, хотя так же и к общей метамерии, сегментации тела.

В настоящей работе хочется коснуться только некоторых модусов, которые имеют отношение большей частью к суборганному уровню и которым уделялось мало внимания в эволюционной литературе. Имеются в виду модусы морфологической эволюции, которые заполняют паузу между этапами прогрессивной эволюции (ароморфозами), подготавливают прогрессивный скачек и осуществляют поддержку на этапах его реализации и, естественно, участвуют в осуществлении адаптивной радиации в роли идиоадаптаций. Речь пойдет о макроэволюционном проявлении закона гомологических рядов в сочетании с реверсиями, включая инставрации, а также с метатоциями и полимеризацией (Емельянов, 1987).

В классическом неодарвинизме большое значение придавалось уничтожению генетической основы устраненных естественным отбором из фенотипа признаков, т.е. их безвозвратной утрате. Сейчас, по крайней мере для большинства морфологических признаков, этот тезис должен быть отброшен. Генетика показала удивительное сходство (а значит, постоянство на огромных отрезках эволюции) генотипической основы ряда свойств и признаков, проявляющихся у очень далеких групп, например, у насекомых и позвоночных. Поэтому ныне вполне допустимо постулировать, что замена нового старым в макроэволюции идет преимущественно не путем устранения старых свойств и признаков с заменой на новые, а путем их блокировки, перевода в рецессивное, латентное состояние. Само допущение существования вавилонских гомологических рядов в наследственной изменчивости невозможно без допущения блокировки и деблокировки отдельных признаков (есть ость, нет ости и т.д.). Однако эта связь как-то оставалась вне сознания или на периферии сознания эволюционистов [об этом писал А.А.Любичев (1968)].

Не будучи специалистом по генетике, не буду вдаваться в возможные конкретные объяснения конкретных макроэволюционных морфологических преобразований, ограничусь отдельными терминами: блокировка, деблокировка, надстройка, переключение и т.п. Если экспрессия признака (структуры) может быть ослаблена или полностью блокирована, то следствием, после снятия блока, будет простая реверсия (в случае ослабления) или инставрация (в случае полной блокировки). Разрушению геной основы полностью заблокированных признаков, очевидно, препятствует та сеть корреляций, в которую встроены заблокированный признак и плейотропное действие участвующих в его определении генов.

Реверсия может быть неполной, инставрация - не совсем идентичной исходному состоянию структуры, если за протекший эволюционный этап произошли какие-то изменения в корреляционных сетях, где расположена реверсирующая структура. Элементарные реверсии (короткий-длинный, толстый-тонкий и т.п.) являются основой любого морфогенеза, могут быть заданы одной простой командой. Многие реверсии более сложных структур, разворачивающиеся в онтогенезе как повторение их формирования в филогенезе, могут быть остановлены (заблокированы) на любой фазе своего развития, и тогда мы получим в конце более "древнее" состояние. Если этапы постэмбрионального развития задвинуть, (сместить) в эмбриональное развитие и там заблокировать какой-либо отрезок от конца процесса, то мы при выделении получим готовую архаическую структуру.

При более сложном и многоэтапном морфогенезе возможны бифуркации развития на разных этапах его протекания, соответственно, с разными конечными результатами. Такие отношения несомненно наблюдаются у членистоногих со щетинками и многочисленными производными от них сенсиллами. Этот сложный процесс также возможно останавливать на разных этапах или поворачивать на другой путь развития.

На определенных отрезках эволюции возникают и до какой-то степени стабилизируются устойчивые последовательности и варианты морфогенеза отдельных струк-

тур, морфофункциональных аппаратов, основные видоизменения которых регулируются ограниченным числом сравнительно простых команд (больше-меньше, вправо-влево, убывание-нарастание по какой-либо оси, разделение на участки и т.п.). Технически возможный и реально проявляющийся диапазон этих преобразований под воздействием команд, сравнительно стабильный на видовом уровне и варьирующий в пределах определенной родственной группы, повторяющийся в большинстве вариантов в отдельных монофилетических частях этой группы, можно назвать эволюционным морфоциклом, или, по Мейену, рефреном (Мейен, 1978; 1988). Мелкомасштабные макроэволюционные изменения, по-видимому, практически всегда происходят в форме изменений в рамках различных морфоциклов, а более крупные в форме преобразования морфоциклов. Вышесказанное является приложением закона гомологических рядов Вавилова к процессам макроэволюции, определенным толкованием макроэволюционной сущности этого закона.

