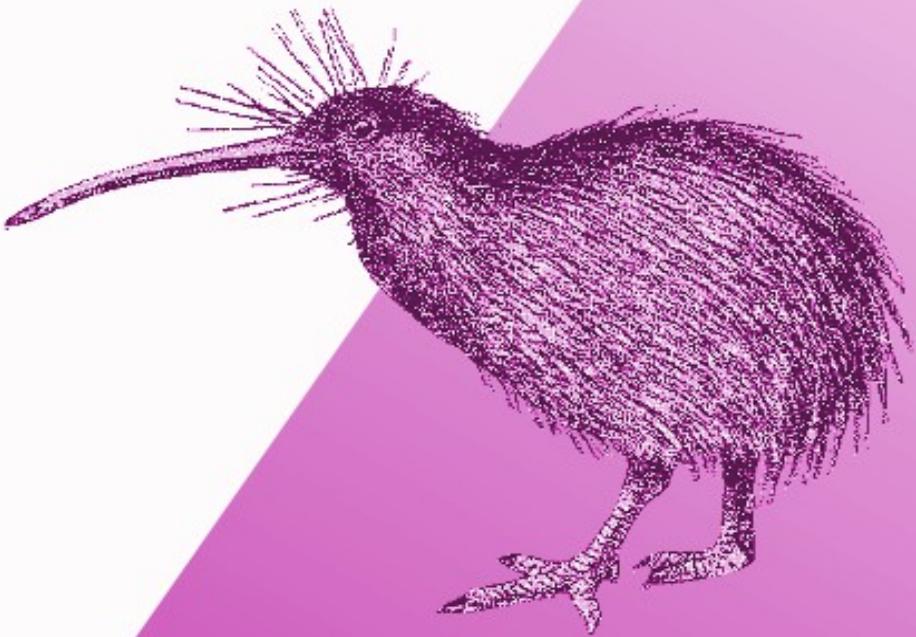


ISSN 2312-2579

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



2015

**НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
Том 15 № 1**

СОДЕРЖАНИЕ

Проблемные и дискуссионные статьи

- П. В. Озерский.* К формализации концепции экологической ниши Элтона—Одума. Ниши сложно организованных популяций..... 4

Прикладная генетика и селекция

- В. З. Крупкин, М. А. Гвоздев.* Происхождение растительных пород рыб, используемых в аквакультуре России..... 75

- К. К. Каримов.* Специфика наследования величины удоя, содержания жира и белка в молоке у коров *Bos taurus* в условиях двух хозяйств..... 82

- Е. А. Никитина.* Нейродегенеративные заболевания: подходы к изучению механизмов..... 86

Краткие сообщения

- П. В. Озерский, И. Н. Тисленко.* К распространению обыкновенного пластинокрыла (*Phaneroptera falcata*, Orthoptera: Tettigoniidae) на северо-западе России..... 101

События

- Памяти Кутлумурата Каримовича Каримова (1946—2015)..... 105
- Информация об авторах***..... 106

**FUNCTIONAL MORPHOLOGY,
ECOLOGY AND LIFE-CYCLES
OF ANIMALS**

2015
Volume 15
№ 1

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

CONTENTS

Problematic and discussable articles

P. V. Ozerski. To the formalization of the Elton's — Odum's ecological niche conception. Niches of the complexly organized populations [in Russian]..... 4

Applied genetics and selection

V. Z. Krupkin, M. A. Gvozdev. Origin of the plant-eating fish breeds using in the aquaculture of Russia [in Russian]..... 75

K. K. Karimov. Specifics of inheritance of milk yield, fat and protein content of milk in cows, *Bos taurus* in the two farms [in Russian]..... 82

E. A. Nikitina. Neurodegenerative disorders: approaches to study of mechanisms [in Russian]..... 86

Brief communications

P. V. Ozerski, I. N. Tislenko. To the distribution of sickle-bearing bush-cricket (*Phaneroptera falcata*, Orthoptera: Tettigoniidae) in North-West Russia [in Russian]..... 101

Events

In memoriam of Kutlumurat Karimovich Karimov (1946—2015) [in Russian]..... 105

Information about authors..... 106



Проблемные и дискуссионные статьи

**К ФОРМАЛИЗАЦИИ КОНЦЕПЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ ЭЛТОНА—ОДУМА.
НИШИ СЛОЖНО ОРГАНИЗОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ****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*

Предложена классификация субниш, занимаемых экологически специализированными внутривидовыми группами особей — эконами. Описаны некоторые закономерности реализации ниш, вытекающие из их субнишевой структуры.

Ключевые слова: ниша; субниша; экон; полиморфизм; возрастная структура популяции.

Введение. В предыдущей обобщающей работе, посвященной концепции экологической ниши (Озерский, 2014), была предложена векторно-объемная модель, развивающая подходы Дж. М. Чейза и М. А. Лейболда (Chase, Leibold, 2003) и способная решать ряд задач, неразрешимых в рамках традиционной толерантной модели ниши (Hutchinson, 1957; Pianka, 1978, цит. по: Пианка, 1981; Федоров, Гильманов, 1980; Giller, 1984, цит. по: Джиллер, 1988; Левченко, 2004 и др.). В то же время, векторно-объемная модель экологической ниши, подобно ее предшественницам, также является, в значительной мере, абстрактной и не учитывает некоторых важнейших свойств, характерных, по-видимому, для любой популяции. Следует помнить, что представление о «менделевской» популяции, вся генетическая неоднородность которой проявляется только в фенотипических различиях, заметных для наблюдателя и не сказывающихся ни на чем больше, — абстракция не в меньшей степени, чем любая из упомянутых выше формализованных моделей ниши. В действительности популяции организованы изнутри весьма сложно, причем сложность эта может быть описана по-разному в зависимости от поставленных задач. Например, в составе популяции по степени генетической автономности могут быть выделены демы (гамодемы) (Gilmour, Gregor, 1939), по степени пространственной обособленности — локальные популяции (Levins, 1970), по отношению к границам биогеоценозов — ценопопуляции (Петровский, 1961; Корчагин, 1964) и т. д. Однако с точки зрения важности для концепции ниши наибольший интерес, по-видимому, представляет рассмотрение популяции с точки зрения ее функциональной дифференциации.

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. 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 (подробнее см. ниже), в рамках этого направления были сформулированы также и некоторые обобщающие представления. Таково введенное Беклемишевым (1960) понятие гемипопуляции, такова его же (Беклемишев, 1942, 1945, 1964) концепция жизненной схемы (см. ниже), таковы же и распространенные в зоологии и ботанике представления о смене жизненных форм в ходе онтогенеза (например, Remane, 1944; Friederichs, 1930; Северцов, 1951; Серебряков, 1962; Черняховский, 1970; Правдин, 1971; Горохов, 1983; Мазуренко, 1986). В меньшей мере обращалось внимание на роль полиморфизма в поддержании экологической дифференцированности популяций, в основном при этом речь шла также о конкретных видах и других таксономических группах (подробнее см. ниже). 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 было введено в науку понятие экона; данный термин («ecope») был введен им в науку 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» (Heatwole, 1989: с. 18), но соответствующее понятие легко переносимо с видов на популяции. В то же время, следует признать, что целостной и непротиворечивой системы понятий, пригодной для описания популяций в рамках данной группы подходов, до сих пор не сложилось. Именно формирование такой системы и является целью настоящей работы.

Понятие субниши. Циклические изменения стадий в времени, неоднородность условий обитания в разных частях ареала популяции, а также и другие причины, в частности, история эволюционирования вида, вызывают разнообразие фенотипов в популяции, в том числе и неодинаковость физиологических диапазонов толерантности¹ разных особей. От физиологических диапазонов толерантности зависят соответствующие экологические диапазоны, оказывающие различными у разных частей популяции (эконов). Таким образом, помимо комплекса экологических диапазонов толерантности, который характеризует популяцию целиком (то есть составляет толерантностную составляющую ее фундаментальной ниши), можно говорить об аналогичных комплексах диапазонов, свойственных разным эконам, в том числе возрастным когортам и формам, связанным с полиморфиз-

1 В настоящей работе принимается следующая терминология: физиологический диапазон толерантности — это совокупность значений интенсивности воздействия фактора, при которых фактор остаётся переносимым для организма (Утесвский, 2002) или даже его части, а экологический диапазон толерантности — это совокупность значений интенсивности воздействия фактора, при которых сохраняется возможность устойчивого функционирования систем надорганизменного уровня (под которыми обычно понимают популяции).

