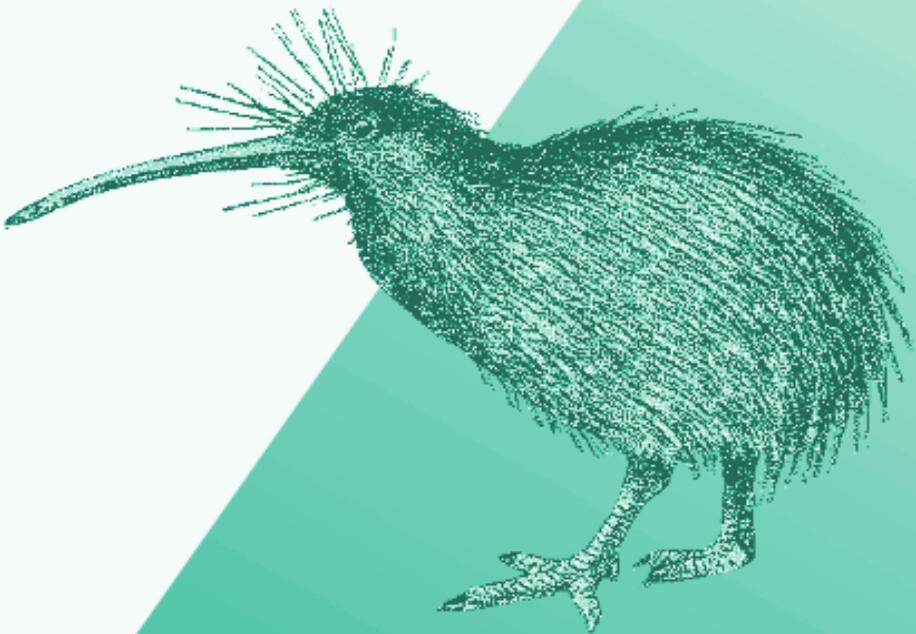


ISSN 2312-2579

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И
ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ**



2016

**НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
Том 16 № 2**

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖИВОТНЫХ **2016**
Том 16
№ 2

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ КАФЕДРЫ ЗООЛОГИИ РГПУ ИМ. А. И. ГЕРЦЕНА
Выходит 2 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Общая и прикладная экология

П. В. Озерский. Обзор подходов к описанию внутренней структуры популяций..... 3

Цитология и генетика

С. А. Горохова, А. В. Медведева, Е. А. Никитина. Организация хроматина при действии стресса у *Drosophila melanogaster*..... 40

Краткие сообщения

А. А. Виноградова, В. В. Скворцов. Обнаружение *Codonocephalus umigerus* (Rudolphi, 1819) Diesing, 1850 у вальдшнепа *Scolopax rusticola* L. на территории Ленинградской области.. 50
Информация об авторах..... 52

FUNCTIONAL MORPHOLOGY, ECOLOGY AND LIFE-CYCLES OF ANIMALS **2016**
Volume 16
№ 2

SCIENTIFIC JOURNAL OF THE DEPARTMENT OF ZOOLOGY
OF A. I. HERZEN STATE PEDAGOGICAL UNIVERSITY OF RUSSIA
Issued 2 times a year

CONTENTS

Common and Applied Ecology

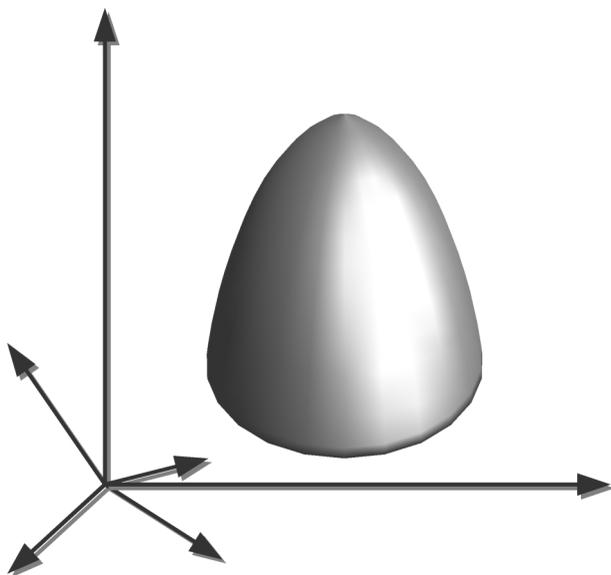
P. V. Ozerski. A review of approaches to the description of internal structure of populations [in Russian]..... 3

Cytology and Genetics

S. A. Gorokhova, A. V. Medvedeva, E. A. Nikitina. The chromatin organization under stress in *Drosophila melanogaster* [in Russian]..... 40

Brief Communications

A. A. Vinogradova, V. V. Skvortsov. A record of *Codonocephalus umigerus* (Rudolphi, 1819) Diesing, 1850 from a woodcock *Scolopax rusticola* L. from Leningrad Oblast [in Russian]..... 50
Information about authors..... 52



Общая и прикладная
ЭКОЛОГИЯ
Common and Applied Ecology

П. В. Озерский

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: ozerski@list.ru

Статья посвящена анализу различных встречающихся в экологической литературе подходов к описанию внутренней структуры популяций. Обсуждается значение этих подходов для уточнения ряда экологических понятий.

Ключевые слова: популяция; структура популяции; субпопуляция; ценопопуляция; гемипопуляция.

Введение. Развитие понятийно-терминологического аппарата, используемого в естественных науках, само по себе не порождает нового естественнонаучного знания, однако позволяет упорядочивать соответствующие представления, прояснять их, выявлять не всегда очевидные связи и закономерности и, тем самым, позитивно влиять на собственно исследовательскую деятельность. Сказанное в полной мере относится также и к науке экологии, в том числе к ее части, занимающейся вопросами структурной и функциональной организации популяций.

Одним из распространенных в настоящее время определений экологии является ее трактовка как науки, изучающей биосистемы надорганизменных уровней организации (Наумов, 1973а). Количество этих уровней оценивается по-разному разными авторами. С нашей точки зрения, для описания всего разнообразия надорганизменных биосистем достаточно выделять 3 соответствующих уровня организации живого — популяционный, экосистемный (включающий в себя биоценотический подуровень) и биосферный (Озерский, 2009). Своеобразной чертой взаимоотношений между популяционным и экосистемным уровнями организации является отсутствие строгой соподчиненности между ними. Традиционный взгляд на сообщество как на объединение популяций разных видов на поверку оказывается не вполне корректным. Так, например, А. Б. Савинов (2005, 2006, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012) предложил рассматривать популяции как демоценозы, то есть как комплексы взаимодействующих друг с другом симбиотических систем (которые, будучи объединениями организмов разной видовой принадлежности, по нашему мнению, должны быть отнесены к биоценоческому подуровню экосистемного уровня организации живого). Сообщества, в общем случае, также не могут рассматриваться как объединения популяций, поскольку последние представлены в их составе, как правило, не целиком, а лишь фрагментами — ценопопуляциями (Озерский, 2009; Жукова и др., 2010). Такое взаи-

мопроникновение двух уровней организации биосистем привело нас к идее необходимости рассмотрения всякого объекта изучения экологии с использованием какой-либо одной из двух возможных систем отсчета — демоцентрической (выстроенной вокруг популяции) или ценоцентрической (выстроенной вокруг сообщества или экосистемы) (Озерский, 2009).

Таким образом, популяция, наряду с экосистемой, оказывается одним из центральных понятий экологии. Это понятие крайне востребованно не только в демоэкологии — разделе экологии, посвященном структуре и динамике популяций, — но и в синэкологии (где также бывает уместно обращение к демоцентрической системе отсчета), и в аутэкологии, как в ее модернизированном классическом варианте («раздел экологии, посвященный изучению видовых особенностей реагирования организмов (индивидуумов или популяций) на факторы среды и “образу жизни” популяций» — Миркин, Розенберг, 1983: с. 15—16), так и в подвергнутом ревизии с учетом современного использования соответствующих терминов и понятий (раздел экологии, характеризующийся использованием особого, аутэкологического подхода, состоящего в изучении реакций какой-либо надорганизменной биосистемы (например, популяции) на воздействия факторов внешней среды — Озерский, 2009).

Термин «популяция» был введен в науку в близком к современному значении датским ботаником и генетиком В. Л. Юхансенем¹ в начале XX века². Первоначально он не имел строгого определения и обозначал «расу, население, поголовье какого-либо вида» («Eine Rasse, eine Bevölkerung, ein Bestand irgend einer Art»), используемое в генетических исследованиях и могущее быть генетически неоднородным (Johannsen, 1903 с. 4). В настоящее время термин «популяция» применительно к группе особей используется в нескольких разделах биологии: в экологии, в генетике и в теории эволюции (это без учета использования данного термина для обозначения других биологических объектов, например, совокупностей клеток определенного типа в составе многоклеточного организма). Достаточно подробный разбор «экологического», «генетического» и «синтетического» («эволюционистского») подходов к популяции приведен в монографии А. В. Яблокова (1987); в той же самой монографии сформулировано определение популяции, согласно которому популяция и понимается в настоящей работе: «популяция — это минимальная самовоспроизводящаяся

1 В русскоязычной литературе обычно используется фонетически менее точная транслитерация фамилии «Йогансен».

2 Встречающиеся в более ранней литературе, в том числе и в русской (напр., Высоцкий, 1915а: с. 1114 (2)), случаи использования слова «популяция» не несут современной смысловой нагрузки; «популяция» в них — не более, чем синоним слова «население».

группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое гиперпространство»³ (Яблоков, 1987: с. 150). Использование этого определения, однако же, не лишено некоторых трудностей, на часть из которых указывал также и сам Яблоков, в той же монографии.

При использовании понятия популяции в экологии можно столкнуться с рядом проблем, носящих более или менее общий характер. Среди необходимо упомянуть следующие.

Во-первых, нельзя забывать, что представление о том, что популяции четко обособлены друг от друга, — это упрощение. Нередко границы между разными популяциями провести затруднительно или вовсе невозможно. Например, постоянное перемещение водных масс в океане приводит к тому, что видовые ареалы планктонных организмов состоят из однородно заселенных основных частей, в пределах которых невозможно образование обособленных популяций из-за постоянного переноса особей круговоротами течений, и областей выселения (образуемых организмами, навсегда выносимыми течениями из основных частей ареалов), которые можно рассматривать как зависимые субпопуляции (К. В. Беклемишев, 1966). Другой пример — виды, имеющие огромные непрерывные ареалы, в пределах которых нет сколько-нибудь значимых препятствий для обмена генами, а перекрестное оплодотворение с высокой вероятностью возможно между особями различного географического происхождения — как, например, у ветроопыляемых древесных растений. Так, по генетическим признакам большая часть локальных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающих на суходолах предлесостепи и средней тайги Западной Сибири, не имеет четких границ, отделяющих их от соседних (Петрова, 2002).

Во-вторых, упрощением было бы и представление о том, что популяция — это нечто однородное и не дифференцированное далее на внутривидовую популяцию.

3 Впоследствии (Яблоков, Юсуфов, 2006) это определение было несколько модифицировано тем же автором: вместо «собственного экологического гиперпространства» речь стала идти о «собственной экологической нише» (с. 97). Две редакции этого определения по своему смыслу практически эквивалентны друг другу. Вторая из них лишена некоторой неточности в формулировке, свойственной первой (по-видимому, было бы удачнее говорить не о «собственном экологическом гиперпространстве», а о «собственном гиперобъеме в экологическом гиперпространстве»). В то же время, она имеет существенный в данном случае недостаток, которого лишен первый вариант определения, — ссылку на понятие экологической ниши. Дело в том, что понятие популяции, в свою очередь, используется в принятом нами (Озерский, 2013, 2014а, 2015) определении ниши. Таким образом, при использовании здесь более поздней редакции этого определения популяции возник бы порочный логический круг.

ные группы (микрорасулы, демы и т. п.). Об ограниченности подобной «менделевской» модели популяции достаточно много написано в монографии А. В. Яблокова (1987). Тем не менее, коль скоро обмен генами внутри популяции приводит к ее функционированию как элементарной эволюционной единицы, а фенотипическое сходство особей (проявляющееся также и в относительном единообразии выстраиваемых ими отношений со средой обитания), экологические внутривидовые взаимодействия, а также химические, поведенческие и прочие информационные механизмы интегрируют ее в единое целое по отношению к среде обитания, то во многих случаях вполне возможно абстрагироваться от сложности внутренней структуры популяций. В то же время, это абстрагирование уместно далеко не всегда. Например, сложная возрастная структура и полиморфизм особей оказываются свойствами популяций, чрезвычайно важными для формирования их экологических ниш.

Некоторые общие термины и понятия. Характеристика популяционного уровня организации живого была бы неполной без упоминания таких понятий, как дем и метасулы.

Термин «дем» («deme») был введен в популяционную биологию в 1-й половине XX века в кратком сообщении британских ботаников Дж. С. Л. Гилмора и Дж. У. Грегора (Gilmour, Gregor, 1939: с. 333) для обозначения внутривидовых группировок различной природы. Авторы предложили различать гамодем (gamodeme) — «более или менее замкнутое локальное сообщество», характеризующееся более частыми обменами генами между входящими в нее особями, по сравнению с особями из разных гамодемов («a deme forming a more or less isolated local intrabreeding community»); топодем (topodeme) — группировку, занимающую определенную географическую область («a deme occupying any specified geographical area»); экодем (ecodeme) — группировку, занимающую определенное экологическое местообитание («a deme occupying any specified ecological habitat»). Эта классификация представляла собой безусловный шаг вперед в формировании подходов к описанию внутренней структуры популяций, однако при этом имела весьма общий характер и была явно недостаточна для описания всего разнообразия проявлений внутривидовой дифференциации. Термин «дем», в конечном итоге, широко распространился в популяционной биологии, однако, преимущественно, в значении, соответствующем «гамодему» Гилмора и Грегора.

Что касается термина «метасулы», то он был предложен американским экологом Р. Левинсом (Levins, 1970) для описания широко распространенного в природе явления, состоящего в том, что биологический вид может быть представлен в природе пространственно обособленными друг от друга группировками особей, причем каждая такая группировка сама по себе могут быть неустойчивой и поддерживаться (и даже возобновляться после вымирания) за счет им-

мигрантов из других подобных же группировок. Соответственно этому, Левинс понимал под метапопуляцией «популяцию, состоящую из популяций», которые могут локально вымирать и восстанавливаться путем реколонизации («a population of populations which go extinct locally and recolonize», Levins, 1970; p. 105). В относительно недавних публикациях метапопуляция определяется как «сеть из часто малых, но более или менее независимых в репродуктивном отношении локальных популяций (часто называемых демами), связанных друг с другом посредством миграций» («a network of often small but reproductively more or less independent local populations (often called demes) connected by migration» — Saccheri, Hanski, 2006: с. 341), Согласно А. В. Шевкуновой и О. Ю. Урбанович (2010: с. 80), «метапопуляция — это совокупность локальных популяций, дискретных (или относительно дискретных) в пространстве, взаимодействующих друг с другом путем расселения диаспор или генетического потока <...>. Обычно в качестве метапопуляции выступает комплекс локальных популяций того или иного вида в пределах ландшафта, крупного лесного массива и т. п.».

Концепция метапопуляции оказалась чрезвычайно продуктивной в прикладной демоэкологии (прежде всего, для описания динамики популяций насекомых — сельскохозяйственных вредителей и сорных растений, а также редких и исчезающих животных, нуждающихся в охране) и получила широкое распространение. За несколько десятков лет создано большое количество математических моделей, описывающих динамику метапопуляций (например, Levins, 1969, 1970; Hanski, 1991, 2001; Hanski, Gilpin, 1991; Hanski, Gyllenberg, 1993; Hanski et al., 1995, 1996; Gyllenberg, Hanski, 1997; Heino, Hanski, 2001; Hanski, Ovaskainen, 2003; Ovaskainen, Hanski, 2001, 2002, 2003a,b), с использованием данного понятийного аппарата изучен целый ряд природных популяций различных видов животных⁴, растений⁵, грибов (например, трутовиков — Penttila et al., 2006) и лишайников (*Lobaria pulmonaria* L. (Hoffm.) — Snäll et al., 2005). В то же время, следует признать, что концепция Левинса не была чем-то принципиально новым, ей предшествовали в той или иной

4 В частности, это американская сеноставка *Ochotona princeps* (Richardson) (Moilanen et al., 1998); трехпалый дятел *Picoides tridactylus* (L.) (Pakkala et al., 2002); бабочки-нимфалиды перламутровка эвномия *Procllossiana eunomia* (Esp.), шашечница авриния *Euphydryas aurinia* (Rott.), шашечница матурна *E. maturna* (L.), шашечница-диктина *Melitaea diamina* (Lang.), шашечница-цинксия *M. cinxia* (L.), шашечница аталия *M. athalia* (Rott.) (Hanski et al., 1995; Hanski, Singer, 2001; Petit et al., 2001; Wahlberg et al., 2002; Ovaskainen, Hanski, 2004); наездники *Cotesia melitaearum* (Wikinson) (сем. Braconidae) (Lei, Camara, 1999; Kankare et al., 2005) и *Hyposoter horticola* (Grav.) (сем. Ichneumonidae) (Kankare et al., 2005).