Термин "морфоцикл" может показаться излишним, но на мой взгляд, он полезен для фиксации внимания на определенных морфоэволюционных явлениях и более удобен для упоминания, чем длинные описательные обороты, говорящие о проявлении закона гомологических рядов Вавилова на данном конкретном комплексе признаков или взаимосвязанных структур.

В качестве примера морфоцикла можно привести эволюционные видоизменения системы зубцов на вершине задних голени в надсем. *Fulgoroidea* (*Insecta*, *Homoptera*). Эти зубцы служат главной опорой при прыжке. В большинстве случаев личинка рождается с 4 зубцами - по 2 с каждого края и с перерывом (диастемой) между парами.

Сходное (гомологичное) развитие претерпевают зубцы на вершинах первого и второго членика тех же ног, но на втором членике, который отстает в развитии зубцов от первого, при выдулении зубцов нет вовсе или их только 2. Судя по несовершенным описаниям, у младших личинок в сем. *Cixiidae* зубцов, по-видимому, еще нет и они появляются на более позднем периоде развития. При линьке на второй возраст число зубцов увеличивается на один в каждой группе (с обеих сторон внутри), диастема сокращается или исчезает. Как правило, в наружной группе дальнейшее нарастание зубцов блокируется, а во внутренней продолжается, но здесь включается дополнительная дифференцировка, определяющая перекося этого ряда зубцов - внешний край ряда сильнее выдвигается вперед, а внутренний как бы отстает проксимально. Нарастание числа зубцов во внутренней группе обычно идет до 5-7. Известны случаи, когда перекося не происходит, т.е. команда на перекося внутренней группы не включается. Здесь возможны два варианта:

- дается общая команда на остановку развития зубцов, и достигнутое состояние сохраняется до имаго;
- команда на перекося не поступает, а команда на развитие зубцов сохраняется, и тогда на медиальных концах обеих групп появляются новые зубцы, полностью заполняющие диастему. Иногда такой единый ряд - примерно с 8 зубчиков граница групп неразличима - полимеризуется (нарастает) дальше вплоть до 20-22 и более зубчиков, вершина голени расширяется, зубчики мельчают. После смыкания групп дальнейшее нарастание числа зубцов может происходить за счет появления зубцов второго ряда, которые появляются против промежутков первого ряда, чуть отступая проксимально на опорной, т.е. вентральной по положению поверхности голени. Число рядов может быть увеличено до 3-5 и более, образуется зубчатая поверхность. Повторяемость спектра аналогичных состояний в разных семействах показывает, что мы имеем дело именно с циклической, или

возвратно-поступательной системой, которая, возможно, только в крайних проявлениях не может вернуться к стандартному состоянию.

В пользу широкого распространения реверсий на низких и средних таксономических уровнях эволюции говорит практика построений кладистских филогенетических схем, в которых всегда значительное место занимают гомоплазии, под каковым названием нередко скрываются именно реверсии.

Современный этап изучения эволюции, и в частности филогении, весьма парадоксален - идет интенсивное строительство филогенетических схем (дендрограмм), большей частью с использованием машинных (компьютерных) программ. То, что относится к сфере конвергенций и параллелизмов в эволюции признаков обозначается в данном исследовании как гомоплазия. Это явление у создателей таких деревьев большей частью не вызывает интереса и не анализируется, воспринимается как помеха. Эволюция и филогения искусственно разъединяются. В сущности, построение филогенетических схем переходит в руки технических работников, достоверность схем опирается на авторитет филогенетических компьютерных программ, а не на логику и авторитет авторов-создателей конкретной схемы.

Другой малый модус макроэволюции предлагается называть *метатопией* или перескоком каких-либо структур, а иногда и органов на новое место (Емельянов, 1987). Возможность такого перемещения определяется действием гомейозисных генов (Геринг, 1985 и мн. др.). Формы и масштабы метатопии могут быть различны. Наиболее обычны случаи, когда соответствующие структуры перескакивают на соседние гомологичные или аналогичные участки тела. В ряде случаев метатопия смыкается с реверсией, не будучи тождественна ей. Таковы, например, случаи появления второго полового отверстия у самок на соседнем сегменте брюшка - дитридность, - известная у *Lepidoptera* и *Cicadina*. Известно, что исходно у членистоногих половые отверстия были парными и располагались на всех туловищных сегментах или на их брюшной части. У насекомых в результате слияний и других дифференцировок возникло только одно непарное половое отверстие на IX сегменте брюшка. Появление у самок второго полового отверстия на VIII сегменте - несомненная метатопия, но в какой-то мере и реверсия (инстаурация).