мом. То же справедливо и в отношении средообразовательных потенциалов, которые могут различаться у разных внутривидовых групп. Таким образом, экологическая ниша неоднородной по своему составу популяции имеет сложную структуру. Следует отметить, что эта сложность структуры ниши не является чем-то неожиданным или редким, однако она практически не учитывалась до сих пор в концепциях экологической ниши. Так, например, Дж. И. Хатчинсон в статье, где была окончательно сформулирована его многомерная модель ниши (Hutchinson, 1957), по этому поводу ограничился лишь кратким замечанием о том, что в таких случаях ниша вида может, вероятно, состоять из двух или более гиперобъемов в факторном гиперпространстве, без какого-либо анализа взаимоотношений между этими гиперобъемами. По-видимому, однако, значение сложности организации нишевых гиперобъемов не следует недооценивать. Ее неучет (проявляющийся, например, в форме изолированного изучения отдельных экон, без учета взаимосвязей между ними в рамках единой популяции) во многих случаях не позволяет сформировать или искажает представление о роли и значении популяции в ее стационарном ценокомплексе (Озерский, 2013), о ее способностях к экспансии на территорию с другими сочетаниями условий среды и т. п. Попытки же учета сложной функциональной организации популяции при решении экологических задач, в том числе и вполне успешные — как, например, концепция жизненной схемы В. Н. Беклемишева (1942, 1945, 1964) — зачастую никак не связываются с формализованными концепциями экологической ниши. Вместе с тем, желательность синтеза этих концепций в единую, непротиворечивую и универсальную модель представляется достаточно очевидной.

Для описания структуры экологических ниш представляется целесообразным пользоваться термином «субниша». В настоящей работе **под фундаментальными субнишами понимаются комплексы диапазонов толерантности и средообразовательных свойств, присущие внутривидовым группам (экон), а под реализованными субнишами — области пересечения фундаментальных субниш и станции, занимаемой данной популяцией**. При этом отдельно взятая субниша может не отражать свойств всей популяции, так как для характеристики последней важны еще сочетания и временная последовательность реализации разных субниш.

Существование в популяции нескольких экон, занимающих разные субниши, может иметь для нее большое значение. Благодаря ему может ослабляться внутривидовая конкуренция и повышаться эффективность использования ресурсов. Так, например, экспериментально доказано, что ярко выраженный полиморфизм по пищевой специализации, свойственный североамериканской цихлидовой рыбе *Herichthys minckleyi* (Kornfield et Taylor), способствует снижению у нее внутривидовой конкуренции (Swanson et al., 2003). Аналогичный по своему характеру и значению полиморфизм описан также для европейских рыб — речного окуня *Perca fluviatilis* L. и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Svanbäck et al., 2008). Та же задача — снижение внутривидовой конкуренции за пищу — у ряда видов морских блюдечек

(брюхоногих моллюсков рода *Patella* L.) решается посредством смены пищевой специализации животных по мере их взросления (Branch, 1975). По-видимому, однако, эти рыбы и моллюски — лишь небольшая часть многочисленных примеров реализации подобного механизма ослабления внутривидовой конкуренции, поскольку смена пищевой специализации с возрастом представляет собой у животных обычнейшее явление, причем она может быть связана не только с пищевой, но и с другими видами конкуренции. Например, конкуренция за пространство — одна из причин существования у неподвижных или малоподвижных водных животных (бентосных форм и обростателей) планктонных расселительных личинок, способных покидать участки, занятые взрослыми особями. Наличие таких стадий характерно, например, для двустворчатых моллюсков (Lamellibranchia), усоногих раков (Cirripedia), плеченогих (Brachiopoda), седентарных полихет и т. д. У других беспозвоночных расселительную функцию могут брать на себя специализированные поколения, как, например, медузы у многих кишечнополостных из класса гидроидных (Hydrozoa).

Разумеется, значение дифференциации популяций на эконы не исчерпывается снижением внутривидовой конкуренции. Так, в некоторых случаях можно отчетливо видеть, что популяция устанавливает нужный для ее биологического успеха режим взаимодействия со своей стацией, опираясь на функциональную дифференциацию экон («разделение труда» между ними). Во многом такова, например, роль кастовой изменчивости у общественных насекомых (подробнее см. с. 20).

Представляется целесообразным выделить два основных типа субниш: **онтогенетические** (геминиши) и **полиморфические** (морфониши), причем второй тип может быть подразделен на два подтипа — полиморфические в узком смысле и **диадоксические**. Ниже эти два типа будут рассмотрены по отдельности (хотя для субниш, реально существующих в природе, характерно выраженное в той или иной мере сочетание свойств геми- и морфониш).

Онтогенетические субниши. Субниши, занимаемые разными возрастными группами (когортами) популяции и последовательно сменяемые особями в ходе их онтогенеза, целесообразно называть онтогенетическими, или геминишами (термин «геминиша» создан по аналогии с беклемишевским термином «гемипопуляция» — Беклемишев, 1960). По-видимому, и причины, и проявления смены фундаментальных геминиш (то есть переходов особей в ходе онтогенеза из одних экон в другие) весьма разнообразны. Нередко эта смена представляет собой приспособление к происходящим с течением времени закономерным циклическим изменениям условий существования популяции (ее аутоэкологической стации), при неизменности географической территории ее обитания (ареала). В этом случае для успешного существования популяции должно поддерживаться временное (в случае сезонных ритмов называемое фенологическим) соответствие стадий жизненного цикла организмов, образующих популяцию, стадиям циклического изменения стации. Если продолжительность всей жизни или каких-то онтогенетических стадий особей, составляющих популяцию, сопоставима с периодом

циклических изменений ее стадии, то для популяции будет характерна синхронизация жизненного цикла («дружность развития») особей. Важным является также и то, что смена онтогенетических связей обычно не только использует благоприятные фазы циклических изменений условий среды, но и представляет собой адаптацию к переживанию фаз неблагоприятных. В такую схему отношений между популяцией и ее стадией хорошо укладывается, например, сезонная синхронизация жизненного цикла у однолетних трав умеренного пояса, у моновольгинных (имеющих одно поколение в год) насекомых, таких, как большинство саранчовых (Acridoidea) фауны России. Их покоящиеся стадии жизненного цикла (семена, яйца) фенологически приходятся на наиболее неблагоприятную часть года — осень, зиму, начало весны. Важной предпосылкой для формирования геминиш оказывается циклическая смена не только климатических, но и других условий, в том числе свойств биотического окружения. Например, по данным Б. П. Уварова (1925), представитель саранчовых горбатка пятнистая *Dericorys tibialis* (Pall.) экологически (трофически и топически) связана с растением солянкой безлистной *Anabasis aphylla* L., на кустиках которого это насекомое обитает и на стадии личинки, и на стадии имаго. Личиночная стадия горбатки фенологически соответствует времени подготовки солянки к цветению, когда растения покрыты красными цветочными почками. Соответственно, личинки горбатки окрашены в светло-зеленоватый цвет и имеют ряд красных пятен по верху брюшка, соответствующих размерам и цветом цветочным почкам солянки (то есть имеют криптическую окраску, определяющую высокую толерантность к нахождению на зелено-красном мозаичном фоне). Ко времени перехода горбатки в состояние имаго красные цветочные почки на солянке сменяются желто-зелеными цветками, и, соответственно, взрослые горбатки уже не имеют криптических красных пятен (то есть обладают высокой толерантностью к нахождению уже на другом фоне, без мозаичных красных краплений).

Более сложно выглядят соотношения между сезонными изменениями климатических условий и жизненным циклом у поливольгинных (имеющих несколько поколений в год) организмов, например, у многих обитающих в зонах с умеренным климатом насекомых, в частности, дневных бабочек из семейств нимфалид (Nymphalidae) и белянок (Pieridae). Для этих видов характерна способность изменять продолжительность определенных стадий развития (например, имаго у крушинницы *Gonepteryx rhamni* (L.) и крапивницы *Aglais urticae* (L.), куколок у огородных белянок рода *Pieris* Schrank.) в зависимости от продолжительности светового дня. Во всех этих случаях можно говорить о смене геминиш, синхронизованной с циклическими изменениями стадии.