5 В частности, это подорожник ланцетолистный *Plantago lanceolata* L., вероника колосистая *Veronica spicata* L. (Hanski, Heino, 2003); кадило сарматское *Melittis sarmatica* Klok. (Шевкунова, Урбанович, 2010).

степени аналогичные модели, описывающие внутреннюю организацию популяции. Хотя эти модели и не были подкреплены математическими формулами, они гораздо более подробно описывали структурно-функциональную организацию биосистем популяционного уровня организации.

Прежде всего, в этой связи следует указать на сформулированное Н. П. Наумовым (1955, 1963) представление об иерархической структуре видов и популяций (далее — «модель Наумова»). Согласно Наумову (1963: с. 301), биологический вид имеет, в общем случае, следующую пространственно-экологическую организацию: «Среди территориальных группировок самые крупные — подвиды занимают географически однородную часть ареала. Они распадаются на географические популяции, каждая из которых населяет определенный ландшафтно-географический район, отличающийся прежде всего ландшафтно-климатическими особенностями. Географические популяции распадаются на экологические популяции, образующие поселения животных в определенных биотопах. Наконец, экологическую популяцию, или население одного биотопа, если он неоднороден, можно расчленить на еще более мелкие группы, заселяющие элементы мозаичного ландшафта, — элементарные популяции⁶». В качестве синонима для обозначения экологических популяций Наумов (1955, 1970) использовал также выражение «местные популяции», а в отношении населяемых ими ландшафтов использовал термин «станции».

Помимо элементарных популяций, Наумовым (1967, 1970, 1973б) рассматривались также парцеллярные группы, или парцеллярные группировки, иногда обозначавшиеся им также и как парцеллярные популяции (Наумов, 1970: с. 136). Эти группировки характеризовались Наумовым как группы непосредственно взаимодействующих друг с другом особей. Различия между элементарными популяциями и парцеллярными группировками в изложении Наумова не вполне отчетливы. Как можно заключить из текста его статей (Наумов, 1970, 1973б), парцеллярная группировка представляет собой частный случай элементарной популяции, характеризующийся относительным постоянством индивидуального состава и хотя бы временной самостоятельностью (сочетающейся с обязательным сохранением взаимодействий с другими аналогичными группировками). Следует также отметить, что Наумов отождествлял в своих работах демы (гамодемы Гилмора и Грегора) либо с элементарными популяциями (1970), либо с парцеллярными группировками (1973б).

Предложенная Наумовым картина популяционной структуры вида, конечно, является, по меньшей мере, дискуссионной. Так, генетический аспект популяционной структуры вида в ней отодвинут на второй план, а самостоятельность в

6 В более раннем издании «Экологии животных» (Наумов, 1955) речь шла не об элементарных популяциях, а об элементарных объединениях внутри популяций.

этом отношении «популяций» низших рангов объявляется крайне малой (что, по мнению автора настоящей работы, вызывает сомнения в корректности использования в их отношении термина «популяция»): «В свою очередь географические популяции распадаются на “экологические популяции”, представляющие население различных биотопов (стаций). Эти мелкие группировки особенно часто перемешиваются при всяких перекочевках животных, и поэтому их изоляция и самостоятельность временны и относительны» (Наумов, 1955, с 50). Также и целесообразность рассмотрения вида и подвида как понятий, имеющих самостоятельную ценность в популяционно-экологических исследованиях, как это делал Наумов, представляется автору настоящей работы крайне сомнительной. Кроме того, обращает на себя внимание не учитываемая Наумовым возможность существования географических барьеров и, соответственно, разобщенных ими подвидов и популяций в пределах одного и того же ландшафтно-географического района. Наконец, крайне спорной представляется «привязка» Наумовым иерархии популяций разного уровня (за исключением парцеллярных) к иерархии экосистем (с учетом сомнительности объективного существования последней в природе). В то же время, нельзя не заметить, что «географическая популяция» и входящие в ее состав «экологические» и «элементарные популяции» в значительной мере перекликаются, соответственно, с метапопуляцией и с локальными популяциями, как их понимают Левинс и его последователи, по меньшей мере в том отношении, что биосистемы популяционного уровня организации представлены в обеих моделях как иерархические образования, состоящие из более мелких биосистем также популяционного уровня.

Вторая, еще более детализированная и, по мнению автора настоящей работы, достаточно убедительная описательная модель популяции, учитывающая сложность, многогранность и иерархичность ее структуры, принадлежит В. Н. Беклемишеву (1960). Что касается иерархичности, то у Беклемишева она описывается через понятия сложной популяции и субпопуляции: «естественные популяции, как правило, обладают иерархической структурой: они входят в состав популяций высшего порядка и сами слагаются из популяций низшего порядка. Поэтому естественные популяции, как правило, являются сложными популяциями, или комплексами популяций» (с. 41); «Если вид обильно представлен в одних биоценозах комплекса и очень малочислен в других, мы будем иметь сравнительно хорошо отграниченные густые “популяции” и между ними — пространства, занятые разреженными “популяциями” того же вида. <...> Такого рода популяционные единицы, намечающиеся внутри единой, сложной популяции, мы будем обозначать как субпопуляции» (с. 44). При этом, в отличие от Наумова, Беклемишев не ограничивался констатацией иерархичности структуры популяций и различал несколько типов популяций низкого ранга

(фактически — «субпопуляций»), основываясь на продолжительности их существования и способах его поддержания в рамках «сложной популяции». Всего им было охарактеризовано 6 типов этих популяций.

1. Независимые популяции. «Приток особей, получаемых данной популяцией извне, не играет существенной роли, количество оседающего на месте собственного приплода вполне достаточно для ее поддержания и в основном определяет ее численность. Такие популяции обладают полной способностью самовоспроизведения и являются в этом смысле *независимыми популяциями*» (Беклемишев, 1960: с. 45).

2. Полузависимые популяции. «Приток особей, получаемых данной популяцией извне, значительно повышает ее численность, хотя и собственного приплода достаточно для поддержания ее существования (правда, на более низком уровне численности). Такие популяции можно обозначить как *полузависимые популяции*» (Беклемишев, 1960: с. 45).

3. Зависимые популяции. «Популяция хотя и размножается, но ее собственный приплод не покрывает смертности, и без притока особей извне, из других популяций своего вида, данная популяция полностью вымерла бы. Такие популяции мы обозначим как *зависимые популяции*» (Беклемишев, 1960: с. 45).

4. Псевдопопуляции. «Данная группа особей совершенно неспособна поддерживать свое существование за счет собственного приплода (не обладает никакой способностью к самовоспроизведению), будь то в силу отсутствия размножения или в силу выноса с территории всех особей расселительной стадии. Такие группы особей всецело обязаны своим существованием притоку особей извне, из каких-либо других популяций своего вида. Они иногда длительно и постоянно населяют ту или иную территорию и играют большую роль в ее биоценозах, и тем не менее не являются полноценными популяциями, так как не способны к самовоспроизведению; они представляют вполне зависимые популяции — предельный случай в ряду постепенного нарастания зависимости данной популяции от других популяций своего вида. Но вполне зависимая популяция, неспособная к самовоспроизведению, тем самым лишена некоторых из характернейших черт типичных популяций. Поэтому вполне зависимые популяции мы в дальнейшем будем обозначать как *псевдопопуляции*» (Беклемишев, 1960: с. 46).

5. Временные популяции. «Временные, или периодически возникающие, популяции представляют, подобно зависимым популяциям, переходную форму между независимыми популяциями и псевдопопуляциями. Временные, или периодически возникающие, популяции появляются в малоблагоприятных для данного вида биотопах при проникновении особей из постоянных поселений вида и сохраняются в течение более или менее длительного отрезка времени всецело или частично за счет собственного воспроизведения. Однако по миновании благоприятного для них

периода (например, ряда лет с благоприятной погодой) такая популяция вымирает и в течение более или менее долгого времени в данном биотопе отсутствует, вновь возникая при новом заносе особей из постоянных поселений вида и наступлении благоприятных условий» (Беклемишев, 1960: с. 46).

6. Гемипопуляции. Согласно Беклемишеву (1960: с. 47), «с псевдопопуляциями не следует смешивать поселения отдельных фаз жизненного цикла гетеротопных животных. <...> Популяция *A[nopheles] maculipennis*, как других гетеротопных животных, несмотря на свое построение из двух частей, представленных разными фазами жизненного цикла и заселяющих совершенно различные биотопы, все же представляет нечто цельное. Составляющие ее части — имагинальную и предимагинальную, скорее можно назвать *гемипопуляциями* (полупопуляциями), чем псевдопопуляциями». Более универсальное определение гемипопуляции дал К. В. Беклемишев (1969: с. 23): «Гемипопуляции суть поселения отдельных фаз жизненного цикла гетеротопных животных, т. е. таких, у которых разные фазы цикла живут в различных биотопах». Кроме того, в паразитологии этим термином нередко обозначают определенную независимую часть популяции паразита, стадию или возраст в жизненном цикле, не способную к воспроизводству в отрыве от популяции (Balashov, 2000). Таким образом, под гемипопуляциями следует понимать части одной и той же популяции, пространственно и экологически разобценные в силу их разной экологической специализации.

Впоследствии некоторые изменения в эту схему были внесены Г. Х. Шапошниковым (1974), который предложил различать **перманентные** и **темпоральные** популяции. Согласно Шапошникову (1974: с. 109), «перманентная популяция (популяция в узком, строгом смысле слова) — это постоянно саморегулирующаяся система разнообразных, родственных между собой особей, относительно устойчивая во времени и пространстве и способная к неограниченно длительному самовоспроизведению, к приспособлению и эволюции в составе одного или нескольких биогеоценозов», а «темпоральная популяция в противоположность перманентной не способна к длительному самовоспроизведению и вследствие этого к самостоятельной эволюции», «темпоральные популяции не могут долго существовать независимо от одной или нескольких перманентных», однако потенциально способны при благоприятных условиях превращаться в перманентные. При этом Шапошников считал независимые и полузависимые популяции Беклемишева частными случаями перманентной популяции, а псевдопопуляции, зависимые и временные популяции — частными случаями темпоральной.

По мнению автора настоящей работы, концепция Беклемишева, дополненная Шапошниковым, принимает в рассмотрение гораздо более широкий круг явлений, чем концепция Наумова: в отличие от последнего, указанные авторы учитывали не только пространственную организацию популяции, но и динамические

процессы обмена особями (и, соответственно, генами), тем самым приведя свою концепцию в большее соответствие потребностям популяционно-генетических исследований. Вместе с тем, классификация популяций в ней не обладает логическим единством: по существу, в ней скрываются три относительно независимые друг от друга классификации, построенные по разным принципам. Во-первых, это классификация, основанная на пространственной организации популяций, в рамках которой различаются сложные популяции (комплексы популяций) и субпопуляции. Следует заметить, что, как и в случае с терминологией Наумова, имеется вполне однозначное смысловое совпадение терминов Беклемишева и Левинса: «сложная популяция», или «комплекс популяций»⁷, соответствует «метапопуляции», а «субпопуляция» — «локальной популяции». Во-вторых, это классификация, в основу которой положены различия в степени генетической автономности популяций (независимые, полузависимые, зависимые, псевдопопуляции). В-третьих (у Шапошникова), это классификация, основанная на различиях в продолжительности существования популяций (перманентные и темпоральные). Кроме того, особняком в работе Беклемишева стоит введение такого безусловно полезного, однако не укладывающегося в просматривающиеся в ней классификационные схемы понятия, как гемипопуляция.

Как можно заметить, и модель Наумова, и модель Беклемишева—Шапошникова затрагивают, в том числе, и те аспекты структуры популяций, на которые обращали внимание Левинс и его последователи. Таким образом, концепция метапопуляции оказывается лишь одной из многих попыток описания сложной структуры биосистем популяционного уровня организации. Безусловно, развитый математический аппарат и широкое и успешное использование в решении прикладных задач выдвигают модель Левинса на первый план по отношению к ее предшественницам. В то же время, принятая в ней терминология представляется не слишком удачной, однако легко и без ущерба поддающейся коррекции. Неудобство терминологии Левинса состоит в том, что если рассматривать популяцию как систему, элементы которой связаны воедино общим генофондом (например, следовать определению популяции, сформулированному А. В. Яблоковым (1987) (см. с. 4 настоящей работы)), то популяции в таком понимании в наибольшей

7 Следует заметить, что Беклемишев в той же самой работе ввел также термин «суперпопуляция», однако по своему смыслу он не соответствует «метапопуляции» Левинса. Согласно Беклемишеву (1960), суперпопуляцией следует называть «всякую популяцию, непрерывно населяющую настолько большую территорию, что самые размеры этой территории препятствуют взаимодействию удаленных друг от друга ее частей» (с. 45). Как нетрудно заметить, понятие суперпопуляции не отражает какой-либо дифференцированности данной биосистемы, оно введено только для отражения отрицательного влияния большого ареала популяции на свободный обмен генами.

степени соответствует именно «метопопуляция», поскольку, в общем случае, именно она представляет собой более или менее автономную с генетической точки зрения систему. В то же время, входящие в ее состав «локальные популяции», в силу своей вовлеченности в «общеметопопуляционный» обмен генами, оказываются в рамках терминологии Яблокова (1987) лишь «формами популяционного ранга» (как им были названы отдельные особи и группы особей, сами по себе не удовлетворяющие определению популяции, однако потенциально способные основать новые полноценные популяции). Иными словами, при использовании терминологии Левинса «метопопуляция» оказывается центральным объектом в децентрализованной системе отсчета, а популяционный уровень организации живого должен был бы быть переименован в «метопопуляционный», что представляется неудобным и неоправданным. В то же время, основа понятийного аппарата концепции Левинса вполне может быть сохранена при отказе (частичном, а возможно, и полном) от термина «метопопуляция»: для этого достаточно использовать для обозначения левинсовской «метопопуляции» термин «популяция», а его «локальные популяции» обозначить как «субпопуляции». Как нетрудно заметить, ничего принципиально нового в этом предложении нет. Выше уже отмечалось, что «субпопуляция», как она трактовалась Беклемишевым (1960), вполне соответствует «локальной популяции» Левинса. Термин «субпопуляция» в этом же самом значении употреблялся также и авторами, развивавшими модель Левинса и следовавшими, в целом, его терминологии (Iwasa, Roughgarden, 1985; Elliott, 2004; Kashtan et al., 2009; Горбач, Кабанен, 2009; Горбач и др., 2010). К этому следует добавить, что и сам Левинс в более ранней работе (Levins, 1969) вполне успешно обошелся без использования термина «метопопуляция» и писал о «локальных популяциях» («local populations») в составе популяции, а не метопопуляции.

Приведенные выше модели являются лишь несколькими примерами подходов к описанию разнообразия и структуры популяций. В действительности же таких подходов разными авторами предложено гораздо больше, причем их вполне можно разбить на несколько естественных групп. Ниже подробно рассматриваются группы подходов к выделению структурных и функциональных подразделений внутри популяций, при этом особое внимание уделяется степени соответствию этих подразделений децентрализованной и централизованной системам отсчета.

В целом, неоднородность «яблоковской» популяции может быть описана с использованием, по меньшей мере, шести разных групп подходов. Для наименования этих групп ниже используются наиболее важные для них свойства популяций.