У имаго листоедов подсем. *Hispiinae* (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*) на грудных сегментах, включая и надкрылья, развиты крупные ветвистые отростки кутикулы, у некоторых родов такие отростки имеются также на усиках, перескок происходит на другую тагму и на гомолог конечности с собственно сегмента.

Случаи "чистого" перескока, когда единичная структура на одном месте исчезает, а на другом появляется более редки. У цикадовых (*Insecta*, *Homoptera*) известен выразительный пример. В р. *Alleloplasis* (сем. *Nogodinidae*) сенсорные ямки появляются на VII стерните брюшка у имаго. Сенсорные ямки - своеобразная личиночная структура, характерная практически для всех представителей надсем. *Fulgoroidea*, притом эти ямки всегда располагаются только на тергальных частях сегментов, иногда сохраняются и у имаго. В р. *Alleloplasis* тергальных сенсорных ямок у имаго нет.

Как показывают экспериментально полученные мутации, потенциальные генетические возможности осуществления метатопий весьма велики, однако в большинстве случаев, метатопические перемещения инадаптивны и не подхватываются, отмечаются отбором.

#### Литература

- Геринг В.И. Молекулярные основы развития // В мире науки. - 1985. - № 12. - С. 112-121.

- Емельянов А.Ф. К вопросу о системе и филогении сем. *Derbidae* // Энтомолог. обозр. - 1995 (на тит. л. 1994). - Т. 73, № 4. - С. 783-811.
- Емельянов А.Ф. Новые таксоны трибы *Pentastirini* (*Homoptera, Cixiidae*) из Палеарктики // Зоол. журн. - 1995. - Т. 74, № 9. - С. 73-89.
- Емельянов А.Ф. Филогения цикадовых (*Homoptera, Cicadina*) по сравнительно-морфологическим данным // Тр. ВЭО. - 1987. - Т. 69. - С. 19-109.
- Любищев А.А. Проблемы систематики // Проблемы эволюции. Т. 1. - Новосибирск: Наука, 1968. - С. 7-29.
- Мейен С.В. Система, филогения и экология проптеридофитов // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1978. - Т. 83, вып. 4. - С. 72-84.
- Мейен С.В. Принципы и методы палеонтологической систематики // Современная палеонтология. Т. 1, ч. 4.1. - М.: Недра, 1988. - С. 447-466.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. - М.: Наука, 1977. - 302 с.

### СПЕЦИФИКА ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ГИДРОБИОНТОВ (НА ПРИМЕРЕ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ИНФУЗОРИЙ)

**В.В.Жариков**

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, г.Тольятти*

Сведения о видовом составе и закономерностях развития свободноживущих инфузорий в водохранилищах Волги малочисленны и противоречивы. Последняя полная сводка инфузорий бассейна Волги и основные положения о динамике развития планктонных инфузорий в водохранилищах каскада были сформулированы и опубликованы в конце 70-х годов (Мамаева, 1979; 1986). Но в середине 80-х годов Волга, как река, прекратила существовать. Сейчас она превращена в сплошной каскад водохранилищ - "природно-технических водосмов, уровеньный режим которых постоянно регулируется ГЭС" (Авакян и др., 1987). Зарегулирование Волги и антропогенное перераспределение стока воды каскадом водохранилищ привело к существенному изменению не только гидрологического, но и термического режимов на всем протяжении реки (Литвинов, 1999). Значительно изменилась и экологическая обстановка в бассейне реки в целом. По сравнению с 70-ми годами значительно вырос уровень загрязнения воды и грунтов, в которых содержание органических и токсичных веществ (фенолы, нефтепродукты, пестициды, тяжелые металлы) в водохранилищах значительно превышает рыбохозяйственные ПДК (Жариков, 1999; Селезнев, 1999).

**Фауна и экология.** Наши исследования, анализ ранее опубликованных материалов и результаты видовой таксономической инвентаризации свободноживущих инфузорий Волги показали весьма разную их степень изученности в водохранилищах каскада (см. табл.).

К настоящему времени наиболее полно изучен состав фауны инфузорий Ивановского, Рыбинского, Куйбышевского и Саратовского водохранилищ, но почти нет сведений об инфузориях водохранилищ Камского каскада. Сейчас вся фауна инфузорий бассейна Волги насчитывает не 119 видов (Мамаева, 1979), а более 288 (Жариков, 1996; Быкова, Жариков, 1998). Наиболее представлен видовой состав этой группы простейших в водохранилищах Средней и Нижней Волги. К настоящему времени здесь