В то же время, смена геминиш не всегда связана с временной гетерогенностью стадии, она может вызываться внутренними причинами, в частности, относящимися к организменному уровню организации. Пожалуй, наиболее ярко это явление проявляется у представителей систематических групп, для которых характерна закономерная смена среды обитания в онтогенезе. Например, таковы амфибиотиче-

ские насекомые — стрекозы (Odonata), поденки (Ephemeroptera), веснянки (Plecoptera), ручейники (Trichoptera) — а также позвоночные из класса земноводных (Amphibia), которым свойственен переход от обитания в водной среде к обитанию в почвенно-воздушном медиотоне². Для очень многих водных беспозвоночных — например, из числа представителей брюхоногих (Gastropoda) и двустворчатых (Lamellibranchia) моллюсков, а также многощетинковых кольцецов (Polychaeta) характерен переход в ходе онтогенеза от планктонного к донному образу жизни; это явление настолько распространено в природе, что в гидробиологии для обозначения совокупности организмов, которые входят в состав планктона только на определенных стадиях развития, даже используется (применительно к планктону вообще или только к зоопланктону) особый термин «меропланктон», в отличие от «голопланктона» — организмов, обитающих в толще воды в течение всей своей жизни (Odum, 1983, цит. по: Одум, 1986; Саускан, 1996). Смена онтогенетических субниш свойственна также многим представителям самых разнообразных паразитических групп живых организмов, у которых имеются расселительные и собственно паразитические стадии онтогенеза и, соответственно, чередуются организменная и водная (или почвенно-воздушный медиотон) среды обитания.

Однако явление смены онтогенетических субниш носит значительно более универсальный характер и, по-видимому, свойственно едва ли не всем живым организмам на Земле. По-разному выглядят взаимодействия со средой обитания, по меньшей мере, у эмбриона в яйце и у организма на постэмбриональных этапах развития. Эти различия выражаются и в характере пищевых связей (эмбрион использует для энергетического и пластического обмена запасы желтка, организм на более поздних стадиях онтогенеза — как правило, внешние источники пищи), и в особенностях взаимодействия с хищниками, конкурентами и симбионтами, а часто — и требованиям к абиотическим составляющим среды обитания. Ярким примером подобных различий между эмбрионом и взрослым организмом являются различия в толерантности к температуре окружающей среды у птиц. У тех групп птиц, которые обладают птенцовым типом развития, эмбрионы в яйце пойкилотермны, их развитие зависит от внешней температуры (Olson et al., 2006). Аналогичным явлением в мире растений можно считать различия в требованиях к абиотическим, а иногда и к биотическим, факторам среды у спор и семян и у взрослых растений. Так, общеизвестно, что у многих видов покрытосеменных семена могут длительное время сохранять жизнеспособность в условиях, несовместимых с жизнью взрослых особей этих же видов. Например, защищенные плодовой оболочкой семена кокосовой пальмы *Cocos nucifera* L. не теряют способности к прорастанию

2 Любопытно, что эта смена среды жизни у амфибиотических насекомых не всегда соответствует переходу от одной фазы развития к другой, отделенной от нее метаморфозом, но может происходить, например, в пределах личиночной стадии. Так, для комара-долгоножки *Hexatoma longicornis* (Walk.) описан жизненный цикл, в ходе которого личинки первый сезон своей жизни развиваются в воде, а второй — в почве (Alexander, 1920, цит. по: Гиляров, 1949).

после пребывания в морской воде в течение 3—4 месяцев (см. обзор: Петров, 2001). Широко распространенным явлением у цветковых растений (например, у жимолости *Lonicera* spp., бузины *Sambucus* spp., смородины калифорнийской *Ribes bracteosum* S. Wats., миопорума *Myoporum* spp., мирсины *Myrsine* spp.) является способность семян переносить пребывание в кишечнике животных, прежде всего птиц, в частности, дроздов *Turdus* spp. и скворцов *Sturnus* spp., и млекопитающих, например, медведей *Ursus* spp. (Jung, 1992; Burrows, 1996; Traveset, Willson, 1997; Bartuszevige, Gorchoy, 2006; Williams, 2006), причем у некоторых растений такое воздействие на семена способствует их прорастанию. Например, установлено, что пребывание семян малины превосходной *Rubus spectabilis* Pursh и бузины красной *Sambucus racemosa* L. в пищеварительном тракте странствующих дроздов *Turdus migratorius* L. и медведей барibalов *Ursus americanus* Pall. стимулирует их последующее прорастание (Traveset, Willson, 1997). Гигантские новозеландские прямокрылые насекомые (лжекузнечики *Hemideina crassidens* (Blanch.)) способны таким же образом повышать всхожесть семян местных растений фуксии кожистой *Fuchsia excorticata* (J. R. et G. Forst.) Linn. и пратии физалисовидной *Pratia physaloides* (A. Cunn.) Hemsl. (Duthie et al., 2006).

При переходе от одной стадии постэмбрионального развития к другой также нередко весьма сильно изменяется характер взаимоотношений с внешней средой. Например, у растений по мере их роста может происходить смена занимаемого ими яруса в фитоценозе и, соответственно, изменение степени освещенности. С течением времени могут изменяться не только значения факторов, воздействующих на растения, но и характеристики физиологического отклика и диапазоны толерантности самих растений. Так, согласно Т. А. Работнову (1950), молодые (прематурные) и взрослые особи растения ветреницы пучковатой (*Anemone fasciculata* L.) по-разному реагируют на внесение в почву биогенов (азота, фосфора, калия): на первые оно оказывает угнетающее действие, на вторые — стимулирующее. Аналогично могут модифицироваться также и биотические взаимодействия. Так, по достижении насекомопыляемым (а нередко — и ветроопыляемым) растением генеративной стадии у него выстраиваются доселе отсутствовавшие связи с насекомыми-опылителями и другими антофагами — животными, питающимися нектаром, пыльцой, частями околоцветника. По достижении растением стадии плодоношения, в свою очередь, возникают связи между ним и животными-карпофагами, питающимися плодами и семенами; часть этих животных (например, плоядные птицы) в ряде случаев может участвовать в расселении семян. У грибов с почвенным мицелием такая смена среды обитания, затрагивающая и абиотические, и биотические факторы, происходит при формировании надземных плодовых тел. Широко распространены подобные перестройки и у животных. Например, у панцирного клеща *Nothrus palustris* C. L. Koch нимфальные стадии более чувствительны к дефициту влажности, чем взрослые особи (Тарба, 1977). Точно так же, расширение диапазона толерантности в отношении влажности стадии у имаго по сравнению с личинками показано для кузнечика *Conocephalus fuscus* (Fabr.) (Kaltenbach,

1963, цит. по: Правдин, 1974). Изменение физиологических диапазонов толерантности к солености окружающей воды в ходе постэмбрионального онтогенеза описано для целого ряда животных, обитающих в морских и солоноватых водах, в том числе для кишечнорастворимых, для многощетинковых кольчатых червей, для брюхоногих и пластинчатожаберных моллюсков, для ракообразных и для хордовых (в том числе для асцидий, для многих видов рыб и для амфибий (см. обзор: Хлебович, 1977). Для ряда видов костистых рыб показаны возрастные изменения верхних летальных температур (см. обзор: Смирнов и др., 2005). У птиц (прежде всего — с птенцовым типом развития) в течение первых дней постэмбриональной жизни происходит становление гомойотермности, сопровождающееся радикальным изменением физиологического диапазона температурной толерантности. Например, как показало исследование субантарктического (*Pygoscelis antarctica* (J. R. Forster)) и ослиного (*P. papua* (J. R. Forster)) пингинов (Taylor, 1985), их птенцы вылупляются из яиц полностью пойкилотермными. До приблизительно 10-го дня жизни они полностью зависят от обогрева со стороны родителей и лишь примерно на 15-й день становятся полностью гомойотермными. У птенцов дневных хищных птиц — сокола-сапсана *Falco peregrinus* Tunst. (Дементьев, 1951), краснохвостого канюка *Buteo jamaicensis* (Gmelin), свенсонова канюка *B. swainsonii* (Bonaparte) (Kirkley, Gessaman, 1990) — терморегуляция устанавливается также не сразу, а лишь на 10-й—12-й день после вылупления из яйца. В течение первой недели гомойотермность формируется у птенцов попугая кореллы *Nymphicus hollandicus* (Kerr) (Pearson, 1998), к 8-му дню — у птенцов сан-мигельской певчей овсянки *Melospiza melodia micronyx* Grinnell (Sogge et al., 1991).