1. Внутренняя (демографическая) дифференцированность. Таким образом может быть обозначена структура популяции, описанная без прямого уче-

та особенностей взаимодействия выделенных подразделений со средой обитания и друг с другом (что не исключает, однако, использования результатов такого описания для объяснения, в том числе в эволюционном аспекте, характера ее участия в функционировании сообществ и экосистем). В рамках этого подхода изучаются, например, соотношение полов у раздельнополых организмов и представленность в популяции различных возрастных групп (когорт). Знание возрастной структуры популяций широко востребовано при объяснении и прогнозах динамики их численности, а также при оценке их продуктивности (см., напр., «Методы определения...», 1968; Иванова, 1975; Алимов, 1989; Алимов, Финогенова, 1975; Алимов и др., 2013; Меншуткин и др., 2004). В рамках этого же подхода же следует рассматривать описательные исследования генетической структуры популяций (частот аллелей, фенотипов и т. п.). В целом, подход отражен в большом количестве сводок и учебной литературы (см., напр., Одум, 1975, 1986; Яблоков, 1980, 1987) и должен, по-видимому, считаться классическим для демэкологии.

2. Пространственная неоднородность. В данном случае речь идет только о неоднородности распределения членов популяции в физическом пространстве, без анализа состава скоплений особей и причин их образования. С использованием именно такого подхода главным образом и рассматриваются «локальные популяции», или «локальные субпопуляции», в рамках левинсовой концепции метапопуляции. Следует заметить, что Левинс (Levins, 1969), безусловно, обращал внимание на то, что в разных географических точках (соответствующих разным «локальным популяциям») могут различаться условия среды (это обстоятельство учитывалось в предлагавшейся Левинсом математической модели). В то же время, дифференциация «большой» популяции на «локальные» популяции не связывалась в статье Левинса причинно-следственными отношениями с неоднородностью сред обитания. Соответственно этому, говорить о принципиальной ценоцентричности «локальных популяций» в рамках концепции Левинса нет оснований. Следует также заметить, что связи между «локальными» популяциями, безусловно, обсуждались Левинсом с демоцентрических позиций (хотя и без учета функциональной дифференциации «метапопуляции»).

Можно считать близким к подходу Левинса подход, использованный в модели Наумова («географические» и «экологические» популяции), учитывающей, однако, помимо пространственной неоднородности, также и элементы экологической дифференциации. Во-первых, «экологическая популяция», согласно модели Наумова, локализуется в определенном биотопе. В понимании же термина «биотоп» Наумов (1963), по его собственному утверждению, следовал немецкому зоологу и биогеографу Р. Гессе⁸. В свою очередь, Гессе под биотопом

8 Какая именно работа Гессе имелась в виду, Наумов не указал. Можно, однако, предположить, что это могло быть, например, его пособие по экологической зоогео-

понимал элементарный участок физического пространства, достаточно однородный в отношении абиотической среды и заселенный сходной биотой, при этом совокупность взаимозависящих друг от друга живых организмов, населяющих биотоп, обозначалось Гессе как «сообщество жизни, или биоценоз» (Hesse, 1924: с. 143: «*Lebensgemeinschaft oder Biocönose*»; Hesse et al., 1937: с. 137: «*animal community*⁹ or *biocoenosis*»). Во-вторых, Наумов (1963) в характеристике понятия популяции цитирует М. С. Гилярова (1954: с. 773), писавшего, что «в каждом конкретном местообитании (биотопе) популяция данного вида входит в конкретный биоценоз, и обычно границами популяции вида являются границы того или иного биоценоза, в который данный вид входит», и без каких-либо комментариев сразу же за этой цитатой заявляет о том, что «толкование популяции как естественной пространственной группировки особей наиболее правильно» (с. 300—301). Очевидно, что если, следуя А. Тэнсли (Tansley, 1935), считать экосистему состоящей из сообщества (= биоценоза) и экотопа (= биотопа), то такое связывание популяций с биотопами и биоценозами означает их связывание также и с экосистемами (при этом, по-видимому, географическая популяция должна считаться соответствующей биому, экологическая популяция — биогеоценозу, а элементарная популяция — экосистеме меньшего, чем биогеоценоз, масштаба). Таким образом, Наумов исходил из предположения о соответствии пространственных границ экосистем и популяций, то есть его модель не подразумевает разграничения демоцентрической и ценоцентрической систем отсчета и все разномасштабные «популяции» в ее рамках можно считать ценоцентричными не с меньшим основанием, чем демоцентричными. Важным представляется также и то, что Наумов признавал существование нескольких четких, фиксированных, иерархически соподчиненных уровней экосистем (что, по меньшей мере, является спорным и плохо согласуется с господствующей в настоящее время парадигмой экологического континуума). Любопытно, что Е. Л. Любарский (1976), придерживаясь восходящей к Тэнсли (Tansley, 1935) трактовки экосистемы как «безразмерного» понятия и, в то же время, опираясь на согласующиеся с ценоцентрической системой отсчета представления Наумова о внутренней организации популяций, пришел к идее о возможности построения иерархических систем вложенных

графии (Hesse, 1924) или же основанное на нем англоязычное пособие, переработанное У. К. Олли и К. П. Шмидтом (ссылка на него имеется в указанной книге Наумова; Hesse et al., 1937). Следует заметить, однако, что трактовка биотопа в этих двух книгах Гессе была почти идентичной.

- 9 По-видимому, здесь имеет место не вполне точный перевод немецкого слова «*Lebensgemeinschaft*» («сообщество жизни») английским словосочетанием «*animal community*» («сообщество животных»).

друг в друга популяций совершенно произвольного ранга, вплоть до «планетарной видовой популяции», охватывающей всё множество особей данного вида, обитающих на Земле (что, на взгляд автора настоящей работы, лишило понятие популяции содержательного смысла: в частности, такая трактовка понятия популяции несовместима с представлением о ней как о носительнице единого генофонда и о центральном элементе микроэволюции).

Исходя из перечисленных проблем, можно заключить, что, по всей видимости, использование только «пространственных» подходов недостаточно для удовлетворительного описания внутренней неоднородности популяций. Тем не менее, в сочетании с другими подходами они могут оказываться весьма полезным. Как можно будет видеть ниже, их элементы нередко вполне органично вписываются в реализацию других подходов к описанию структуры популяций.

3. Генетическая структурированность. Данная группа подходов к описанию структуры популяций обращает основное внимание на закономерности обмена генетической информацией между членами популяции. При этом вся популяция (иногда, как и при первом подходе, называемая метапопуляцией: например, van Boven, Weissing, 1999), рассматривается как совокупность демов. В отличие от «локальной популяции» первой группы подходов, дем (deme) определяется сугубо через генетические понятия, более или менее соответствуя «гамодему» Гилмора и Грегора (Gilmour, Gregor, 1939). Например, согласно М. Б. Гамильтону (Hamilton, 2009), субпопуляция, или дем, — это часть всей популяции, которая испытывает ограниченный поток генов из остальных частей популяции, так что частоты аллелей в ней эволюционируют в определенной степени независимо («A portion of the total population that experiences limited gene flow from other parts of the total population so that its allele frequencies evolve independently to some degree»: с. 107). Подобные подходы, безусловно, имеют ценность для эволюционно-генетических исследований, однако мало полезны, если перед исследователем стоит задача изучения взаимодействия популяции со средой ее обитания — поскольку при последовательном их использовании связь между демами и экосистемами не рассматривается. Система отсчета при таких подходах, безусловно, является демоцентрической. Следует также отметить, что использование термина «метапопуляция» вместо «популяция» в рамках данной группы подходов также не дает сколь-либо заметных преимуществ с точки зрения обеспечения однозначности терминологии.

4. Ценоцентрическая фрагментация. Отличительной чертой подходов данной группы является последовательное применение ценоцентрической системы отсчета к биосистемам популяционного уровня организации. По своему содержанию и происхождению подходы данной группы теснейшим образом связаны с описанными выше «пространственными» (весьма показательна в

этом отношении попытка Е. Л. Любарского (1976) совместить эти две группы подходов при построении единого «экосистемного ряда понятий популяции»), а их использование восходит к работам отечественных геоботаников. Первоначально в этих работах границами популяции считались границы фитоценоза, в котором представлен данный вид растения (Работнов, 1950: с. 466: «Под популяцией следует понимать совокупность особей вида, произрастающих в определенном ценозе»). Такая трактовка популяции, однако, входила в противоречие с представлениями о ней, бытовавшими уже в середине XX века (например, в работах зоологов), поэтому Б. А. Быков (1953) оговаривал, что популяция в трактовке Работнова — это «популяция в геоботаническом смысле этого слова» (с. 128), или «популяция геоботаническая» (с. 454), подчеркивая тем самым неуниверсальность данной трактовки¹⁰. Впоследствии для обозначения таких совокупностей стали использоваться особые термины. В статье В. В. Петровского (1961) был введен термин «ценотическая популяция». А. А. Корчагин (1964) использовал в этом же значении термины «ценозная популяция» и «ценопопуляция»; последний термин получил впоследствии широкое распространение в отечественных геоботанических работах. В настоящее время под ценопопуляцией в экологии растений понимается «совокупность особей одного вида в пределах фитоценоза» (Миркин, Розенберг, 1983: с. 122), иногда вместо «вида» в подобных определениях фигурирует популяция (Жукова и др., 2010); последний подход представляется автору предпочтительным (см. с. 20 настоящей работы). Ю. А. Злобин (1989), определявший ценотическую популяцию как «совокупность особей вида, находящуюся в пределах контура определенного фитоценоза» (с. 6), совершенно справедливо отмечал следующее: «В рамках такого определения ценотическая популяция не совпадает с локальной, отличаясь от нее приуроченностью к конкретному фитоценозу. Иногда к этому добавляют указание на разнородность возрастного и жизненного состояния особей этой совокупности» (с. 6). Это указание относительно разнородности состава ценопопуляции, по-видимому, во-первых, совершенно оправданно и, во-вторых, существенно отличает описываемую группу подходов от обсуждаемой ниже эколого-функциональной дифференциации. Об-

10 Представления о простом иерархическом соподчинении друг другу популяций и биоценозов можно встретить также и в относительно недавних работах — например, в посвященных моделированию надорганизменных биосистем публикациях Г. М. Алещенко и Е. Н. Букваревой (Алещенко, Букварева, 1991, 1994; Букварева, Алещенко, 2005, 2006, 2010а). Следует, однако, заметить, что указанные авторы в одной из последних своих публикаций (Букварева, Алещенко, 2010б) существенно откорректировали свою позицию, удачно использовав при этом понятие ценопопуляции и справедливо отметив упрощенный характер своей модели.

ращает на себя внимание также и отсутствие обязательных соответствий между границами ценопопуляции и границами функционально (например, генетически) обособленной внутрипопуляционной группировки.

Подходы данной группы должны иметь большое значение при описании структуры биоценозов и экосистем, так как именно ценопопуляциями представлены в них биологические виды. Однако в настоящее время подобные подходы используются практически исключительно при изучении ботанических объектов¹¹. Такая область применения подходов этой группы представляется неоправданно узкой, поскольку аналогичные растительным ценопопуляциям подразделения могут быть выделены также и в популяциях представителей прочих царств живого, в том числе и животных. В последнем случае ценоцентрическая природа понятия ценопопуляции проявляется особенно отчетливо. Если у растений, как у форм, в целом мало способных к переселению, ценопопуляции еще могут проявлять свойства более или менее целостных, в том числе и в экологическом, и в генетическом отношении, внутрипопуляционных группировок (Куркин, Матвеев, 1981; Юрцев, 1987; также см. обзор: Яблоков, 1987), — и то, эта целостность сильно зависит от экологической стратегии, реализуемой данной растительной популяцией¹² (минимальна у эксплерентов), — то у подвижных животных границы между экосистемами и популяциями (или даже обособленными внутрипопуляционными группировками) могут не совпадать совершенно (например, В. Н. Сукачев (1946) вполне справедливо писал о том, что одни и те же особи у таких животных могут одновременно принадлежать нескольким биоценозам). В

11 Попытка распространить понятие ценопопуляции на представителей других царств предпринята Л. А. Жуковой и ее соавторами: «Биоценозы образованы многочисленными ценопопуляциями (ЦП) или фрагментами популяций живых организмов, принадлежащих к различным царствам природы, так как включают микробоценоз, альгоценоз, зооценоз и фитоценоз, микоценоз, от которого иногда отделяют лишеноценоз» (Жукова и др., 2010: с. 10).

12 Переоценивать системную целостность растительных ценопопуляций не следует и по другим причинам. В геоботанике рядом авторов (Работнов, 1950; Жукова и др., 1976) признается существование не только «нормальных» (устойчиво самоподдерживающихся), но также инвазионных (только еще формирующихся за счет заносимых семян) и регрессивных (потерявших способность к самовозобновлению и также поддерживающихся за счет заноса семян) ценопопуляций. Очевидно, что этот занос представляет собой форму иммиграции, а сама зависимая от него ценопопуляция не может считаться вполне целостной системой. В свою очередь, присутствие в экосистеме инвазионных, равно как и регрессивных, ценопопуляций представляет собой естественное проявление экологических сукцессий и не является чем-то исключительным. Таким образом, существование растительных ценопопуляций, зависящих от притока иммигрантов, вполне закономерно.

то же время, ценопопуляция подвижных животных, не будучи реально обособленной частью популяции и не обладая достаточными свойствами целостной системы, выступает как полноценный компонент биоценоза и экосистемы, как со структурной, так и с функциональной точки зрения. Что же касается растений, то, хотя их неспособность к активным миграциям может являться предпосылкой для формирования внутри растительной ценопопуляции более тесных генетических взаимодействий, чем в целом внутри популяции, у них не следует недооценивать возможности переноса генов из одних ценопопуляций в другие. Например, в целом ряде случаев достаточно эффективным способом обмена генов между растительными ценопопуляциями оказывается перенос пыльцы ветром. Конечно, дальность распространения пыльцы зависит от многих факторов, в том числе от видовой принадлежности растений и от характера растительного покрова. Так, перенос пыльцы затрудняется при наличии лесных массивов. Известно, например, что основная часть пыльцы широколиственных пород не способна переноситься на большие расстояния и остается под пологом леса, в котором она выпадает, причем количество пыльцы, покидающей лесной массив, составляет не более 8% (см. обзор: Чепурная, 2009). В то же время, пыльца произрастающей на открытых пространствах амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) может в значительных количествах переноситься на расстояние до 3,5 км (Габрук и др., 2004). Для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) установлено, что на равнинной местности значительный, по-видимому, вполне достаточный для межпопуляционных скрещиваний уровень концентрации пыльцы поддерживается на расстоянии до 1 км от опушки леса, а в горах между соседствующими разновысотными ценопопуляциями во множестве поколений происходит непрерывная «эстафетная» передача генов (Петрова, 2002). Помимо пыльцевых зерен, у растений на большие расстояния способны распространяться также плоды и семена. Так, по данным И. В. Петровой (2002), в условиях Карпат семена сосны обыкновенной и ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) распространяются по течению горных рек и формируют жизненный самосев на расстоянии 17—20 км от материнских растений. Всё это свидетельствует о существенной генетической незамякнутости растительных ценопопуляций и об отсутствии качественных различий в этом отношении между ними и аналогичными им фрагментами популяций животных, занимающими территории определенных экосистем и вовлеченными в структуру последних. Независимо от того, о каком царстве живой природы идет речь, ценопопуляция выступает как своеобразное «представительство», «делегация» популяции в экосистеме, образуя в последней специфический мероценоз или даже (при выраженной экологической дифференциации ее членов) несколько мероценозов (который или которые вполне соответствуют определению синузиды 1-го порядка, сформулированному Х. Гамсом (Gams, 1918)) и од-

новременно участвуя в эволюционно-генетических процессах, затрагивающих всю популяцию. Поэтому представляется целесообразным считать ценопопуляцию важным общебиологическим понятием, крайне полезным при описании структурных взаимоотношений между популяцией и экосистемой.

Завершая разговор о понятии ценопопуляции, невозможно обойти вниманием одну тонкость. Как уже отмечалось выше, в формулировках этого понятия, предлагавшихся геоботаниками, многократно подчеркивались генетическая неоднородность ценопопуляций и несовпадение их границ с границами популяций как генетических систем. Например, согласно Петровскому (1961), «ценогическая популяция вида включает в себя все особи данного вида в пределах ценоза, независимо от их экотипических и генотипических особенностей» (с. 1619). Следует, однако, заметить, что подобный подход порождает проблему интерпретации количества и состава ценопопуляций в тех случаях, когда в одном и том же сообществе представлены фрагменты более, чем одной «яблоковской» популяции одного и того же вида. Вместе с тем, такие случаи не представляют собой чего-либо исключительного. Прежде всего, с ними неизбежно приходится сталкиваться, когда речь идет о крупномасштабных экосистемах, таких, как биомы. Встречаются они также и в экосистемах «средних» масштабов, в том числе соответствующих биогеоценозам Сукачева. Например, в одном и том же сообществе могут произрастать особи дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) «летней» (var. *praecox* Czern.) и «зимней» (var. *tardiflora* Czern.) форм, в значительной мере изолированных друг от друга репродуктивно из-за несовпадения сроков цветения (Wesołowski, Rowiński, 2008). Из зоологических примеров можно упомянуть, например, совместное обитание в морских водоемах особой горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.)) из популяций, связанных с разными нерестовыми реками, а также из популяций, нерестящихся в одних и тех же реках поочередно (в четные и в нечетные годы) (Семко, 1939; Берг, 1948; Смирнов, 1975; Антонов, Балуева, 2000), и совместные зимовки перелетных птиц, гнездящихся в разных географических точках. В последнем случае представляют интерес те виды, для которых характерно образование пар в местах гнездования, а не на зимовках (таковы, например, городская (*Delichon urbicum* L.) и деревенская (*Hirundo rustica* L.) ласточки (Колоярцев, 1989)). В отношении всех этих примеров закономерно может возникнуть вопрос: следует ли считать подобную сборную группировку, состоящую из особей одной и той же видовой, но разной популяционной принадлежности, единой ценопопуляцией?¹³ Из позиции, например, Петровского

13 Не менее закономерно может возникнуть также и другой вопрос — о том, не следует ли считать симпатрические популяции, не обменивающиеся генами между собой непосредственно, разными видами. Ответ на этот вопрос, однако, в конечном итоге сводится к выбору критериев вида. В частности, две не скрещивающиеся между собой популяции, в том числе и причисляемые к разным видам, могут быть иметь кос-

должен следовать положительный ответ на этот вопрос. В то же время, соглашаться с таким ответом едва ли было бы целесообразно по следующим причинам. Особи разной популяционной принадлежности, при условии выраженной генетической изоляции друг от друга (а в противном случае говорить, что они принадлежат к разным «генетическим» популяциям, нет оснований), с точки зрения пространственного распределения, динамики обилия, взаимодействий друг с другом и т. д. ведут себя друг по отношению к другу примерно так же, как особи разных, хотя и близкородственных, видов. При этом в таких процессах, как иммиграция, эмиграция, обмен генами, особи проявляют себя как члены определенных «генетических» популяций. Наконец, из-за несовпадения фенотипических особенностей члены разных популяций могут проявлять себя в одном и том же сообществе по-разному с экологической точки зрения (занимать разные экологические ниши). Всё это не позволяет считать такие «сборные» ценопопуляции биосистемами популяционного уровня организации. В то же время, в сообществах и экосистемах представлены не только фрагменты видовых ареалов, но и «делегации», составленные членами «яблоковских» популяций. Каждая такая «делегация» может поддерживать случайный или закономерный обмен особями или гаметам с другими частями своей популяции и, безусловно, является неотъемлемой частью последней. Специфика условий в конкретном ценозе определяет направление естественного отбора в пределах «делегации», что, в конечном итоге, отражается на генетической и фенотипической структуре популяции в целом. В свою очередь, приток иммигрантов (особей или гамет) в «делегацию» (а в определенной мере — также и отток эмигрантов из данной экосистемы в другие части популяционного ареала) снижает эффективность отбора. Очевидно, что с точки зрения популяционной биологии изучение такой «делегации» представляет значительно больший интерес, чем изучение «сборной ценопопуляции», не представляющей собой ни самостоятельной генетической системы, ни даже ее части, не имеющей общих входящих и исходящих потоков мигрантов, и т. д. В то же время, существенная часть публикаций, посвященных ценопопуляциям (в том числе и статьи Работнова — 1950, 1969, 1975), уделяет значительное, если не основное, внимание именно вопросам популяционной биологии. Поэтому представляется целесообразным использовать давно уже существующий термин «ценопопуляция» именно в отношении такой «делегации». Исходя из этих соображений, ценопопуляция трактуется в настоящей работе как

венный обмен генами через третьи популяции. Эта возможность может быть проиллюстрирована ситуацией с рассматриваемыми в последнее время в качестве самостоятельных видов серебристой чайкой *Larus argentatus* Pontoppidan и хохотушкой *L. cachinnans* Pall., которые не скрещиваются на западе Франции (Yésou, 1991), однако связаны друг с другом переходными формами, населяющими верхнее и среднее Поволжье (Panov, Monzиков, 1999).

часть популяции (а не вида вообще), пространственно расположенная в пределах одной экосистемы, то есть выделяемая по ценоцентрическому принципу. Такая модификация трактовки понятия ценопопуляции представляется вполне очевидной и давно назревшей. Следует также заметить, что фактически она уже используется в научной литературе. Например, Е. Н. Букварева и Г. М. Алещенко характеризуют ценопопуляции как «части реальных популяций, которые обитают в пределах данного сообщества» (Букварева, Алещенко, 2010б: с. 20), а Л. А. Жукова и ее соавторы считают ценопопуляции «фрагментами популяций живых организмов» (Жукова и др., 2010: с. 10). Кроме того, необходимо иметь в виду, что традиционные «геоботанические» ценопопуляции в большинстве случаев составлены особями одной и той же популяции (что соответствует определению, предлагаемому в настоящей работе). Что же касается «сборных ценопопуляций» (составленных особями разной популяционной принадлежности), то характер взаимоотношений между их членами, принадлежащими разным «генетическим» популяциям, в общем случае сводится к участию в сходных по своему составу консорциях (в частности, к наличию общих естественных врагов) и к конкуренции за какие-либо ресурсы — то есть он, как уже отмечалось выше, примерно такой же, как между обитающими в одном и том же ценозе представителями близкородственных, однако разных симпатрических видов. В конечном же итоге обсуждаемая проблема сводится к проблеме критериев вида в биологии и объективности существования видов. При этом, по мнению автора настоящей работы, две популяции, проявляющие себя в зоне перекрытия их ареалов как генетически изолированные друг от друга биосистемы, по меньшей мере в пределах этой зоны должны рассматриваться как популяции разной видовой принадлежности, не связанные друг с другом в отношении внутренней структуры, включая подразделение на ценопопуляции.

Однако фрагменты популяций, выделяемые в рамках ценоцентрической системы отсчета, — это не только ценопопуляции. К ним можно отнести также и внутрипопуляционные подразделения, рассматриваемые в паразитологии и применяемые в отношении паразитов. В отличие от ценопопуляций, являющихся, по крайней мере в ряде случаев, искусственно, формально выделяемыми группами особей, эти подразделения всегда носят более или менее естественный характер, поскольку каждая из них приурочена к определенной особи-хозяину, составляя вместе с ним особый мероценоз — паразито-хозяинную систему (по существу, подмножество индивидуальной консорции). Термины, используемые для обозначения этих группировок, подробно рассмотрены в обзорной статье Ю. С. Балашова (2000). В указанной статье, в частности, рассматриваются термины «инфраропуляция» («infraropulation»), совокупность особей одного вида паразита, населяющих одну особь хозяина: Esch et al., 1975; Margolis et al., 1982; Bush et al., 1997; Атаев и др., 2005; Галактионов и др., 2009; Кириллов, 2009), и «микроропуляция» (совокуп-

ность особей одного вида, населяющих один «микробиотоп»¹⁴, — Беклемишев, 1959, 1960). Совокупность всех инфрапопуляций паразита, связанных с одной популяцией вида-хозяина, называется компонентной популяцией («component population») (Margolis et al., 1982; Балашов, 2000), а вместе со свободноживущими гемипопуляциями они составляют суперпопуляцию, или супрапопуляцию («suprapopulation» — Margolis et al., 1982; Балашов, 2000). Наконец, «совокупность всех микропопуляций (индивидов) одной стадии развития одного вида паразита в конкретной экосистеме» Балашов (2000: с. 364) предлагал обозначать термином «макропопуляция» (причем из текста его статьи можно понять, что в ней границы популяций ошибочно считались соответствующими границам экосистем и, следовательно, из рассмотрения выпадала проблема выбора системы отсчета).

По мнению Балашова (2000), термины «инфрапопуляция» и «микропопуляция» являются синонимами (первый из которых употребляется преимущественно в англоязычной литературе, а второй — в русскоязычной), однако в действительности синонимия здесь неполная, так как в роли «микробиотопа» для микропопуляции может выступать также и неживой объект, в то время как инфрапопуляция всегда связана с живой особью-хозяином. Из этой разницы следует также и неполнота синонимии терминов «компонентная популяция» и «макропопуляция» (указание на эту синонимию также имелось в обсуждаемой работе Балашова).

Кроме того, важно отметить, что в русскоязычной паразитологической литературе термин «микропопуляция» может употребляться также и в более узком смысле, и тогда его значение оказывается существенно отличным от значения термина «инфрапопуляция». В этом случае фрагмент популяции паразита, населяющий одну особь хозяина может быть отнесен к одной из трех групп: либо это гемипопуляция (если в данной особи хозяина живет только одно поколение паразита, потомство которого полностью выселяется вовне), либо это микропопуляция (если в пределах данной особи хозяина реализуется полный жизненный цикл паразита), либо это микрогемипопуляция (если в данной особи хозяина реализуется лишь часть жизненного цикла паразита, при этом представленная более, чем одним поколением, не покидающим хозяина) (см. обзор: Пиндрус, 2003). При следовании такому подходу понятие инфрапопуляции должно считаться обобщающим для понятий гемипопуляции (в паразитологическом смысле), микропопуляции (в паразитологическом смысле) и микрогемипопуляции.

Безусловно, такое разнообразие терминов, обозначающих фрагменты популяции, выделенные согласно границам сообществ и экосистем, затрудняет их практическое использование (особенно с учетом частичного перекрывания

14 В рамках терминологии Балашова (2000), восходящей к работе В. Н. Беклемишева (1959, цит. по: Балашов, 2000), под микробиотопом понимается обособленная часть «биотопа»: например, это может быть организм особи-хозяина, нора, гнездо и т. п.

областей их применения). В частности, приходится согласиться с А. Н. Пиндром (2003), указавшим на неудачность термина «микрогомипопуляция», порождающего проблему «ложной этимологии» и, как следствие, ошибочного понимания. Можно согласиться с этим автором также и в отношении необходимости ревизии терминологии, применяемой в отношении составных частей популяций паразитов. По-видимому, однако, такая ревизия представляет собой отдельную большую задачу, явно выходящую за рамки настоящей работы (и подлежащую решению силами, прежде всего, паразитологов). Следует, однако, заметить, что потенциальная область применения этих терминов, по-видимому, существенно шире, чем описание тех или иных явлений, прямо относящихся к паразитизму. Можно полагать, что они пригодны для использования в отношении любых форм симбиоза (а возможно, и других консортивных отношений).

5. Демоцентрическая фрагментация. В некоторых случаях популяция рассматривается как комплекс группировок особей, однако состав и границы каждой такой группировки определяются не границами какого-либо объекта экосистемного уровня организации, как в случае ценоцентрической фрагментации, а границами какой-либо популяции или субпопуляции другого вида. Такой подход, по-видимому, принципиально применим к любым случаям, где популяция вовлечена на правах консорта в консортивные связи (и тогда фрагментация популяции-консорта определяется популяционной структурой эдификатора). На практике, однако, применение такого подхода известно автору только в отношении паразитов (при этом в роли эдификатора выступает популяция хозяина). По-видимому, наиболее последовательно этот подход представлен в статьях А. И. Грановича (1996, 2009; Granovitch, 1999), где структуру популяций паразитов предлагается описывать, в том числе, с привлечением понятия популяционной параструктуры. Согласно Грановичу, параструктура популяции состоит в ее расчлененности на т. н. парагруппировки (в английском варианте — «ragagroups»). Под последними Гранович понимает параллельно существующие части популяции, определенным образом связанные с популяцией хозяина. Согласно его статье 1996 г., совокупность локальных гемипопуляций паразита (группировок особей, связанных с одной особью хозяина и соответствующих инфрапопуляциям в терминологии других авторов), связанная с одной популяционной системой вида-хозяина, составляет т. н. парагемипопуляцию. В свою очередь, совокупность таких парагемипопуляций, соответствующих одному и тому же этапу жизненного цикла (что возможно, например, если паразит может проходить одну и ту же стадию развития за счет хозяев разной видовой принадлежности или если ареал популяции паразита захватывает ареалы нескольких популяций одного и того же вида-хозяина), составляет гемипопуляцию паразита. Наконец, совокупность гемипопуляций паразита, соответствующих каждой из стадий его жизненного цикла (включая свободноживущие) составляет его

популяцию. В работе 2009 г. Гранович называет и инфрапопуляции, и парагемипопуляции парагруппировками, различая при этом два уровня популяционной параструктуры. Гранович совершенно справедливо во всех трех цитируемых работах связывает существование параструктуры у популяций паразитов с фрагментированностью («пятнистостью») среды их обитания, однако нетрудно увидеть, что эта пространственная фрагментированность среды прежде всего актуальна для первого (инфрапопуляционного) уровня параструктуры. Однако также и в случае парагемипопуляций неоднородность эксплуатируемой ими совокупности хозяев следует считать важной (и, соответственно, второй уровень параструктуры — более или менее естественным, а не условно выделяемым). Дело в том, что каждая популяция хозяина представляет собой более или менее самостоятельную систему с точки зрения генофонда и микрореволюционных процессов (включая коэволюцию с паразитами и ее проявления, например, в особенностях функционирования защитных систем). Поэтому единая популяция паразита, одновременно эксплуатирующая несколько популяций хозяина, вынуждена формировать стратегию взаимодействия с ними, соответствующую этому разнообразию. Очевидно, однако, что значимость это разнообразия более высока для узкоспециализированных монофагов, использующих специфические физиологические особенности своих хозяев для поддержания сбалансированной паразитохозяинной системы, чем для малоспециализированных эврифагов, формирующих неустойчивые и малосбалансированные отношения с хозяевами.

Таким образом, описанная выше дифференциация популяции в некоторых отношениях сходна с ценоцентрической фрагментацией. Прежде всего это сходство состоит в том, что в обоих случаях в основе структурированности популяции лежит неоднородность, мозаичность среды ее обитания. Кроме того, в обоих случаях степень системной целостности выделяемых субпопуляций может сильно варьировать в зависимости от конкретных особенностей популяции и среды. Однако если в случае ценоцентрической фрагментации указанная мозаичность обуславливается пространственной организацией экосистемы, то в данном случае в ее основе лежит пространственное распределение популяций хозяев. Такая обусловленность структуры одной популяции особенностями других популяций позволяет назвать этот тип дифференциации демоцентрической фрагментацией.

6. Эколого-функциональная дифференциация представляется крайне важной формой описания структуры популяции. В частности, без ее использования, на наш взгляд, невозможно корректно описывать взаимоотношения популяций с их стадиями, в том числе популяционные экологические ниши (Озерский, 2015). Суть данного взгляда на структуру популяции состоит в рассмотрении ее как комплекса экологически различных (специализированных в разных

направлениях) групп особей, совместно определяющих характер отношений между популяцией в целом и средой ее обитания.

Развитие таких подходов осуществляется уже несколько десятилетий силами многих авторов, хотя и не всегда до конца осознанно. Прежде всего, следует заметить, что целый ряд представлений, принципиально применимых к популяциям, был первоначально сформулирован в отношении видов (и, таким образом, наиболее уместная при использовании подходов данной группы децентрическая система отсчета не использовалась в должной мере). В частности, большое внимание уделялось существованию в составе одних и тех же популяций экологически отличных друг от друга групп особей, соответствующих разным стадиям индивидуального онтогенеза или разным поколениям сложного жизненного цикла.

Помимо многочисленных описаний жизненных циклов отдельных видов и систематических групп, в рамках этого направления были сформулированы также и некоторые обобщающие представления. Такова, например, разработанная Беклемишевым концепция жизненной схемы. Представление о жизненных схемах видов было обозначено им в начале 40-х гг. XX века в статье, посвященной экологии кровососущих двукрылых (Беклемишев, 1942), а в более поздних работах Беклемишев (1945, 1964) сформулировал определение этого понятия. Согласно данному определению, жизненная схема вида — это «совокупность всех взаимоотношений вида со всеми элементами его среды обитания, и в первую очередь совокупность приспособлений вида к совокупности условий его существования», «тот способ, каким каждый вид разрешает основную жизненную задачу — самосохранение и распространение» (Беклемишев, 1964: с. 9). Обсуждая соотношение между понятиями жизненной схемы вида и жизненной формы, Беклемишев указывал на возможность экологической разнокачественности составных элементов одной и той же жизненной схемы: с его точки зрения, «жизненная схема охватывает жизненный цикл в целом. Она может протекать в единой жизненной форме, как, например, у живородящих животных, лишенных метаморфоза. Или животное может сменять в течение своего онтогенеза несколько жизненных форм, как, например, у всех животных, обладающих метаморфозом, от губок до насекомых» (Беклемишев, 1964: с. 9).