Для многих представителей животного царства характерна смена характера питания с возрастом. Например, личинки клопа-щитника *Troilus luridus* (F.) I и II возрастов исключительно растительноядны, в то время как старшие личинки и имаго этого вида питаются, главным образом, другими насекомыми, причем личинки старших возрастов погибают при отсутствии животной пищи (Келлер, цит. по: Петрова, 1975). Молодь речного окуня и обыкновенного судака питается зоопланктоном, в то время как более крупные особи этого вида рыб переходят на питание крупными беспозвоночными и рыбой, в том числе молодью своего вида (Persson, Greenberg, 1990; Mehner et al., 1996). Наоборот, у воробьиной птицы голубой комароловки *Polioptila caerulea* (L.) размеры поедаемого корма уменьшаются с возрастом: молодые особи поедают более крупных членистоногих, чем взрослые (Root, 1967). У многих птиц пищевые рационы птенцов и взрослых особей очень сильно различаются. Например, у обитающих в Африке и тропической Азии медоуказчиков (Indicatoridae) птенцы являются гнездовыми паразитами насекомоядных и плодоядных птиц и получают от своих воспитателей корм, которым те обычно выкармливают собственных птенцов, — прежде всего, насекомых. В то же время, для многих из медоуказчиков основным или, по крайней мере, существенным компонентом рациона взрослых птиц служит пчелиный воск (см. обзор: Нумеров, 2003).

Показательные примеры смены геминиш в ходе постэмбрионального онтогене-

за можно найти среди насекомых. Смена геминиш у насекомых может происходить как при переходе от одной стадии развития к другой: например, от личиночной к куколочной (у насекомых с полным превращением) или имагинальной (при неполном метаморфозе), так и в пределах одной и той же стадии, например, имагинальной. В частности, как смену геминиш можно рассматривать известный у ряда видов насекомых переход от расселительного этапа жизни имаго к репродуктивному, сопровождающийся дегенерацией крыловой мускулатуры и потерей способности к полету. Такое явление описано, в частности, у сверчков — домового (*Acheta domestica* (L.): Чудакова, Бочарова-Месснер, 1965; Бочарова-Месснер, Чудакова, 1968) и двупятнистого (*Gryllus bimaculatus* De G.: Shiga et al., 1991) — у тропических водных клопов из семейства Belostomatidae (см. обзор: Саулич, Мусолин, 2007), у мухи оленьей кровососки *Lipoptena cervi* (L.) (Mercier, 1924, цит. по: Попов, 1965). Еще один пример — радикальная смена стратегии защиты от естественных врагов в течение личиночного периода индивидуальной жизни, как это происходит, например, у тропических кузнечиков из родов *Eurycorypha* Stål и *Leptoderes* Serv., личинки младших возрастов у которых подражают малосъедобным и защищенным насекомым (соответственно, муравьям и жукам-скакунам (Cicindelidae)), а в старших возрастах приобретают покровительственную зеленую окраску, скрывающую их на фоне растений (см. обзор: Бей-Биенко, 1954).

Яркий пример подобной смены геминиш у имаго представляет собой медоносная пчела *Apis mellifera* L. У рабочих особей этого вида перепончатокрылых в течение их имагинального периода жизни происходит достаточно закономерная (хотя и не лишенная пластичности) смена видов деятельности в семье. Несмотря на то, что на продолжительность и последовательность стадий в этой смене способны значительно влиять состав и условия существования пчелиной семьи, возраст пчелы также является значимым фактором, от которого зависит выполняемый ею вид работы (Миньков, Плотников, 1968; Frisch, 1977, цит. по: Фриш, 1980; Лебедева, Лебедев, 2001). До того, как стать сборщицей, рабочая пчела первые дни своей имагинальной жизни проводит в гнезде, не покидая его. С начала внегнездовой деятельности пчелы радикально изменяется ее место в системе биотических (в том числе, трофических) связей экосистемы, в которой находится ее гнездо. Во-первых, пчела начинает непосредственно взаимодействовать с растениями, собирая на них пыльцу, нектар, участвуя в опылении. Во-вторых, изменяется круг ее естественных врагов. Ульевая (то есть не начавшая покидать гнездо) пчела может оказаться либо жертвой хищников, способных разорить гнездо или проникнуть в него (например, мышевидных грызунов), либо хозяином паразита, способного заражать пчел непосредственно в гнезде, — например, паразитических протистов (в частности, микроспоридии *Nosema apis* Zander — возбудителя нозематоза пчел) и бактерий, «пчелиной вши» (мухи *Braula coeca* Nitzsch), клеща *Varroa destructor* Anderson et Trueman. В отличие от ульевых, пчелы-сборщицы подвергаются, кроме того, атакам разнообразных хищников и паразитов, охотящихся на них и заражающих их за пределами гнезда. Например, это птицы (в том числе золотистая щурка *Merops*

apiaster L., способная причинять значимый ущерб пчеловодству), хищные мухи ктыри (Asilidae), роющие осы *Philanthus triangulum* (Fabr.), паразитические мухи из семейств Conopidae и Sarcophagidae (из последних наиболее известна как вредитель пчеловодства *Senotainia tricuspis* (Mg.)). Стоит заметить также, что по прошествии определенного времени рабочая пчела перестает выполнять функции сборщицы и переключается на задачи, выполняемые в гнезде или в непосредственной близости от гнезда (доставка воды, охрана, вентиляция), вновь сужая круг своих биотических связей. Таким образом, можно сказать, что на протяжении имагинального периода жизни рабочая медоносная пчела несколько раз существенным образом изменяет круг посещаемых меростаций (в рамках одной гетерогенной станции), последовательно сменяя при этом ряд субниш.

Особенно ярко различия в требованиях к условиям среды обитания между представителями одной популяции, находящимися на разных стадиях онтогенеза, выражены у тех групп животных, у которых эти стадии разделены метаморфозом. Нередко метаморфоз сопровождается коренной перестройкой системы трофических связей и даже сменой среды обитания. Например, амфибии и представители многих отрядов насекомых: стрекозы (Odonata), поденки (Ephemeroptera), веснянки (Plecoptera), ручейники (Trichoptera) — на определенном этапе онтогенеза переселяются из водоемов на сушу, то есть радикально сменяют и среду своего обитания, и систему биотических связей. Биотические (в том числе, трофические) связи часто изменяются у насекомых (особенно — у представителей отрядов, которым свойственно полное превращение) также и в тех случаях, когда среда обитания у личинок и у имаго приблизительно одна и та же. Например, личинки (гусеницы) большинства бабочек (Lepidoptera) питаются наземными вегетативными органами растений, обгрызая их с помощью грызущего ротового аппарата. В то же время, их имаго, как правило, способны питаться лишь жидкой пищей (например, цветочным нектаром) или вообще являются афагами (то есть вообще не принимают никакой пищи, поддерживая свою жизнь за счет энергетических запасов, накопленных в своем теле на личиночной стадии). Известны также многочисленные примеры изменения требований к тем или иным факторам среды, происходящие в ходе постэмбрионального развития вне связи с метаморфозом и у организмов без ярко выраженного метаморфоза. Эти примеры также можно рассматривать как проявление смены геминиш. Так, самки двукрылых насекомых из семейств настоящих комаров (Culicidae) и слепней (Tabanidae) переходят к кровососанию только после оплодотворения, а до этого, подобно самцам, питаются сахаристыми жидкостями растительного происхождения. У насекомых с неполным превращением перестройки трофических связей обычно не столь радикальны (хотя, например, у поденок (Ephemeroptera) и веснянок (Plecoptera) переход к имагинальной стадии означает одновременно переход от хищничества или детритофагии к афагии). Однако даже у саранчовых, являющихся облигатными фитофагами и на стадии личинки, и на стадии имаго, известно явление изменения круга пищевых растений, причем у

одних видов он после метаморфоза сужается, а у других — расширяется (Пшеницына, 1988).