К беклемишевскому термину «жизненная схема» по смыслу чрезвычайно близки термины «биологический тип» и «экоморфологический цикл», предложенные, соответственно, Г. А. Мазохиним-Поршняковым (1954) и Ю. Г. Алеевым (1986). По своему смыслу прямое отношение к экологической неоднородности популяции имеют также и распространенные в зоологии и ботанике представления о смене жизненных форм в ходе онтогенеза (например, Remane, 1944; Friederichs, 1930; С. А. Северцов, 1951; Серебряков, 1962; Чер-

няховский, 1970; Правдин, 1971; Горохов, 1983; Мазуренко, 1986), а также распространение понятия жизненной формы с организмов на популяции (Озерский и др., 2011; Озерский, 2014б) с привлечением понятия популяционного метафенотипа как системы взаимодействующих индивидуальных фенотипов членов популяции (Озерский, 2010). В меньшей мере в научных публикациях обращалось внимание на роль полиморфизма в поддержании экологической дифференцированности популяций, в основном при этом речь шла также о конкретных видах и других таксономических группах. Нельзя также не упомянуть успешных попыток показать взаимосвязь между функциональной и пространственной дифференциацией популяции: это не только уже упоминавшееся выше введенное Беклемишевым (1960) понятие гемипопуляции, но и, например, сформулированное Наумовым (1936, 1955, 1963) представление о стадиях разного типа (питания, размножения, переживания опасных ситуаций и т. п.) как подразделениях популяционного местообитания.

Существенный, хотя до сих пор по достоинству не оцененный, вклад в формирование обобщающей концепции экологически дифференцированной популяции был сделан в работе американского зоолога и эколога Г. Хитвоула (Heatwole, 1989), в которой был введен в науку термин «экон» («ecope») для обозначения «вида или какого-либо компонента вида (как то: стадии жизненного цикла, возрастного класса, морфы или пола), члены которого имеют один и тот же характер использования ресурсов и одни и те же нишевые характеристики, при этом отличаясь от других таких компонентов или видов» («a species or some component of a species (such as a life history stage, age class, morph or sex), whose members share common patterns of resource utilization and niche characteristics, but differ from other such components or species» — Heatwole, 1989: с. 18). В той же работе Хитвоул кратко охарактеризовал экон как «обитателя ниши» («inhabitant of a niche» — Heatwole, 1989: с. 18), однако принятие такой формулировки оказывается несовместимым с предложенным Яблоковым определением популяции (см. с. 4 настоящей работы), где последняя, помимо всего прочего, характеризуется наличием единой экологической ниши (а не совокупности из нескольких ниш, каждая из которых принадлежит какому-то отдельному экону).

Следует заметить, что понятие экона в определенной мере перекликается со введенным в науку ранее В. Хеннигом (Hennig, 1950, цит. по: Hennig, 1966) понятием семафоронта. Термин «семафоронт» был предложен для обозначения особи, находящейся на определенной стадии своего онтогенетического развития. Хотя работа Хеннига имела преимущественно таксономическую направленность, ее автор специально подчеркнул возможность существование существенных экологических различий между семафоронтами, сменяющими друг друга в рамках онтогенеза одного организма и проиллюстрировал эти раз-

личия, сравнив экологию (в том числе, среду обитания и трофические связи) личинки и имаго майского жука. Вместе с тем, между понятиями семафоронта и экона, в их оригинальной формулировке, имелись серьезные различия. Прежде всего, Хенниг рассматривал семафоронты, не выходя за рамки организменного уровня организации: семафоронт — это одна особь, а не группа сходных особей. Закономерным следствием этого ограничения явилась невозможность учесть в рамках понятия семафоронта широко распространенное в природе явление параллельного существования в одной популяции нескольких не превращающихся друг в друга экологически различных форм (в рамках полового диморфизма, полиморфизма окраски и т. п.).

В отличие от понятия семафоронта, понятие экона приложимо не к отдельным особям, а к их совокупностям. Очевидно, что понятие экона, первоначально предложенное для описания экологической структуры вида, может быть легко перенесено на структуру популяции. В результате этого переноса за пределами рассмотрения останутся такие потенциально имеющиеся отношение к эконам группы, как экотипы (экологические расы), могущие принадлежать одному и тому же виду, но не одной и той же популяции. Однако чрезвычайно широко распространенный в природе экологически значимый внутривидовой полиморфизм останется вполне пригодным для описания с привлечением понятия экона. Ранее мы (Озерский, 2015) предложили классификацию субниш — экологически специфичных подразделений экологической ниши, занимаемых определенными более или менее однородными группами особей. Очевидно, что субнишевая дифференциация совокупной ниши популяции тесно связана с эконной структурой последней: в типичном случае каждая фундаментальная субниша взаимоднозначно соответствует определенному экону. По-видимому, правомерно было бы также и следующее утверждение: каждый экон является совокупностью экологически и морфофизиологически сходных между собой семафоронтов.

Заключение. Если сопоставить все приведенные выше представления о внутренней структуре популяций, то можно заметить, что разные подходы к ее описанию, в целом, не являются взаимоисключающими. Предназначенные для решения разных задач, они рассматривают популяцию под разными углами зрения. Поэтому совершенно закономерно, что внутривидовые группировки, выделенные согласно одному из подходов, оказываются разнородными с точки зрения других подходов. Например, демы раздельнополюх организмов, обладающих экологически значимым половым диморфизмом, неизбежно включают в себя представителей разных экон; локальные (суб)популяции и ценопопуляции, как правило, составлены представителями нескольких демов и нескольких экон. Эконная дифференциация может быть выражена даже в инфрапопуляциях паразитов: например, у наездника *Copidosoma floridanum* (Ashmead) личин-

ки представлены двумя кастами — особями, питающимися непосредственно тканями хозяина и впоследствии развивающимися в плодовых имаго, и особями-солдатами, неспособными к метаморфозу и уничтожающими паразитоидов-конкурентов, обнаруженных в теле хозяина (Giron et al., 2007a, б).

Такая внутренняя гетерогенность внутрипопуляционных группировок, хотя она, в общем, и не противоречит их целостности с точки зрения каждого отдельно взятого подхода, нуждается в учете при описании организации надорганизменных живых систем. Рассмотрим некоторые распространенные проблемы, возникающие при отсутствии этого учета.

Во-первых, это соотношение между широко используемыми в отечественной геоботанике понятиями синузии 1-го порядка и ценопопуляции. Согласно австрийскому геоботанику Х. Гамсу (Gams, 1918), впервые использовавшему в печатной публикации термин «синузия» в значении, близком к современному (если использовать более современную терминологию, — как мероценоз, или ценоэлемент), и предложившему различать три порядка синузий, синузии 1-го порядка представляют собой «сообщества» растений или животных, образованные представителями одной и той же жизненной формы и при этом одного и того же вида («Synusien 1. Grades = Gesellschaften von Pflanzen oder Tieren, deren selbständige Komponenten derselben Lebensform und innerhalb desselben Distrikts derselben Art angehören» — Gams, 1918: с. 428). В отечественной геоботанической литературе широко распространено отождествление понятий синузии 1-го порядка и ценопопуляции (см., напр., Лавренко, 1959; Работнов, 1992; Ганнибал, 2007). В самом деле, как и синузия 1-го порядка, ценопопуляция составлена особями одной и той же видовой (и даже популяционной) принадлежности и при этом полностью входит в состав одного сообщества. Более того, если следовать Гамсу, то синузии должны рассматриваться как общности, отграниченные «чисто экологически», но не обязательно выраженные топографически («sind rein ökologisch, nicht aber notwendig topographisch begrenzt» — Gams, 1918: с. 427), и, соответственно, синузии 1-го порядка оказываются сходны с ценопопуляциями также и в этом отношении. Поэтому представляются вполне закономерными встречающиеся в отечественной геоботанической литературе попытки отождествить эти два понятия (Розенберг и др., 2000; Розенберг, Рянский, 2005). Вместе с тем, следует иметь в виду, что ценопопуляция вполне может (обычно это именно так и обстоит) включать в себя представителей нескольких разных эконо, образующих в ее составе совокупности экологически сходных особей («представительства» эконо) — ценозоны (Озерский, 2013). Например, у споровых растений (папоротников, хвощей, плаунов) примерами ценоэконо могут считаться рассматриваемые по отдельности совокупности гаметофитов и спорофитов, присутствующих в данном фи-

тоценозе. Еще более ярко, по сравнению с растениями, эта дифференциация может быть выражена у животных, обладающих выраженными половым диморфизмом и метаморфозом (ярким примером могут явиться многие насекомые с полным превращением). Важно отметить, что различия между отношениями, выстраиваемыми разными ценоэконами со своим биотическим окружением (включая представителей других ценоэконов той же самой ценопопуляции), могут быть очень большими. Например, спорофиты папоротников одного и того же вида могут вступать в конкурентные отношения друг с другом, но не с конспецифическими гаметофитами. В этом отношении именно ценоконы, а не ценопопуляции в целом, оказываются похожи на синузии 1-го порядка.

Во-вторых, это сущность элементов, составляющих популяционные консорции. Первоначально (Емельянов, 1965) в качестве этих элементов рассматривались популяции как таковые, однако обычно (см., напр., Работнов, 1973; Дылис, 1973) полагают, что популяционные консорции составлены ценопопуляциями. На наш взгляд, однако, для того, чтобы окончательно оформить понятие популяционной консорции, необходимо обратить внимание на уточнение, сделанное Т. А. Работновым (1970: с. 70), указавшим на то, что «в состав консорций входят либо все особи данной популяции животных, либо их часть, относящаяся к определенной стадии (фазе) развития, например у насекомых — или только личинки, или особи в имагинальной фазе». Если развить эту мысль, учитывая, с одной стороны, сложность эконной дифференциации популяций, далеко не всегда сводимой к ее возрастной структуре, а с другой стороны, существенность различий между понятиями популяции и ценопопуляции, то можно прийти к выводу о том, что в качестве членов популяционных консорций правильнее всего рассматривать ценоконы. При этом, по-видимому, разные ценоконы, принадлежащие одной и той же популяции, следует считать разными членами консорции — поскольку характер консортивных связей, выстраиваемых разными ценоэконами даже в пределах одной и той же консорции, может быть существенно разным.

Таким образом, можно считать, что к настоящему времени в экологии сформировался достаточно развитый и эффективный понятийно-терминологический аппарат, приспособленный для разностороннего описания внутренней структуры популяций. В то же время, приходится признать, что этот аппарат требует определенной унификации (прежде всего, устранения омонимии и синонимии терминов) и универсализации (выхода ряда понятий и терминов за специфически-зоологические или специфически-ботанические рамки). Однако даже в своем нынешнем виде он способен помочь прояснить некоторые важные аспекты взаимоотношений между разными частями популяций, а также между популяциями и сообществами.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г., 1986. Экоморфология. Киев: Наукова думка. 424 с.
- Алещенко Г. М., Букварева Е. Н., 1991. Некоторые вопросы моделирования разнообразия в биологических системах различных типов // Успехи совр. биол. Т. 111. № 6. С. 803—811.
- Алещенко Г. М., Букварева Е. Н., 1994. Вариант объединения моделей разнообразия в биосистемах популяционного и биоценотического уровней // Журн. общ. биол. Т. 55. № 1. С. 70—77.
- Алимов А. Ф., 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М., 2013. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука. 341 с.
- Алимов А. Ф., Финогенова Н. П., 1975. Биоценозы и продуктивность бентоса // Биологическая продуктивность северных озер. I. Озера Кривое и Круглое. Тр. ЗИН. Т. LVI. Л.: Наука. С. 156—195.
- Антонов Н. П., Балуева Е. С., 2000. Идентификация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) из смешанных морских уловов по структуре чешуи // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. научных трудов. Вып. 5. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 51—55.
- Атаев Г. Л., Добровольский А. А., Исакова Н. П., 2005. Формирование инфрапопуляции партенит *Echinostoma caproni* (Trematoda: Echinostomatidae) // Паразитология. Т. 39. № 2. С. 124—134.
- Балашов Ю. С., 2000. Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ паразитов // Паразитология. Т. 34. № 5. С. 361—370.
- Беклемишев В. Н., 1942. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих // Мед. паразитол. Т. 11. № 3. С. 39—44.
- Беклемишев В. Н., 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим. — Мед. паразитол. Т. 14. № 1. С. 56—73.
- Беклемишев В. Н., 1960. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 65. № 2. С. 41—50.
- Беклемишев В. Н., 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Том 1. Проморфология. М.: Наука. 432 с.
- Беклемишев К. В., 1966. Структура ареала и формообразование у океанических планктонных видов // Четвертая межвузовская зоогеографическая конференция. Тезисы докладов. 26—30 сентября 1966 г. Одесса. С. 22—24.
- Беклемишев К. В., 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 289 с.
- Берг Л. С., 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. Издание 4-е, испр. и доп. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 466 с.
- Букварева Е. Н., Алещенко Г. М., 2005. Принцип оптимального разнообразия биосистем // Успехи совр. биол. Т. 125. № 4. С. 337—348.
- Букварева Е. Н., Алещенко Г. М., 2006. Государственное управление в XXI веке: традиции и инновации. Материалы 4-й ежегодной международной конференции факультета государственного управления МГУ им. М. В. Ломоносова (24—26 мая 2006 г.). М.: Изд-во МГУ. С. 204—210.

Букварева Е. Н., Алещенко Г. М., 2010а. Оптимизация разнообразия надорганизменных систем как один из механизмов их развития в экологическом, микроэволюционном и эволюционном масштабах // Успехи совр. биол. Т. 130. № 2. С. 115—129.

Букварева Е. Н., Алещенко Г. М., 2010б. Механизмы оптимизации разнообразия в ходе формирования и эволюции надорганизменных биосистем // Л. Е. Гринин, А. В. Марков, А. В. Коротаев (ред.). Эволюция. Проблемы и дискуссии. М.: Изд-во ЛКИ. С. 17—59.

Быков Б. А., 1953. Геоботаника. Алма-Ата: изд-во АН Казах. ССР. 458 с.

Габрук Н. Г., Дейнека Л. А., Лабунская Н. А., 2004. Оценка риска от пыльцевых аллергенов населению Белгородской области // Фундаментальные исследования. № 3. С. 101—102.

Галактионов К. В., Николаев К. Е., Прокофьев В. В., Левакин И. А., 2009. Сезонно-обусловленные изменения в трансмиссии паразитов в прибрежье Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII Международной конференции 5–8 октября 2009 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 126—129.

Ганнибал Б. К., 2007. Некоторые проблемы геоботаники в свете современных концепций биологического разнообразия // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. I часть. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 128—133.

Гиляров М. С., 1954. Вид, популяция и биоценоз // Зоол. журн. Т. 33. № 4. С. 769—778.

Горбач В. В., Кабанен Д. Н., 2009. Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosune*) в условиях Заонежья // Зоологический журнал. Т. 88. № 12. С. 1493—1505.

Горбач В. В., Сааринен К., Резниченко Е. С., 2010. К экологии тополёвого ленточника (*Limenitis populi*, Lepidoptera, Nymphalidae) Восточной Фенноскандии // Зоологический журнал. Т. 89. № 11. С. 1340—1349.

Горохов А. В., 1983. Жизненные формы сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) Дальнего Востока СССР // Научные доклады высшей школы. Биол. Науки. № 1. С. 49—56.

Гранович А. И., 1996. Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов // Паразитология. Т. 30. № 4. С. 343—356.

Гранович А. И., 2009. Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины // Труды Зоологического института РАН. Т. 313. № 3. С. 329—337.

Дылис Н. В., 1973. О структуре консорций // Журн. общ. биол. Т. 34. № 4. С. 575—580.

Емельянов А. Ф., 1965. О существенных различиях консорций доминантов и ассектаторов, проявляющихся в распределении цикадок-олигофагов по растениям // Ботан. журн. Т. 50, № 2. С. 221—223.

Жукова Л. А., Дорогова Ю. А., Турмухаметова Н. В., Гаврилова М. Н., Полянская Т. А., 2010. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола: Марийск. гос. ун-т. 368 с.

Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., 1976. Введение // Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Егорова В. Н., Ермакова И. М., Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б., Курченко Е. И., Матвеев А. Р., Михайлова Т. Д., Просвирнина Е. А., Смирнова О. В., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д., Шорина Н. И. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука. 217 с.

- Злобин Ю. А., 1989. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Учебно-методическое пособие. Казань: изд-во Казанского ун-та. 146 с.
- Иванова М. Б., 1975. Продукция зоопланктонных популяций // Биологическая продуктивность северных озер. I. Озера Кривое и Круглое. Тр. ЗИН. Т. LVI. Л.: Наука. С. 93—120.
- Кириллов А. А., 2009. Сообщества гельминтов прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) юга Среднего Поволжья // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 210—218.
- Колоярцев М. В., 1989. Ласточки. Л.: Изд-во ЛГУ. 248 с.
- Корчагин А. А., 1964. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.—Л.: Наука. Т. 3. С. 63—131.
- Куркин К. А., Матвеев А. Р., 1981. Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов (системно-иерархический подход) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. № 4. С. 54—74.
- Лавренко Е. М., 1959. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.—Л.: изд-во АН СССР. Т. 1. С. 13—75.
- Любарский Е. Л., 1976. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казанск. ун-та. 157 с.
- Мазохин-Поршняков Г. А., 1954. Основные приспособительные типы чешуекрылых (*Lepidoptera*) // Зоол. журн. Т. 33. № 4. С. 822—840.
- Мазуренко М. Т., 1986. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям Крайнего Севера. М.: Наука. 209 с.
- Меншуткин В. В., Показеев К. В., Филатов Н. Н., 2004. Гидрофизика и экология озер. Т. II. Экология. М.: Физ. ф-т МГУ. 280 с.
- Методы определения продукции водных животных., 1968. Г. Г. Винберг (ред.). Минск: Вышэйшая Школа. 248 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука. 136 с.
- Наумов Н. П., 1936. Об особенностях стационарного распределения мышевидных грызунов на юге Украины // Зоол. Ж. Т. 15. № 4. С. 674—696.
- Наумов Н. П., 1955. Экология животных. М.: Советская наука. 534 с.
- Наумов Н. П., 1963. Экология животных, 2 изд. М.: Высш. шк. 618 с.
- Наумов Н. П., 1970. Развитие представлений о популяциях в экологии животных // Очерки по истории экологии. М.: Наука. С. 106—146.
- Наумов Н. П., 1973а. Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии (доклады). М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 3—20.
- Наумов Н. П., 1973б. Популяционная экология, проблемы и задачи // Современные проблемы экологии (доклады). М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 75—87.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 742 с.
- Одум Ю., 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир. 376 с.
- Озерский П. В., 2009. О структуре теоретической экологии и месте в ней для аутоэкологии // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 9. СПб: Тесса. С. 11—21.
- Озерский П. В., 2010. Метафенотип популяции как структурно-функциональное от-

ражение ее экологической ниши // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 10. СПб.: Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена. С. 15—29.

Озерский П. В., 2013. О некоторых аспектах рассмотрения экосистем и популяций с демоцентрических и с ценоцентрических позиций // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 13. № 2. С. 79—90.

Озерский П. В., 2014а. К формализации концепции экологической ниши Элтона—Одума. Векторно-объемная модель ниши // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 14. № 1. С. 4—19.

Озерский П. В., 2014б. Эфармония как общебиологическое понятие // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 14. № 1. С. 32—56.

Озерский П. В., 2015. К формализации концепции экологической ниши Элтона—Одума. Ниши сложно организованных популяций // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 15. № 1. С. 4—73.

Озерский П. В., Боброва Т. В., Кузнецова Л. С., 2011. К вопросу о функциональном значении угла наклона лба у саранчовых разных жизненных форм: постановка проблемы и проверка одной из гипотез // Известия Российского государственного педагогического университета имени А. И. Герцена. № 141. С. 124—131.

Петрова И. В., 2002. Изоляция, дифференциация и хорологическая структура популяций сосны обыкновенной (на примере Северной Евразии). Автореферат дисс. докт. биол. наук. Екатеринбург. 48 с.

Петровский В. В., 1961. Синузии как формы совместного существования растений // Бот. журнал. Т. 46. № 11. С. 1615—1626.

Пиндрус А. Н., 2003. Внутрипопуляционные группировки паразитов: проблемы терминологии // Проблемы современной паразитологии. II. Международная конференция и III съезд Паразитологического общества при РАН. Петрозаводск, 6—12 октября 2003 г. Материалы. СПб. С. 59—61.

Правдин Ф. Н., 1971. Жизненные формы у животных и принципы их классификации // МОИП. Доклады за второе полугодие 1967 г. и первое полугодие 1968 г. М.: Наука. С. 17—20.

Работнов Т. А., 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Вып. 1. М.—Л.: изд-во АН СССР. С. 465—483.

Работнов Т. А., 1969. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюлл. МОИП, отдел. Биол. Т. 74. № 1. С. 141—149.

Работнов Т. А., 1970. Значение консортивных связей в определении взаимных отношений растений в фитоценозах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 75. № 4. С. 68—75.

Работнов Т. А., 1973. Некоторые вопросы изучения консорций // Журн. общ. биол. Т. 34. № 3. С. 407—416.

Работнов Т. А., 1975. Изучение ценотических популяций растений в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. Вып. 2. С. 5—17.

Работнов Т. А., 1992. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во МГУ. 352 с.

Розенберг Г. С., Мозговой Д. П., Гелашвили Д. Б., 2000. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: СамНЦ РАН. 396 с.

Розенберг Г. С., Рянский Ф. Н., 2005. Теоретическая и прикладная экология. Нижневартовск: изд-во Нижневартовского педагогич. Ин-та. 292 с.

Савинов А. Б., 2005. Новая популяционная парадигма: популяция как симбиотическая самоуправляемая система // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Серия Биология. Вып. 1. С. 181—196.

Савинов А. Б., 2006. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). Нижний Новгород: изд-во Нижегород. ун-та. 206 с.

Савинов А. Б., 2008. Аутоценоз и демоценоз — новые категории для паразитологии, экологии и эволюционной биологии // Паразитология в XXI веке — проблемы, методы, решения. Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. о-ва при РАН. Т. 3. СПб.: Лема. С. 122—126.

Савинов А. Б., 2009. Развитие интегративной (симбиотической) теории эволюции (к знаменательным датам жизни и творчества Ламарка и Дарвина) // XXIII Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. Ульяновск: УлГПУ. С. 113—124.

Савинов А. Б., 2010. Диалектический эволюционизм в теории развития жизни (к 120-летию со дня рождения А. А. Любищева) // XXIV Любимцевские чтения. Современные проблемы экологии и эволюции. Ульяновск: УлГПУ. С. 179—189.

Савинов А. Б., 2011. Аутоценоз и демоценоз — экологические категории организменного и популяционного уровней в свете симбиогенеза и системного подхода // Экология. № 3. С. 163—169.

Савинов А. Б., 2012. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биол. Т. 73. № 4. С. 284—301.

Северцов С. А., 1951. О конгруэнциях и понятии целостности вида // Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР. С. 30—57.

Семко Р. С., 1939. Камчатская горбуша (Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 16). Владивосток: Красное знамя. 111 с.

Серебряков И. Г., 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 380 с.

Смирнов А. И., 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ. 335 с.

Сукачев В. Н., 1946. Проблема борьбы за существование в биоценологии // Вестн. Ленингр. ун-та. № 2. С. 27—39.

Чепурная А. А., 2009. Особенности миграции широколиственных пород по территории Восточно-Европейской равнины в микулинское межледниковье // Известия РАН. Серия географическая. № 4. С. 69—77.

Черняховский М. Е., 1970. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых // Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина. № 394. С. 47—63.

Шалопинов Г. Х., 1974. Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 53. Л.: Наука. С. 106—173.

Шевкунова А. В., Урбанович О. Ю., 2010. Пространственно-генетическая структура метапопуляции *Melittis sarmatica* Клок. (Lamiaceae) на территории Волковысской возвышенности (Беларусь) // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. № 4. С. 80—83.

Юрцев Б. А., 1987. Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Ботанический журнал. Т. 72. № 5. С. 581—588.

Яблоков А. В., 1980. Фенетика. М.: Наука. 132 с.

- Яблоков А. В., 1987. Популяционная биология. М.: Высш. Школа. 303 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г., 2006. Эволюционное учение. 6-е изд. М.: Высшая школа. 310 с.
- Balashov Yu. S., 2000. Terms and concepts used in studies of populations and communities of parasites // *Parazitologiya*. Vol. 34. № 5. P. 361—70.
- Bush A. O., Lafferty K. D., Lotz J. M., Shostak A. W., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // *Journal of Parasitology*. Vol. 83. № 4. P. 575—583.
- Elliott J. M., 2004. Contrasting dynamics in two subpopulations of a leech metapopulation over 25 year-classes in a small stream // *Journal of Animal Ecology*. Vol. 73. № 2. P. 272—282.
- Esch G. W., Gibbons J. W., Bourque J. E., 1975. An analysis of the relationship between stress and parasitism // *Amer. Mid. Nat.* Vol. 93. P. 339—353.
- Friederichs K., 1930. Die Grundlagen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwissenschaftlichen Zoologie, insbesondere Entomologie. Erster Band: Ökologischer Teil. Berlin: P. Parey. 430 S.
- Gams H., 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie // *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*. Bd. 63. S. 293—493.
- Gilmour J. S. L., Gregor J. W., 1939. Demes: a suggested new terminology // *Nature*. № 3642. P. 333.
- Giron D., Ross K. G., Strand M. R., 2007a. The presence of soldier larvae determines the outcome of competition in a polyembryonic wasp // *J. Evol. Biol.* Vol. 20. P. 165—172.
- Giron D., Harvey J. A., Johnson J. A., Strand M. R., 2007b. Male soldier caste larvae are non-aggressive in the polyembryonic wasp *Copidosoma flordanum* // *Biol. Lett.* Vol. 3. P. 431—434.
- Granovitch A. I., 1999. Parasitic systems and the structure of parasite populations // *Helgoland Marine Research*. Vol. 53. № 1. P. 9—18.
- Gyllenberg M., Hanski I., 1997. Habitat deterioration, habitat destruction, and metapopulation persistence in a heterogenous landscape // *Theoretical Population Biology*. Vol. 52. № 3. P. 198—215.
- Hamilton M. B., 2009. Population genetics. Wiley-Blackwell. 424 p.
- Hanski I., 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 42. № 1—2. P. 17—38.
- Hanski I., 2001. Spatially realistic theory of metapopulation ecology // *Naturwissenschaften*. Vol. 88. № 9. P. 372—381.
- Hanski I., Pöyry J., Pakkala T., Kuussaari M., 1995. Multiple equilibria in metapopulation dynamics // *Nature*. Vol. 377. P. 618—621.
- Hanski I., Moilanen A., Gyllenberg M., 1996. Minimum viable metapopulation size // *Am. Naturalist*. Vol. 147. № 4. P. 527—541.
- Hanski I., Gilpin M., 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 42. № 1—2. P. 3—16.
- Hanski I., Gyllenberg M., 1993. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis // *Am. Naturalist*. Vol. 142. № 1. P. 17—41.
- Hanski I., Heino M., 2003. Metapopulation-level adaptation of insect host plant prefer-

ence and extinction–colonization dynamics in heterogeneous landscapes // *Theoretical Population Biology*. Vol. 64. № 3. P. 281—290.

Hanski I., Ovaskainen O., 2003. Metapopulation theory for fragmented landscapes // *Theoretical Population Biology*. Vol. 64. № 1. P. 119—127.

Hanski I., Singer M. C., 2001. Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations // *Am. Naturalist*. Vol. 158. № 4. P. 341—353.

Heatwole H., 1989. The concept of the econe, a fundamental ecological unit // *Trop. Ecol.* Vol. 30. № 1. P. 13—19.

Heino M., Hanski I., 2001. Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model // *Am. Naturalist*. Vol. 157. № 5. P. 495—511.

Hennig W., 1966. *Phylogenetic systematic*. Urbana—Chicago—London: University of Illinois Press. 263 p.

Hesse R., 1924. *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*. Jena: Gustav Fischer. 628 S.

Hesse R., Allee W. C., Schmidt K. P., 1937. *Ecological animal geography*. NY: John Wiley & Sons; London: Chapman & Hall. 611 p.

Iwasa Y., Roughgarden J., 1985. Evolution in a metapopulation with space-limited subpopulations // *Mathematical Medicine and Biology*. Vol. 2. № 2. P. 93—107.

Johannsen W., 1903. *Ueber Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien. Ein Beitrag zur Beleuchtung schwebender Selektionsfragen*. Jena: Gustav Fischer. 68 S.

Kankare M., van Nouhuys S., Gaggiotti O., Hanski I., 2005. Metapopulation genetic structure of two coexisting parasitoids of the *Glanville* fritillary butterfly // *Oecologia*. Vol. 143. № 1. P. 77—84.

Kashtan N., Parter M., Dekel E., Mayo A. E., Alon U., 2009. Extinctions in heterogeneous environments and the evolution of modularity // *Evolution*. Vol. 63. № 8. P. 1964—1975.

Lei G. C., Camara M. D., 1999. Behaviour of a specialist parasitoid, *Cotesia melitaearum*: from individual behaviour to metapopulation processes // *Ecological Entomology*. Vol. 24. № 1. P. 59—72.

Levins R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bulletin of the Entomological Society of America*. Vol. 15. № 3. P. 237—240.

Levins R., 1970. Extinction // M. Gesternhaber (ed.). *Some mathematical problems in biology*. Vol. 2. Providence: American Mathematical Society. P. 77—107.

Margolis L., Esch G. W., Holmes J. C., Kuris A. M., Schad G. A., 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists) // *J. Parasitol.* Vol. 68. № 1. P. 131—133.

Ovaskainen O., Hanski I., 2001. Spatially structured metapopulation models: global and local assessment of metapopulation capacity // *Theoretical Population Biology*. Vol. 60. № 4. P. 281—302.

Ovaskainen O., Hanski I., 2002. Transient dynamics in metapopulation response to perturbation // *Theoretical Population Biology*. Vol. 61. № 3. P. 285—295.

Ovaskainen O., Hanski I., 2003a. Extinction threshold in metapopulation models // *Ann. Zool. Fennici*. Vol. 40. № 2. P. 81—97.

Ovaskainen O., Hanski I., 2003b. How much does an individual habitat fragment contrib-

ute to metapopulation dynamics and persistence? // Theoretical Population Biology. Vol. 64. № 4. P. 481—495.

Ovaskainen O., Hanski I., 2004. From individual behavior to metapopulation dynamics: unifying the patchy population and classic metapopulation models // Am. Naturalist. Vol. 164. № 3. P. 364—377.

Pakkala T., Hanski I., Tomppo E., 2002. Spatial ecology of the three-toed woodpecker in managed forest landscapes // Silva Fennica. Vol. 36. № 1. P. 279—288.

Panov E. N., Monzikov D. G., 1999. Intergradation between the Herring Gull *Larus argentatus* and the Southern Herring Gull *Larus cachinnans* in European Russia // Russian Journal of Zoology. Vol. 3. № 1. P. 129—141.

Penttilä R., Lindgren M., Miettinen O., Rita H., Hanski I., 2006. Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales // Oikos. Vol. 114. № 2. P. 225—240.

Petit S., Moilanen A., Hanski I., Baguette M., 2001. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: movements between habitat patches // Oikos. Vol. 92. № 3. P. 491—500.

Remane A., 1944. Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie // Biologia Generalis. Bd. 17. S. 164—182.

Saccheri I., Hanski I., 2006. Natural selection and population dynamics // Trends in ecology and evolution. Vol. 21. № 6. P. 341—347.

Snäll T., Pennanen J., Kivistö L., Hanski I., 2005. Modelling epiphyte metapopulation dynamics in a dynamic forest landscape // Oikos. Vol. 109. № 2. P. 209—222.

Tansley A. G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. Vol. 16. № 3. P. 284—307.

van Boven M., Weissing F. J., 1999. Segregation distortion in a deme-structured population: opposing demands of gene, individual and group selection // J. Evol. Biol. Vol. 12. № 1. P. 80—93.

Wahlberg N., Klemetti T., Selonen V., Hanski I., 2002. Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies // Oecologia. Vol. 130. № 1. P. 33—43.

Wesołowski T., Rowiński P., 2008. Late leaf development in pedunculate oak (*Quercus robur*): An antiherbivore defence? // Scandinavian Journal of Forest Research. Vol. 23. P. 386—394.