К онтогенетическим следует также относить субниши, циклически сменяющие друг друга на протяжении индивидуальной жизни особей. Так, сменой онтогенетических субниш являются сезонные изменения диапазонов толерантности у теплокровных, обитающих в зонах умеренного климата, в том числе, например, сезонные изменения требований к фоновой окраске среды обитания, связанные с изменением криптической окраски меха или оперения, как у зайца-беляка *Lepus timidus* L., горностая *Mustela erminea* L., ласки *M. nivalis* L., белой куропатки *Lagopus lagopus* L. Другой пример этого же явления — изменение диапазонов толерантности при обратимом изменении физиологического состояния особей. Благодаря циклическим изменениям физиологических диапазонов толерантности у форм с продолжительностью жизни, большей, чем полный сезонный цикл изменений стаи, также возможна приуроченность стадий развития и физиологических состояний к определенным сезонным изменениям стаи. В частности, такова сезонность периода размножения у млекопитающих и птиц умеренного пояса. Наступление и окончание этого периода сопровождаются у них существенной перестройкой экологических связей, в том числе трофических. Например, такие воробьиные птицы, как дубонос *Coccothraustes coccothraustes* (L.) и дрозды (род *Turdus* L.), весной и в первой половине лета уничтожают огромное количество насекомых, которыми взрослые птицы выкармливают птенцов и питаются сами, а по окончании периода гнездования в их рационе существенно возрастает доля растительного корма, вплоть до полного переключения на него (Кныш, 1998; Герасимчук, Степанов, 2010). Аналогичные сезонные изменения в структуре питания известны и у рыб. Так, гигантская акула *Cetorhinus maximus* (Günn.) весной и летом питается планктоном, а на зиму опускается в глубокие слои воды и переходит на питание бентосом. Этот переход от одного рациона к другому сопровождается у гигантской акулы изменением морфологии жабр: длинные жаберные тычинки, участвующие в отцеживании планктона, на зиму отпадают (Parker, Voesman, 1954, цит. по: Никольский, 1963).

Г. Эндерляйн (Enderlein, 1908) предложил называть те организмы, которые проводят всю свою жизнь в одном биоценозе, гомоценными («homocön»), а те, которые сменяют два или более биоценозов в ходе своего развития, — гетероценными («heterocön»). Ф. Даль (Dahl, 1908), полемизируя в своей работе с Эндерляйном, развил его терминологию, ограничив сферу применения термина «гетероценный» теми животными, которые сменяют биоценозы в связи с сезонными изменениями и, как правило, одновременно также в связи со сменой стадий развития. Одновременно он предложил использовать термин «гетеротопный» («heterotor») в отношении тех животных, которые, как, например, посетители цветов, постоянно перемещаются между биоценозами, и противопоставил их гетероценным. Это разделение представляется удачным в том отношении, что именно у гетероценных, в смысле Даля, форм смена меростации сопровождается, по меньшей мере, изменением

физиологических диапазонов толерантности (а во многих случаях, по-видимому, — также и средообразовательных свойств³) и, соответственно, сменой эконной принадлежности и онтогенетической субниши, в то время как физиологические диапазоны толерантности у гетеротопных организмов, в общем случае, остаются в ходе подобных перемещений неизменными.

В то же время, смена геминиш может и не сопровождаться радикальной сменой меростаций. Например, личинки, куколки и имаго ряда насекомых обитают в одних и тех же условиях, однако при этом по-разному участвуют в трофических сетях. Показательным примером могут послужить бабочки семейства мешочниц (Psychidae), у всех видов которых жизнь гусеницы и куколки проходит на растении, в чехлике, сооруженном гусеницей из фрагментов растений (см. обзоры: Кожанчиков, 1956; Pendleton, Pendleton, 2008). При этом взрослые самки представителей этого семейства, за исключением представителей наиболее примитивных родов, бескрылы, а часто и безноги. Такие самки после окончания куколочного развития не покидают чехлика, а часто — и куколочного экзувия (либо же, у других представителей семейства, выходят из чехлика, но остаются рядом с ним и позднее откладывают в него яйца, как это происходит у *Fumea casta* (Pall.) (Ежиков, 1953а)). Однако гусеницы мешочниц при этом активно питаются растениями, в то время как куколки и имаго являются непитающимися стадиями. Кроме того, у преимагинальных и имагинальных стадий мешочниц различается круг естественных врагов. В частности, в гусеницах и куколках мешочниц паразитируют личинки наездников семейства Ichneumonidae (Porter, 2007; Каспарян, Халаим, 2007), которые никогда не развиваются за счет имаго хозяев (Каспарян, 1981). Таким образом, можно выделить еще одну группу организмов: изменяющие в ходе своего онтогенеза характер связей со внешней средой, физически оставаясь в пределах одной и той же меростации. Для таких организмов представляется целесообразным ввести отдельное название: **интрагетероценные**.

Полиморфические субниши. Различные требования к условиям среды обитания могут быть свойственны не только разным возрастным, но и другим внутрипопуляционным группам. Любое разнообразие фенотипов означает различия во взаимоотношениях между разными особями и окружающей средой. При этом особый интерес представляет взгляд с этой стороны на явление полиморфизма.

В настоящей работе трактовка понятия полиморфизма имеет некоторую специфику. Так, если у Э. Майра (Mayr, 1970, цит. по: Майр, 1974) в рамках полиморфизма рассматриваются достаточно разные явления, общей чертой которых является существование в одной и той же популяции нескольких четко обособленных друг

3 Например, такие насекомые-галлообразователи, как многие комарики-галлицы (Cecidomyiidae) и орехотворки (Cynipidae), на личиночной стадии, паразитируя в тканях растений, активно воздействуют на рост и деление клеток хозяина, вызывая специфические разрастания тканей последнего (галлы). В то же время, не только покоящиеся стадии (яйца, куколки), но и ведущие активный открытый образ жизни имаго этих насекомых не обладают такой способностью.

от друга фенотипически (дискретных) групп особей (морф), то здесь требование безусловной дискретности морф полагается избыточным, поскольку многие широко известные примеры полиморфизма сопровождаются существованием переходных форм (как, например, фазовая изменчивость саранчи — см. с. 21). С другой стороны, мы не разделяем взглядов Майра (Mayr, 1966, цит. по: Майр, 1968; Mayr, 1970, цит. по: Майр, 1974), рассматривавшего как частные случаи полиморфизма также и те ситуации, когда в популяции фенотипически отчетливо различаются члены разных возрастных групп (например, у малой голубой цапли *Egretta caerulea* L. молодые особи резко отличаются от взрослых особей по окраске). Более целесообразным представляется рассмотрение в рамках явления полиморфизма только таких случаев, когда в популяции существует нескольких фенотипических групп особей, не представляющих собой разные стадии онтогенеза, так как при несоблюдении этого условия «морфы» могут сменяться одна другой в онтогенезе одной и той же особи как разные этапы развертывания одной и той же программы развития в рамках единого макрофенотипа (фенома).

При существовании в популяции нескольких морф каждой из них может быть свойственен свой комплекс диапазонов толерантности и средообразовательных свойств. Связь между явлением полиморфизма и шириной экологической ниши давно обратила на себя внимание биологов. Прежде всего, это работа Дж. Рафгардена (Roughgarden, 1972), в которой было сформулировано представление о том, что ширина ниши полиморфной популяции складывается из двух компонентов: внутрифенотипического («within-phenotype»), соответствующего, если пользоваться предлагаемой в настоящей работе терминологией, субнишам отдельных фенотипических форм (соответствующих эконам в значении, принятом в настоящей работе), и межфенотипического («between-phenotype»), обусловленного разнообразием этих форм. Из более поздних работ, обсуждающих значение полиморфизма популяции в ее взаимодействии со средой обитания, можно назвать, например, статью С. О. Сергиевского (1987), в которой «наиболее полное и эффективное освоение гетерогенности среды» объявляется основной функцией полиморфизма популяции (с. 55). В то же время, влияние полиморфизма на характер взаимодействия популяции со своей стацией, по-видимому, вовсе не сводится к этой «основной функции», оно может быть весьма различным в разных случаях, что связано, прежде всего, с разнообразием существующих в живой природе форм полиморфизма.