Yésou P., 1991. The sympatric breeding of *Larus fuscus*, *L. cachinnans* and *L. argentatus* in western France // Ibis. Vol. 133. № 3. P. 256—263.

A REVIEW OF APPROACHES TO THE DESCRIPTION OF INTERNAL STRUCTURE OF POPULATIONS

P. V. Ozerski

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: ozerski@list.ru

Keywords: population; population structure; subpopulation; coenopopulation; hemipopulation.

An analysis of some existing ecological approaches to the description of internal structure of populations has been made. A significance of these approaches to clarifying of some ecological concepts is discussed.



Цитология и генетика

Cytology and Genetics

**ОРГАНИЗАЦИЯ ХРОМАТИНА ПРИ ДЕЙСТВИИ СТРЕССА
У *DROSOPHILA MELANOGASTER***

С. А. Горохова^{*}, А. В. Медведева^{}, Е. А. Никитина^{***}**

^{*}Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, наб. Макарова, д. 6, 199034, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: swetlana.gorohowa@yandex.ru

^{**}Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, наб. Макарова, д. 6, 199034, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: avmed56@mail.ru

^{***}Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, наб. Макарова, д. 6, 199034, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: 21074@mail.ru

Актуальной проблемой современной нейрофизиологии и медицины является изучение предпосылок возникновения социально-значимых болезней, в том числе нейродегенеративных заболеваний (НДЗ) и геномных болезней, зачастую возникающих спорадически в результате протяженных делеций и дупликаций, при неравной рекомбинации в районах хромосом со специфической архитектурой. Необходимым условием функционирования нервной системы является поддержание стабильности генома. Многочисленные разрывы ДНК сопровождают интенсивную репликацию ДНК при нейрогенезе. Геном дифференцированных неделящихся нейронов, возраст которых равен возрасту организма, также уязвим в процессе транскрипции и подвержен повреждающему действию свободных радикалов – продуктов окислительного метаболизма. Однопочечные и двухпочечные разрывы ДНК репарируются с привлечением белков клеточного цикла при гомологичной рекомбинации или при негомологичном слиянии свободных концов, что имеет различные последствия для организма, в том числе развитие болезней старения. Однако в последнее время появляются сведения о двупочечных разрывах как показателе физиологической активности нейронов. Предполагается, что разрывы ДНК являются необходимым этапом ремоделирования хроматина и экспрессии генов, вовлеченных в процессы формирования памяти и обучения. Поскольку разрывы ДНК характеризуют как норму, так и патологию, то познание механизмов их формирования и роли в функционировании нейронов позволит направить эти процессы в русло физиологической нормы.

Ключевые слова: дрозофила; ген *limk1*; хроматин; слабое статическое магнитное поле; нейродегенеративные заболевания.

Структурная организация хромосомы: эухроматин и гетерохроматин.

В начале XX века были выявлены различия в интенсивности окрашивания и конденсированности между некоторыми хромосомами или их фрагментами во время клеточного деления. Данное явление получило название «гетеропикноз» (от греч. гетерос — иной, пикнозис — плотность). Гетеропикноз может быть от-

рицательным при слабой или положительным при сильной окрашиваемости (Жимулев, 2003). В интерфазных ядрах цитологами были обнаружены сгустки интенсивно окрашенного материала, который назвали хромоцентрами. Э. Хайц (E. Heitz) проанализировал поведение гетеропикнотических участков хромосом и интерфазных хромоцентров, сделал вывод о том, что плотные, сильно окрашенные районы хромосом не деконденсируются в телофазе, сохраняя свою плотность. В последующей интерфазе они и образуют хромоцентры. В 1928 году Э. Хайц ввел термин «гетерохроматин» для обозначения районов хромосом с положительным гетеропикнозом на всех стадиях митотического цикла. Он предложил различать эухроматин (ЭХ) — основную часть митотических хромосом, которая претерпевает обычный цикл компактизации-декомпактизации во время митоза, и гетерохроматин (ГХ) — участки хромосом, постоянно находящиеся в компактном состоянии (Mattei, Luciani, 2003).

Начиная с ранней профазы, ГХ районы хромосом, отличаясь от эухроматиновых более интенсивной окраской, становятся легко заметными. В конце метафазы эти различия исчезают. В телофазе эухроматиновые районы декомпактизуются, а ГХ остаются положительно гетеропикнотичными и опять выявляются цитологически. В последующей интерфазе они представлены многочисленными сильноокрашенными зёрнами или крупными блоками гетеропикнотического материала, называемыми хромоцентрами (рис. 1).

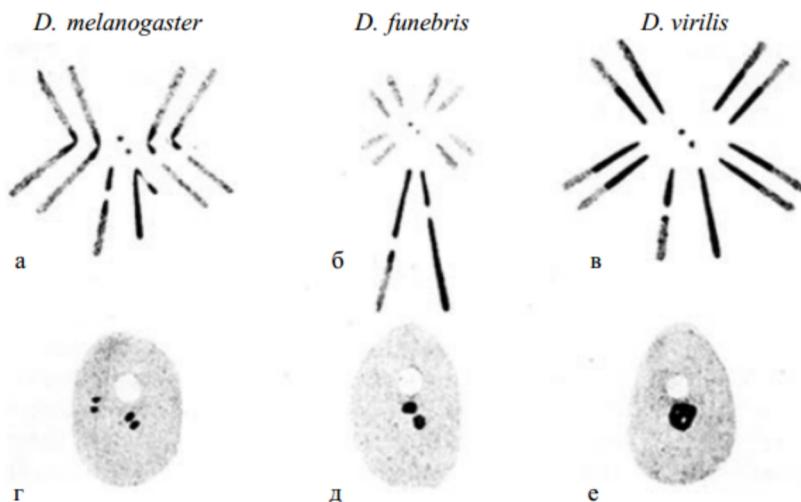


Рис. 1. Гетерохроматин (тёмные участки) в метафазных хромосомах (а—в) и интерфазных ядрах (зёрна и глыбки) (г—е) у разных видов дрозофил (по: Жимулев, 2003)

Положительные гетерохроматиновые районы окрашены более интенсивно.

Наблюдения за изменениями в состоянии компактности позволили сформулировать представление о гетерохроматине как о районах хромосом, которые имеют специфическое свойство оставаться в виде блоков в межмитотической стадии. Таким образом, ЭХ и ГХ различаются по циклам компактизации. В то время, когда первый проходит полный цикл компактизации — декомпактизации от интерфазы до интерфазы, второй сохраняет состояние относительной компактности (Жимулев, 2003).

Хромосомы большинства видов эукариот содержат как эухроматиновые, так и гетерохроматиновые участки. Следует заметить, что гетерохроматиновые участки, как правило, составляют значительную часть генома. Так у *D. melanogaster* полностью гетеропикнотична Y-хромосома самца, в X-хромосоме доля гетерохроматина составляет около 40 %, во 2-й — 29%, в 3-й — 25% длины хромосом. По-видимому, большая часть 4-й хромосомы является гетерохроматиновой. Общая доля для ГХ в кариотипе дрозофилы составляет 33% (Жимулев, 1993).

Гетерохроматиновые районы обладают рядом свойств и отличительных особенностей их от эухроматина:

1. ГХ на протяжении всего клеточного цикла сохраняет состояние компактности, а ЭХ — только в ходе митотического и мейотического деления;
2. ГХ занимает около 30% доли генома, ЭХ — около 67%;
3. Участки эухроматина, приближенные к гетерохроматину, также становятся компактными, а гены в них инактивируются;
4. ГХ участки способны объединяться, образуя хромосомные центры;
5. Для ГХ характерна повышенная частота обнаружения хромосомных перестроек, в то время как у эухроматина обычная частота обнаружения;
6. Гетерохроматин главным образом расположен на ядерной оболочке, ЭХ расположен по всему объему клеточного ядра;
7. Гетерохроматин имеет интенсивную окраску;
8. В ГХ обильно присутствуют особые компактизирующие белки, например, HP1;
9. Основная часть всех генов генома локализована в эухроматине.

ГХ чаще всего располагается в прицентромерных, иногда в прителомерных областях. Обнаружены гетерохроматиновые участки в эухроматиновых плечах хромосом. Они выглядят как вкрапления ГХ в ЭХ. Такой ГХ называют интеркалярным (ИГХ). ИГХ легче заметить в сильно декомпактизованных хромосомах, таких как политенные (Жимулев и др., 2010).

Обратимся к более подробному рассмотрению ИГХ на примере политенных хромосом *D. melanogaster*.

Интеркалярный гетерохроматин. Многочисленные рассеянные по эухроматиновым плечам районы, которые по многим характеристикам сходны с «классическим» прицентромерным гетерохроматином (ПГХ) получили название интеркалярного гетерохроматина (ИГХ). В политенных хромосомах *D. melanogaster* имеется ИГХ, который представлен компактными дисками (Жимулев и др., 2010).

Для трети дисков *D. melanogaster* характерны свойства интеркалярного гетерохроматина. К этим свойствам относятся:

1. Поздняя репликация и в ряде случаев недорепликация;
2. Эктопическое спаривание;
3. Повышенная частота спонтанных и индуцированных облучением разрывов;
4. Терминация участков асинопсиса.

У каждого отдельно взятого диска ИГХ имеется свой набор свойств, однако ключевым является поздняя репликация, следствием которой являются все остальные особенности (Zhimulev, 1997). ИГХ может представлять собой структурную основу «геномных болезней», поскольку состоит из различного типа повторов и чередуется с уникальными последовательностями.

Бета-ГХ — это район, который по своему строению менее плотно упакован, прилегает к центромерному гетерохроматину. В исследованиях отмечается сходство отдельных районов ИГХ и бета-ГХ как по структуре, так и по способу выявления с помощью красителей (Митрофанов, Полуэктова, 1982). Опираясь на это сходство, можно говорить, что хромосомы дрозофилы и человека близки по структуре, а также определенные параллели можно наблюдать и по нуклеотидному составу этих районов.

Во-первых, в дисках ИГХ локализируются некодирующие последовательности, полипиримидиновые повторы, палиндромы и мобильные элементы. Однако протяженных повторов здесь не обнаруживается, для данных районов более характерны молчащие уникальные последовательности. По мнению Жимулева с соавторами, здесь расположены локусы с различными функциями, но сходной регуляцией репликации, а именно в конце S-фазы (Zhimulev, Belyaeva, 2003).

Во-вторых, подобно бета-ГХ, содержащиеся в нем локусы функционируют только в ограниченный период развития. Блоки tandemных повторов, содержащих транскрипционно активные гены 5S, 18S + 28S рРНК и гистонов, также располагаются в этих районах (Wimber, Steffensen, 1973). Предполагается, что гетерохроматиновое состояние областей ИГХ обусловлено избыточным числом копий, и поэтому большинство из них транскрипционно неактивно (Zhimulev, 1997).

Транскрипционная неактивность ГХ районов связана с особенностями компактизации нуклеопротеида. В этот процесс вовлечены особые белки, одним из которых является HP1 и целый ряд специфических для ГХ макромолекулярных

комплексов. Генетически репрессированное состояние GX районов вызывает супрессию митотической и мейотической рекомбинации между блоками повторяющихся последовательностей (Gottlieb, Esposito, 1989; Smith et al., 1999).

В плотно конденсированных дисках затруднена репликация, поэтому районы ИГХ поздно реплицируются. Такая аллоцикличность приводит к недорепликации различной степени, что отражается на морфологии гетерохроматиновых дисков (Zhimulev, 1997).

С недорепликацией, так называемыми «слабыми точками», тесно связана ИГХ-ломкость. Было выявлено модифицирующее влияние факторов, усиливающих эффект положения: низких температур и уменьшения количества GX, на ломкость недореплицированного ИГХ. В таких случаях частота разрывов возрастала. Это позволяет сделать вывод о том, что воздействия, усиливающие эффект положения, также усиливают и ломкость, то есть усугубляют гетерохроматиновое состояние.

Со «слабыми точками» скоррелирована повышенная «адгезивность» ИГХ — способность удерживать вместе гомологичные районы хромосом и вступать в эктопические контакты. «Адгезивность» ИГХ до сих пор не находит объяснения и, скорее всего, обусловлена не одной, а комплексом причин, исходящих из особенностей строения GX районов (Zhimulev, 1997).

Одна из моделей, объясняющих феномен эктопического спаривания с позиций ключевых свойств ИГХ, сформулирована И. Ф. Жимулевым. Основана она на том, что между негомологичным спариванием и недорепликацией существует несомненная связь, так как среди видов, политенные хромосомы которых не имеют «слабых точек», также отсутствуют и эктопические контакты. У самцов дрозофилы в гиперактивной X-хромосоме отсутствуют и слабые точки, и районы с эктопическими контактами. Согласно этой модели, кластеры повторов недореплицируются, образуются «липкие концы», в результате чего формируются все типы эктопических контактов (Zhimulev et al., 1982).

Также существует множество исследований, свидетельствующих о высокой частоте перестроек, в которые вовлечены районы ИГХ. Так, для X-хромосомы пики перестроек были выявлены в районах 1F, 3C, 4E, 7B, 9A, 11A, 12D, 12E, 16F, 19E (Ильинская и др., 1988). Для того чтобы произошла перестройка, необходимо соблюдение ряда условий: 1) наличие разрывов в одной и той же или в разных хромосомах; 2) точки разрывов должны быть пространственно сближены. Это позволило сделать предположение о роли спаривания негомологичных инертных районов одной или нескольких хромосом в формировании перестроек. Предполагается, что может и не быть корреляции между точками разрывов и ИГХ, просто разрывы в повторяющихся последовательностях не сказываются на жизнеспособности организма, поэтому чаще и выявляются

(Zhimulev, 1997). Эти предположения до сих пор являются предметом дискуссий. Однако, на наш взгляд, сам факт существования перестроек указывает на пространственную сближенность районов со сходной нуклеотидной структурой: тандемные повторы, палиндромы, мобильные элементы (Lee, 1975). В политенных хромосомах это сближение визуализировано в виде эктопических контактов. В диплоидных ядрах, хотя негомологичные контакты и происходят, механизмы их возникновения не связаны с политенией и требуют дополнительного изучения ввиду большой практической значимости для человека как генетический потенциал геномных болезней.

Анализ перестроек хромосом нервного ганглия личинок дрозофилы в норме и после стресса. Удобной моделью для сопряжения стрессорных воздействий и организации генетического аппарата являются мутации с известным биохимическим проявлением, в частности, по гену *limk1* — *agnostic*. LIMK1 является ключевым ферментом ремоделирования актина, каскада, на уровне которого перерываются многочисленные нейродегенеративные заболевания. Мутация по гену *agnostic* (*agn^{ts3}*) дрозофилы локализована в пределах района 11В X-хромосомы дрозофилы, который содержит ген CG1848 для LIM-киназы 1, нарушает обучение и память при условнорефлекторном подавлении ухаживания у самцов. Ген для LIM-киназы 1 локализован в области АТ-богатых повторов, содержит вставку 28 п.н. в интроне 1, а также S-элемента в 3' некодирующей области (Медведева и др., 2008). Количество D- и C-изоформ *LIMK1* у *agn^{ts3}* в 3 раза превышает таковое у линии дикого типа *Canton-S*, в то время как их соотношение у *agn^{ts3}* не отличается от такового у *Canton-S* (Каминская и др., 2011). Изменения структуры гена *limk1* оказывают влияние и на локомоторные и когнитивные проявления. Среди них изменения параметров двигательной активности личинок и резкие нарушения траекторий движений при ориентации в пространстве у самцов *agn^{ts3}* (Никитина и др., 2014). Мутант *agn^{ts3}* при нормальных условиях неспособен к обучению, однако стрессорные воздействия восстанавливают эту способность (Molotkov et al., 2007; Никитина и др., 2012).

Структура гена для LIMK1 *agn^{ts3}* оказалась предрасположенной для формирования крестообразных структур, в центре которых формируются двуцепочечные разрывы ДНК. В качестве стрессорного воздействия было выбрано электромагнитное поле низкой интенсивности, которое оказывает существенное воздействие на нервную систему. Для ослабления магнитного поля Земли использовалась экранирующая цилиндрическая камера из аморфного магнитомягкого материала АМАГ-172. Геомагнитное поле в камере ослаблено в 35 раз. Было проведено исследование хромосомных перестроек в нервных ганглиях личинок дрозофилы обеих линий после экранирования магнитного поля в течении 12 часов. При этом уровень перестроек в клетках нервного ганглия линии *agn^{ts3}* резко уве-

личился после стрессорного воздействия за счет формирования мостов в анафазе митоза (рис. 2). У линии дикого типа *CS* этот уровень не изменился.

Формирование мостов в делящихся клетках приводит к разрыву и неравномерному распределению между клетками генетического материала (Медведева и др., 2016). Вероятно, именно появление крестообразных структур в гене *limk1* после экранирования магнитного поля стимулирует двухцепочечные разрывы. Известно, что крестообразная структура ДНК препятствует РНК-полимеразной активности, что сказывается на транскрипции гена *limk1* у *agn^{ts3}*.



Рис. 2. Типы перестроек хромосом нервного ганглия личинок на стадии анафазы и телофазы митоза

В норме LIMK1 активно фосфорилирует кофилин, что приводит к увеличению пула F-актина и двухцепочечные разрывы ДНК репарируются. При ослаблении магнитного поля формируются крестообразные структуры ДНК, затрудняющие транскрипцию гена *limk1*. Соответственно, снижается содержание F-актина (повреждения ДНК не репарируются) и увеличивается пул G-актина, который участвует в комплексах ремоделирования хромосом, при этом транскрипционная активность генома уменьшается.

ЛИТЕРАТУРА

Жимулев И. Ф., 1993. Гетерохроматин и эффект положения гена. Новосибирск: Наука. 490 с.

Жимулев И. Ф., 2003. Общая и молекулярная генетика. Новосибирск: Академия. 544 с.

Жимулев И. Ф., Беляева Е. С., Мальцева Н. И., Большаков В. Н., 1989. Изменение проявления свойств ИГХ у *Drosophila melanogaster* под влиянием модификаторов эффекта положения // Генетика. Т. 25. С. 1589—1598.

Жимулев И. Ф., Беляева Е. С., Андреева Е. Н., Андреевкова Н. Г., Бабенко В. Н., Белякин С. Н., Болдырева Л. В., Брусенцова И. В., Демаков С. А., Демакова О. В., Зыков

И. А., Коккоза Е. Б., Колесникова Т. Д., Максимов Д. А., Макунин И. В., Пиндюрин А. В., Семешин В. Ф., Хорошко В. А., 2010. Интеркалярный гетерохроматин в геноме дрозофилы // Генетика. Т. 46. С.1405—1408.

Ильинская Н. Б., Демин С. Ю., Мартынова М. Г., 1988. Сезонная динамика хромосомного полиморфизма у *Chironomus plumosus* L. (Diptera. Chironomidae) // Генетика. Т. 24. С. 1393—1401.

Каминская А. Н., Никитина Е. А., Паялина Т. Л., Молотков Д. А., Захаров Г. А., Попов А. В., Савватеева-Попова Е. В., 2011. Влияние соотношения изоформ LIMK1 на поведение ухаживания *Drosophila melanogaster*: комплексный подход // Экологическая генетика. Т. 9. № 4. С. 3—14.

Медведева А. В., Молотков Д. А., Никитина Е. А., Попов А. А., Карагодин Д. А., Баричева Е. М., Савватеева-Попова Е. В., 2008. Системная регуляция генетических и цитогенетических процессов сигнальным каскадом ремоделирования актина: локус *agnostic* дрозофилы // Генетика. Т. 44. № 6. С. 669—681.

Медведева А. В., Никитина Е. А., Журавлев А. В., Горохова С. А., Токмачева Е. В., Щеголев Б. Ф., Сурма С. В., Савватеева-Попова Е. В., 2016. Двухцепочечные разрывы ДНК в нервных ганглиях дрозофилы: структура гена *limk1* и экранирование магнитного поля // Здоровье — основа человеческого потенциала: проблемы и пути их решения. Т. 11. Ч. 2. С. 753—755.

Никитина Е. А., Медведева А. В., Долгая Ю. Ф., Корочкин Л. И., Павлова Г. В., Савватеева-Попова Е. В., 2012. Участие GDNF, LIMK1 и белков теплового шока в формировании процессов обучения и памяти у дрозофилы // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 48. № 6. С. 588—596.

Никитина Е. А., Медведева А. В., Захаров Г. А., Савватеева-Попова Е. В., 2014. Локус *agnostic* дрозофилы: вовлеченность в становление когнитивных нарушений при синдроме Уильямса // Acta Naturae. Т. 6. № 2 (21). С. 58—66.

Gottlieb S., Esposito R. E., 1989. A new role for a yeast transcriptional silencer gene, SIR2, in regulation of recombination in ribosomal DNA // Cell. Vol. 56. P. 771—776.

Lee C. S., 1975. A possible role of repetitious DNA in recombinatory joining during chromosome rearrangement in *Drosophila melanogaster* // Genetics. Vol. 79. P. 467—470.

Mattei M. G., Luciani J., 2003. Heterochromatin, from Chromosome to Protein // Atlas Genet. Cytogenet. Oncol. Haematol. Vol. 2. P. 284—299.

Molotkov D., Kaminskaya A., Medvedeva A., Nikitina E., Popov A., Savvateeva-Popova E., 2007. Cognitive and locomotor deficits accompanied by congophilic aggregate formation in the *Drosophila* model for defective actin remodeling // Parkinsonism & Related Disorders. Vol. 13. Suppl. 2. P. 132.

Smith J.S., Caputo E., Boeke J. D., 1999. A genetic screen for ribosomal DNA silencing defects identifies multiple DNA replication and chromatin-modulating factors // Mol. Cell. Biol. Vol. 19. P. 3184—3197.

Wimber D. E., Steffensen D. M., 1973. Localization of gene function // Annu. Rev. Genet. Vol. 7. P. 205—223.

Zhimulev I. F., 1997. Polytene chromosomes, heterochromatin, and position effect variation // Advances in Genetics. Vol. 37. P. 1—555.

Zhimulev I. F., Belyaeva E. S., 2003. Intercalary heterochromatin and genetic silencing // BioEssays. Vol. 25. P. 1040—1051.

Zhimulev I. F., Semeshin V. F., Kulichkov V. A., Belyaeva E. S., 1982. Intercalary heterochromatin in *Drosophila*. Localisation and general characteristics // Chromosoma. Vol. 87. P. 197—228.

THE CHROMATIN ORGANIZATION UNDER STRESS IN *DROSOPHILA MELANOGASTER*

S. A. Gorokhova*, A. V. Medvedeva** E. A. Nikitina***

*Pavlov Institute of Physiology Russian Academy of Sciences, Makarova Emb., 6, 199034, St. Petersburg, Russia; e-mail: swetlana.gorohowa@yandex.ru

**Pavlov Institute of Physiology Russian Academy of Sciences, Makarova Emb., 6, 199034, St. Petersburg, Russia; e-mail: avmed56@mail.ru

***Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; Pavlov Institute of Physiology Russian Academy of Sciences, Makarova Emb., 6, 199034, St. Petersburg, Russia; e-mail: 21074@mail.ru

Keywords: *Drosophila melanogaster*; *limk1* gene; chromatin; geomagnetic field weakening; neurodegenerative diseases.

Actual problem of modern neurophysiology and medicine is studying of etiology of socially important diseases, including neurodegenerative diseases (NDD) and genomic diseases. These diseases often result sporadic from extended deletion and duplications, at an unequal recombination in regions of chromosomes with specific architecture. Necessary condition of functioning of a nervous system is maintenance of genome stability. Numerous breaks of DNA accompany intensive replication of DNA at neurogenesis. The genome of the differentiated not sharing neurons is also vulnerable during a transcription and is subject to the damaging action of free radicals — products of oxidative metabolism. One-chained and two-chained breaks of DNA reparate with attraction of proteins of a cellular cycle in case of a homologous recombination or in case of not homologous merge of the free ends that has various consequences for an organism, including development of diseases of aging. However, data on two-chained breaks as an indicator of physiological activity of neurons appear recently. DNA breaks are a necessary stage of remodeling of chromatin and an expression of the genes involved in processes of formation of memory and learning. As DNA breaks characterize both norm and pathology, knowledge of mechanisms of their formation and a role in functioning of neurons will allow to direct these processes to the course of physiological norm.



Краткие сообщения

Brief communications

УДК 595.122.2+591.557.8+591.2

**ОБНАРУЖЕНИЕ *CODONOCEPHALUS URNIGERUS* (RUDOLPHI, 1819)
DIESING, 1850 У ВАЛЬДШНЕПА *SCOLOPAX RUSTICOLA* L. НА ТЕРРИТОРИИ
ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ**

А. А. Виноградова, В. В. Скворцов

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: gennadyeva@yandex.ru, vlad_skvortsov@mail.ru

В тонкой кишке вальдшнепа, добытого в Бокситогорском районе Ленинградской области, обнаружены мариты *Codonocephalus urnigerus*. Эта трематода до сих пор считалась специфическим паразитом аистообразных. Промежуточные стадии жизненного цикла *C. urnigerus* реализуются с участием моллюсков и амфибий.

Ключевые слова: трематоды; сосальщики; паразиты птиц; *Codonocephalus urnigerus*.

В жизненном цикле *Codonocephalus urnigerus* в качестве промежуточных хозяев участвуют многие беспозвоночные и позвоночные животные. В качестве первых промежуточных хозяев выступают брюхоногие моллюски рода *Lymnaea* (Niewiadomska, 1964). На стадии метацеркарии вид отмечается у бесхвостых амфибий рода *Rana*. Также метацеркарии данной трематоды отмечались у ужей и узорчатого полоза (Судариков и др., 2002; Кириллов и др., 2012). Изучением жизненного цикла *C. urnigerus* занималась К. Невядомская. В своей статье К. Невядомская отмечает в качестве окончательных хозяев данной трематоды птиц отряда голенастые (Niewiadomska, 1964).

В настоящей работе описываются мариты трематод, обнаруженные в тонкой кишке вальдшнепа *Scolopax rusticola* L., добытого в сроки весенней охоты 2014 г. в Бокситогорском районе Ленинградской области. Всего было обнаружено 4 экземпляра данного вида.

Обнаруженных трематод фиксировали в 70% спирте, помещая объект между предметным и покровным стеклом. Далее производилась окраска 4% кармином. После окрашивания объекты обезвоживали в серии спиртов, ксилоле и помещали в канадский бальзам (Иванов, 1981).

Обнаруженные трематоды соответствуют описанию, приведенном Невядомской (Niewiadomska, 1964) для вида *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) Diesing, 1850, относящемуся к семейству Codonocephalidae (Sudarikov, 1959) Zhathkanbaeva, 1991 отряда Strigeidida Sudarikov, 1959.

Описание. Тело (длина 19 мм, диаметр 0,4 мм) нечетко разделено на переднюю и заднюю части, между которыми имеется сужение. Передняя часть при рассмотрении с вентральной стороны представляет собой неравносто-

ронную чашу. Прикрепительные выступы, образованные краями чаши, напоминают псевдоприсоски. На некоторых препаратах выступы плохо различимы, так как втянуты в чашу (рис. 1). Между этими выступами находится ротовая присоска (длина 0,05 мм, диаметр 0,06 мм). Под ротовой присоской лежит хорошо различимый фаринкс. На вентральной стороне чаши находится крупная, почти овальная брюшная присоска (диаметр 0,02 мм, длина 0,09 мм). На дне чаши располагается цельнокрайний, нерасчлененный орган Брандеса.

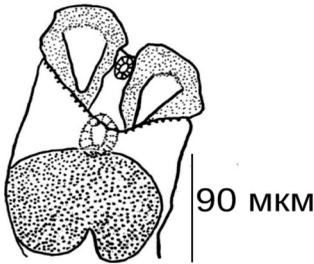


Рис. 1. Передняя часть тела

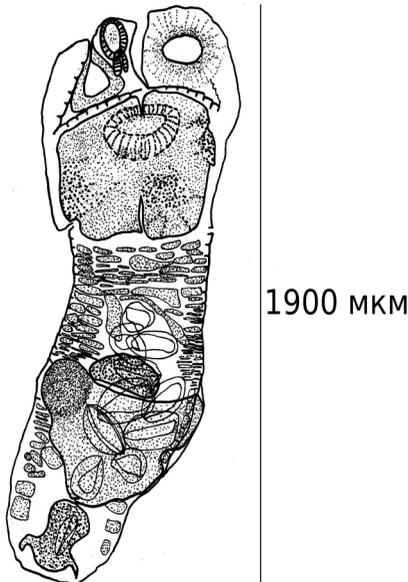


Рис. 2. Марита *C. urnigerus* со втянутыми присосками

В начале задней части тела, дистальнее сужения, находится плотная масса желточников. Визуально желточники образуют три вертикальных ряда. Центральный ряд желточных фолликулов занимает одну треть всей задней части. Фолликулы центрального ряда крупнее латеральных. Латеральные ряды желточников идут почти до самого конца тела, заканчиваясь на уровне половых отверстий. Всю среднюю часть заднего конца тела занимают семенники. Проксимальнее и правее семенников лежит яичник.

В конце заднего сегмента находится генитальный конус. Половые отверстия парные, открываются на вентральной стороне в районе генитального конуса. От яичника и до конца генитального конуса находятся немногочисленные крупные яйца овальной формы (длина яйца 0,09 мм, диаметр яйца 0,04 мм).

Морфология обнаруженных тримаход (рис. 2) соответствует описанию, приведенному Невядомской (Niewiadomska, 1964) для *C. urnigerus*. Таким образом, можно предположить, что *C. urnigerus* имеет более широкий спектр окончательных хозяев, чем это считалось ранее.

ЛИТЕРАТУРА

Иванов А. В., Полянский Ю. И., Стрелков А. А., 1981. Большой практикум по зоологии позвоночных. М.: Высшая школа. 504 с.

Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю., Чихляев И. В., 2012. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. Тольятти: Кассандра. С. 58—59.

Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В и др., 2002. Метацеркарии трематод — паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. Т. 1. М.: Наука. 298 с.

Niewiadomska K., 1964. The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) — Strigeidae // Acta Paras. Polon. Vol. 12. P. 283—296.

A RECORD OF *CODONOCEPHALUS URNIGERUS* (RUDOLPHI, 1819) DIESING, 1850 FROM A WOODCOCK *SCOLOPAX RUSTICOLA* L. FROM LENINGRAD OBLAST

A. A. Vinogradova, V. V. Skvortsov

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: gennadyeva@yandex.ru, vlad_skvortsov@mail.ru

Keywords: flukes; trematodes; parasites of birds; *Codonocephalus urnigerus*.

Specimens of *Codonocephalus urnigerus* were found in the intestine of a woodcock. This fluke is a specific parasite of Ciconiiformes birds. The intermediate stages of *C. urnigerus* life cycle occur with the participation of mollusks and amphibians.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Виноградова Анна Андреевна — аспирант кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. *E-mail: gennadyeva@yandex.ru.*

Горохова Светлана Александровна — аспирант института физиологии им. И. П. Павлова РАН. *E-mail: swetlana.gorohowa@yandex.ru.*

Медведева Анна Владимировна — к. б. н., старший научный сотрудник института физиологии им. И. П. Павлова РАН. *E-mail: avmed56@mail.ru.*

Никитина Екатерина Александровна — д. б. н., доцент, зав. кафедрой анатомии и физиологии человека и животных РГПУ им. А. И. Герцена, ведущий научный сотрудник института физиологии им. И. П. Павлова РАН. *E-mail: 21074@mail.ru.*

Озерский Павел Викторович — к. б. н., доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. *E-mail: ozerski@list.ru.*

Скворцов Владимир Валентинович — д. б. н., профессор кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. *E-mail: vlad_skvortsov@mail.ru*

Учредитель: Российский Государственный Педагогический университет им. А. И. Герцена
Печатается по решению кафедры зоологии

Главный редактор Г. Л. Атаев

Технический редактор П. В. Озерский

Редакционная коллегия: М. А. Гвоздев, П. С. Горбунов, Е. С. Кузнецова, В. В. Скворцов

Настоящее периодическое издание публикует научные статьи и краткие сообщения, посвященные вопросам зоологии, протистологии, паразитологии, общей и прикладной экологии, а также проблемам смежных областей биологии

Выходит 2 раза в год

***В оформлении обложки использована таблица
к руководству по зоологии (Шимкевич Л., Шимкевич В., 1910)
из фондов кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена***

ИЗДАТЕЛЬСТВО РГПУ им. А. И. ГЕРЦЕНА

191186, Санкт-Петербург, набережная р. Мойки, 48, корпус 5

Заказ № ц. Подписано в печать 27.12.2016. Бумага офсетная. Печать оперативная.
Гарнитура «Liberation Sans Narrow». Формат 60×88 1/16. Усл. печ. л. 3,38. Тираж 500 экз.
Цена договорная.