В природе существует несколько видов полиморфизма, различающихся и по своим механизмам, и по значению для популяции. В отношении механизмов, обуславливающих сосуществование и поддержание в популяции нескольких фенотипических групп особей, то все они сводимы к двум основным видам — полиморфизму, опирающемуся на генетические механизмы (гетероморфизму) (Шмальгаузен, 1940), и полиморфизму, имеющему в своей основе модификационную изменчивость и реализацию альтернативных онтогенетических программ, не связанных

с различиями в генотипе (полифенизму) (Mayr, 1966, цит. по: Майр, 1968; Mayr, 1970, цит. по: Майр, 1974; West-Eberhard, 1989; также см. обзор: Cain, 1977).

Если говорить о видах полиморфизма, выделяемых с функциональной точки зрения, то для решения задач, поставленных в настоящей работе, интересны те, которые сопряжены с экологической неоднородностью популяции (то есть с ее дифференцированностью на экотопы). При этом **субниши, занимаемые различными фенотипическими формами, входящими в состав полиморфной популяции, целесообразно называть полиморфическими, или морфонишами.**

Строго говоря, экологическая неоднородность должна иметь место в популяции практически при любом случае полиморфизма — в силу малой вероятности ситуаций, при которых различия в фенотипе никак не проявлялись бы во взаимоотношениях особей с окружающей их средой. Однако особого внимания при этом заслуживают те случаи полиморфизма, которые являются отражением достигнутой в ходе эволюции адаптированности разных экотопов к разным условиям среды или (а часто — и одновременно с этим) к разному характеру взаимодействия со средой. Согласно В. В. Хлебовичу (2002), в подобных популяциях присутствует несколько адаптивных фенотипических норм, причем в одних случаях эти нормы четко разграничены («дискретные адаптивные нормы»), в других же плавно перетекают друг в друга, будучи связаны особыми с промежуточными фенотипами («градуальные адаптивные нормы»). Внутрипопуляционный полиморфизм, как в градуальных, так и в дискретных вариантах, иногда не без оснований рассматривается как приспособление к непредсказуемым образом изменяющимся условиям среды: так, например, несинхронные сроки вылупления из яиц и дальнейшего развития у насекомых связывают с условиями, непредсказуемыми в отношении водного режима (см. обзор: Danks, 2006). Однако, как можно будет видеть ниже, в стабильных или предсказуемо (циклически) изменяющихся условиях внутрипопуляционный полиморфизм также может иметь адаптивное значение.

Наиболее известными из экологически значимых (то есть обуславливающих субнишевую дифференциацию) видов полиморфизма можно считать половой диморфизм, кастовый полиморфизм, фазовый полиморфизм и полиморфизм защитной окраски (разумеется, разнообразие вариантов экологически значимого полиморфизма не исчерпывается только этими перечисленными).

Половой диморфизм. Одним из наиболее распространенных видов полиморфизма у животных является **половой диморфизм**. В наиболее ярко выраженных его случаях особи мужского и женского пола могут вести совершенно различный образ жизни: обитать в разных средах, иметь разный круг пищевых объектов и т. п. Например, у червцов и щитовок (насекомых из подотряда Coccidinea отряда равнокрылых хоботных — Homoptera) взрослые самцы — хорошо летающие насекомые-афаги, в то время как личинки и взрослые самки — малоподвижные или вовсе неподвижные обитатели растений, соками которых они и питаются. Наличие хорошо летающих самцов и нелетающих самок характерно и для других насекомых: всех представителей отряда веерокрылых (Strepsiptera), ряда видов бабочек

(Lepidoptera), в том числе большинства мешочниц (Psychidae), отдельных представителей пядениц (Geometridae) — например, из родов *Operopthera* Hübn., *Erannis* Hübn. — и волнянок (Lymantriidae) (под *Orgyia* Ochs.), у некоторых прямокрылых (например, саранчовых рода *Bryodema* Fieb.) и жуков (например, светляков рода *Lampyrus* L.). Другое проявление полового диморфизма в субнишевой дифференциации насекомых — различия в питании взрослых самцов и самок у многих кровососущих двукрылых. У уже упоминавшихся кровососущих комаров и слепней собственно кровососами являются только оплодотворенные самки, в то время как самцы питаются сахаристыми жидкостями, выделяемыми растениями. Эти различия в характере питания сопровождаются различиями между полами на биохимическом уровне: так, установлено, что слюна самцов и самок комара *Aedes aegypti* (L.) различается по уровню активности содержащейся в ней эстераз, более высокому у самок (Argentine, James, 1995).

Если столь резкие различия между пищевой специализацией оплодотворенных самок и остальных имаго могут показаться чем-то исключительным в живой природе (следует заметить, однако, что и комары, и слепни широко распространены в природе и представлены тысячами видов), то менее отчетливая, но вполне реальная половая дифференциация по питанию весьма широко распространена среди животных самой разной систематической принадлежности. Если говорить о насекомых, то, например, количественные и качественные различия в питании самцов и самок выявлены у ряда саранчовых (см., напр., Пшеницына, 1983, 1987). В частности, самки сибирской кобылки *Gomphocerus sibiricus* (L.) затрачивают на питание в 2,5 раза больше времени, чем самцы (при этом у полов количественно различаются пищевые предпочтения в отношении видов кормовых растений) (Копанева, Соболев, 1995), а самцы малой крестовички *Doclostaurus brevicollis* (Ev.) и голубокрылой кобылки *Oedipoda caerulescens* (L.) в пересчете на единицу массы тела потребляют в 1,5—2 раза больше пищи, чем конспецифические самки (Nagy, 1952).

Половой диморфизм, затрагивающий систему экологических связей, известен и у позвоночных. Например, для ящериц рода *Anolis* Daudin, обитающих на Больших Антильских островах, доказана связь между полом и выбором меростаций, сопряженная с морфологическими различиями между самцами и самками (Butler, 2007). В отношении птиц, например, известно, что у американских дятлов из рода *Centurus* Swainson обнаружены большие различия между полами в пищевом поведении (выборе частей деревьев для поиска на них пищи) и, соответственно, в разделении субниш в отношении пищевых ресурсов, что сопровождается различиями в размерах клювов и языков у самцов и самок (Selander, 1966). Аналогично, изучение видовой принадлежности остатков добычи, обнаруженных в погадках филина *Bubo bubo* (L.), показало, что относительно крупные виды млекопитающих поедаются самками чаще, чем самцами (Екимов, 2003). У странствующего альбатроса *Diomedea exulans* (L.) в условиях побережья субантарктического острова Южная Георгия доказана более узкая пищевая специализация самцов по сравне-

нию с самками: последние добывают представителей большего числа видов рыб и головоногих моллюсков, причем доля последних в рационе самцов всегда невелика, в то время как у самок она нестабильна (в некоторые годы эти беспозвоночные оказывались у самок преобладающим видом пищи); эта дифференциация, однако, в других частях его ареала не проявляется или выражена иначе (см. обзор: Xavier, Croxall, 2005). Среди морских птиц, обитающих у берегов Южной Георгии, различия в рационе самцов и самок выявлены также у северного гигантского буревестника *Macronectes halli* (Mathews); они объясняются тем, что самцы и самки добывают пищу на разном удалении от берега: самцы — вблизи берега, а самки — в пелагиали (см. обзор: González-Solís, Croxall, 2005). Что касается млекопитающих, то количественные и качественные различия в питании самцов и самок свойственны, например, целому ряду видов травоядных копытных (что часто, хотя и не всегда, связано с различиями в размерах тела) (см. обзор: du Toit, 2005), а также многим видам ластоногих (у которых эти различия могут быть обусловлены разными причинами: различиями в размерах, в глубинах погружения, в характере миграций и т. д.) (см. обзор: Staniland, 2005).

Значительные различия в характере взаимодействия с внешней средой, связанные с половым диморфизмом, нередко имеются и при отсутствии резких качественных различий в образе жизни. Например, у саранчовых половой диморфизм может проявляться в отчетливых различиях в меростациональной приуроченности: так, самки малой крестовички *Dociostaurus brevicollis* (Ev.), полосатого зеленчука *Mongolotettix japonicus* (I. Bol.) и сибирского конька *Chorthippus hammarstroemi* (Mir.) более эврибионтны в отношении характера растительного покрова (Стебаев и др., 1978; Соболев, 1979), при этом самки малой крестовички и проводят больше времени на почве (и меньше — на растениях), чем самцы (Никитина, 1978). Существенные различия в размерах и поведении самцов и самок саранчовых приводят к их разной роли в экосистемах, в том числе в пищевых сетях. С одной стороны, как уже отмечалось выше, эти различия затрагивают роль особей как консументов. С другой стороны, у особей мужского и женского пола по-разному могут выстраиваться взаимоотношения с естественными врагами. В отношении уже упоминавшейся сибирской кобылки известно, что различия в летной активности у самцов и самок этого насекомого приводят к разной частоте их заражения паразитическими мухами *Blaesoxipha lineata* Fall., которые отрождают личинок на летящих саранчовых (Рубцов, 1995). Разная степень уязвимости самцов и самок в отношении естественных врагов описана и для позвоночных. Например, в г. Красноярске самки узкочерепной полевки *Microtus gregalis* (Pall.) в течение конца апреля — начала июня оказываются добычей ушастой совы *Asio otus* L. реже, чем самцы, что объясняется, по-видимому, меньшей двигательной активностью самок, которые находятся в это время в состоянии беременности или лактации (Екимов, 2003).

Вероятно, связь полового диморфизма и субнишевой дифференциации популяций очень велика. Хедрик и Тимлес (Hedrick, Temeles, 1989) указывали на то, что формирование полового диморфизма в эволюции может происходить за счет трех

основных механизмов: полового отбора, пищевой конкуренции между полами и разделения репродуктивных функций. По-видимому, основным из них все-таки должно считаться разделение репродуктивных функций между мужскими и женскими особями (Dawkins, 1989, цит. по: Докинз, 1993), а два других становятся возможными вследствие вызванных этим разделением изначальных различий в морфологии, физиологии и поведении полов. В итоге, однако, все они вносят свой вклад в формирование субнишевой дифференциации. Пищевая конкуренция (а также, вероятно, и конкуренция за другие ресурсы) должна быть весьма эффективным механизмом разделения субниш. Следует, однако, иметь в виду, что он не вполне аналогичен механизму расхождения ниш разных видов в результате межвидовой конкуренции — так как реализуется в условиях неразделимого единого генотипа популяции. Представляется, что этот механизм полностью укладывается в рамки понятия дизруптивного отбора (Grant, 1985, цит. по: Грант, 1991), поддерживающего фенотипическую гетерогенность популяции, которая может основываться как на гетероморфизме, так и на полифенизме.

Кастовый полиморфизм. Внутрипопуляционный полиморфизм не исчерпывается половым диморфизмом. Соответственно, дифференциация ниши популяции на морфониши также может происходить и по другим причинам, нежели различия между полами. Ярким примером такой дифференциации может послужить **кастовый полиморфизм** у общественных (эусоциальных) насекомых из отрядов перепончатокрылых (в том числе муравьев и некоторых родов ос и пчел) и тараканообразных (термитов). Кастовый полиморфизм встречается также и у насекомых, которых не принято относить к эусоциальным: например, специфические касты «солдат», несущие защитные функции, известны у некоторых галлообразующих тлей (Stern et al., 1994; Бабичев, Баранников, 2010) и паразитических перепончатокрылых (например, у наездника *Copidosoma floridanum* (Ashmead) из семейства Encyrtidae); во втором случае их функция состоит в истреблении конкурентов — паразитических личинок других видов насекомых (Giron et al., 2007a,б). Эусоциальность и кастовый полиморфизм известны не только у насекомых: подобное явление описано даже у африканских грызунов-пескороев (Bathergidae) из родов *Heterocephalus* Rüppell и *Cryptomys* Gray (Jarvis, 1981; Burda, Kawalika, 1993; Jarvis et al., 1994; Bennet, Faulkes, 2000).

Суть явления кастового полиморфизма состоит в том, что животные обитают семьями, которые состоят из различающихся по функциям в гнезде и, соответственно, по поведению, физиологии, морфологии групп особей — каст. В наиболее простом случае, как, например, у медоносной пчелы *Apis mellifera* L., в семье имеются фертильные самцы и самки двух типов — фертильные (матки, царицы) и стерильные (рабочие)⁴, при этом функция последних состоит в создании условий для

4 У термитов (группа Isoptera в составе отряда Dictyoptera, включающего также тараканов и богомолов), приобретших эусоциальность независимо от перепончатокрылых, рабочими могут являться, наряду с самками, также личинки и стерильные самцы.

успешного размножения фертильных особей (а у видов с более совершенной социальной организацией, таких, как медоносная пчела и многие муравьи, не ограничивается этим, а обеспечивает устойчивое существование и размножение семей за счет способности рабочих регулировать численность фертильных особей). При этом характер взаимодействия с внешней средой и комплекс требований условиям обитания у представителей разных каст могут сильно различаться. Так, в сформированных семьях этих насекомых яйцекладущие самки в обычной ситуации никогда не покидают гнезда, взаимодействие семьи с внешней по отношению к ней средой возложено на определенные группы рабочих особей. В более сложных случаях касты могут быть дифференцированы на подкасты, представители которых различаются и по своим функциям в жизни семьи, и по характеру взаимодействий с внешней средой, и по особенностям фенотипа. Например, рабочие многих видов муравьев могут различаться по размерам, пропорциям тела, особенностям строения в соответствии с их функциями в семье. Так, у американских муравьев-листорезов рода *Atta* Fabr. известен размерный полиморфизм рабочих, сопровождающийся различиями в поведении и местом в системе трофических связей. Как было показано для муравья *A. sexdens rubropilosa* Forel, муравьи-фуражиры у листорезов в зависимости от своих размеров ведут себя по-разному, выбирая листья растений разной толщины. Кроме того, фуражиры разных размеров с разной вероятностью подвергаются атакам паразитических мух-горбатов из рода *Neodohrniphora* Malloch, которые достоверно предпочитают заражать более крупных особей владельца (Siqueira Gazal e Silva et al., 2007).

Фазовый полиморфизм. В начале XX века Б. П. Уваров (Uvarov, 1921) описал у перелетной саранчи *Locusta migratoria* L. явление так называемой фазовой изменчивости. Суть этого явления состоит в том, что в зависимости от плотности популяции личиночное развитие проходит по одной из двух онтогенетических программ (либо по промежуточной), в ходе реализации которых формируется либо фенотип особи, приспособленной к стадному образу жизни (стадная фаза, *phasis gregaria*), либо фенотип особи, приспособленной к одиночному образу жизни (одиночная фаза, *phasis solitaria*), либо промежуточные фенотипы — фазы рассеивания и скучивания (соответственно, *phasis dissocians* и *phasis congregans*). Представители стадной и одиночной фаз перелетной саранчи настолько сильно отличаются друг от друга, что до работы Уварова рассматривались как разные виды — соответственно, *L. migratoria* L. и *L. danica* L. Различия между представителями разных фаз затрагивают как особенности поведения и физиологии (наличие или отсутствие склонности к образованию скоплений и миграциям, общий уровень моторной активности), так и морфологические признаки (окраску и форму тела, пропорции крыльев и конечностей) (Бей-Биенко, 1932). В то же время, разные фазы одного вида саранчи не только не изолированы друг от друга репродуктивно, но и способны за несколько поколений трансформироваться друг в друга. Данная форма полиморфизма не является особенностью исключительно перелетной саранчи, она известна и для других видов саранчи, в том числе также и мало родственных

перелетной⁵, сходные явления описаны также для кузнечиков (из родов *Polysarcus* Fieb., *Barbitistes* Charp., *Isoimon* B.-Bien., *Isophya* Br.-W., *Anabrus* Haldeman, *Peranabrus* Scudd.) (см. обзоры: Бей-Биенко, 1954; Pener, Simpson, 2009) и даже для гусениц бабочек (Бей-Биенко, 1980; Алексеев и др., 2008). В настоящее время, главным образом на основании исследований пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* (Forsk.), считается, что развитие личинки в направлении стадной или одиночной фазы определяется концентрацией в воздухе грегаризационного феромона, а невозможность полной трансформации из стадной фазы в одиночную или наоборот за одно поколение объясняется эпигенетическими механизмами, связанными прежде всего с веществами, синтезируемыми в прилежащих телах материнской особи (Ferenz et al., 1994; Malual et al., 2001; Simpson, Miller, 2007).

Взаимоотношения саранчи одиночной и стадной фазы со средой обитания могут весьма сильно различаться. В частности, при переходе в стадную фазу значительно расширяется ее экологическая валентность в отношении многих факторов. Так, популяции азиатского (номинативного) подвида перелетной саранчи (*L. migratoria migratoria* L.) в промежутках между вспышками массового размножения, будучи представлены особями одиночной фазы, в условиях юга России, Казахстана и Средней Азии придерживаются гнездилищ, располагающихся в прибрежных тростниковых зарослях — плавнях (Бей-Биенко, 1932; Васильев, 1965). В Закавказье (Армения, Араратская долина) в 1986 г. такие особи наблюдались нами на искусственно орошаемых лугах, то есть также в условиях избыточного увлажнения, при полном отсутствии саранчи в окрестных ксерофитных стациях. В то же время, стаи стадной саранчи этого же подвида нередко перемещаются далеко (даже на сотни километров) за пределы гнездилищ⁶, в том числе в степные биогеоценозы и на сельскохозяйственные поля, где они способны уничтожать большое количество растений (Бей-Биенко, 1932; Васильев, 1965). В силу недоступности обычных для гнездилищ видов трав саранча таких стай значительно расширяет

-
- 5 В настоящее время перелетную саранчу относят к подсемейству Oedipodinae семейства настоящих саранчовых (Acrididae). В то же время, например, мароккская саранча *Dociostaurus maroccanus* (Thunb.) относится к другому подсемейству — Gomphocerinae — этого же семейства, а итальянская саранча *Calliptamus italicus* (L.) и пустынная саранча — к подсемейству Catantopinae, в настоящее время выделяемого рядом авторов из состава настоящих саранчовых в самостоятельное семейство (Филипенко и др., 2000). При этом существует много нестадных видов саранчовых (кобылок), принадлежащих к тем же трибам и даже родам, что и стадные. Для некоторых из них, например, для малой крестовички *Dociostaurus brevicollis* (Ev.) и атбасарки *D. kraussi* (Ingen.), также доказана способность в некоторых случаях образовывать стадную фазу (Бабенкова, 1971; Мальковский, 1963).
- 6 Две единичные находки *L. migratoria* были сделаны автором настоящей работы даже на Северо-Западе России — в Новгородской (2008 г., особь переходной фазы, Озерский, 2008) и в Псковской (2010 г., особь с окраской стадной фазы, Озерский, 2012а) областях.

круг своих кормовых растений. Так, если в гнездилищах особи одиночной фазы азиатской перелетной саранчи питаются, преимущественно, злаками — прежде всего, тростником (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), пыреем (*Elytrigia Desv.*), вейником (*Calamagrostis* Roth), то стаи этой саранчи причиняют серьезный ущерб таким сельскохозяйственным культурам, как различные овощные, зернобобовые, хлопчатник, подсолнечник, даже плодовые культуры и виноград, т. е., растения, систематически и по своим свойствам очень далекие от злаков (Бей-Биенко, 1932; также см. обзор: Гричанов, 2009). В отношении поведенческих различий в выборе пищи особями разных фаз в литературе имеются данные о *S. gregaria*, согласно которым саранча одиночной фазы избегает растений, содержащих алкалоид гиосциамин, в то время как особи стадной фазы такие растения предпочитают (Despland, Simpson, 2005)⁷.

Стаи стадных саранчовых своим появлением резко увеличивают нагрузку фитофагов на растительность: стая пустынной саранчи *S. gregaria*, в зависимости от численности особей, занимает площадь от 1 до 500 км² (Nevo, 1996) и потребляет за день по меньшей мере несколько тысяч тонн фитомассы (COPR, 1982, цит. по: Kamal, 2006). При этом эти стадные насекомые перемещают на большие расстояния накопленные в своем теле вещества, что означает перераспределение доступной для консументов и редуцентов энергии (совокупная масса стаи пустынной саранчи может составлять несколько тысяч тонн, а расстояние, на которое она способна переместиться, — сотни и даже тысячи километров, в том числе и на территории, непригодные для прохождения полного жизненного цикла этого вида из-за неподходящих климатических условий) (Бей-Биенко, 1932; Weis-Fogh, 1952; Щербиновский, 1952). Указывалось, что в условиях пустынь стадная азиатская перелетная саранча может, уничтожая одни виды растений, способствовать замещению их другими, непоедаемыми, то есть вызывать перестройку структуры фитоценозов (Прозоровский, 1940, цит. по: Виноградов, 1948). Прилет стаи саранчи может вызывать временную перестройку системы трофических связей у энтомофагов. Например, в Средней Азии на питание пустынной саранчой при ее появлении (данный регион не входит в постоянный ареал *S. gregaria*) могут переключаться такие виды птиц, как розовый скворец *Pastor roseus* (L.), хохлатый жаворонок *Galerida cristata* (L.), галка *Coloeus monedula* (L.), сойка *Pica pica* (L.), персидская щурка *Merops persicus* Pall., тювик *Accipiter badius* (Gmel.), черноухий коршун *Milvus migrans lineatus* J. E. Gray (Щербиновский, 1952), снижая при этом нагрузку на менее доступные виды насекомых, которыми питаются в обычных условиях.

7 В ряде работ (Sword et al., 2000; Despland, 2005) на основании экспериментов даже утверждается, что яркая окраска стадных особей пустынной саранчи имеет предупреждающее значение для насекомоядных хищников и сопряжена с накоплением в этих насекомых ядовитых веществ, получаемых ими из кормовых растений. К этому утверждению, однако, следует относиться с большой осторожностью, так как возможность выбора саранчой пищи и, соответственно, поиска растений, содержащих ядовитые вещества, в условиях перелетных стай представляется крайне малой.

При этом такое воздействие на энергетику экосистем и на системы биотических связей оказывают именно насекомые стадной фазы, так как одиночная саранча не достигает высокой численности и практически не покидает постоянных мест размножения. С другой стороны, у представителей разных фаз может различаться уязвимость в отношении естественных врагов. Так, согласно Г. Р. Ледневу и его соавторам (2012), у *L. migratoria* скорость гибели особей стадной фазы от мюскардинозов существенно выше, чем таковая особей одиночной фазы. Подобные явления, по-видимому, также должны приводить к различиям в формировании и функционировании трофических сетей в годы с высокой и с низкой численностью вовлеченных в них форм, способных к трансформации фаз.

Полиморфизм защитной окраски. Широко распространенным в природе явлением, особенно хорошо известным в отношении насекомых, является сосуществование в одной и той же популяции нескольких цветковых форм — особей, имеющих разную окраску. В рамках этого достаточно разнородного явления (сюда, например, можно отнести и проявления описанного выше фазового диморфизма) особого внимания заслуживают случаи, в которых эти цветковые формы используют свою окраску для маскировки. В этих случаях полиморфизм окраски в популяциях отчетливо сопряжен с гетерогенностью занимаемых ими стадий.

Достаточно хорошо изученным примером такого полиморфизма можно считать полиморфизм окраски обыкновенного богомола *Mantis religiosa* L., подробно описанный М. М. Беляевым (1940). По данным Беляева, полученных в результате изучения 1500 насекомых, обитавшая в Карадагской долине (Крым) популяция этого насекомого была представлена двумя формами — желто-бурой (с очень большой амплитудой изменчивости, от соломенно-желтой до почти темно-коричневой) и зеленой (по-видимому, с несколько меньшей амплитудой изменчивости, от бледно-зеленой до темно-зеленой), при этом переходных форм выявлено не было. Беляевым была установлена высокая степень соответствия окраски тела богомолов фону, на котором они были найдены: из 314 особей он совпал у 77% (из них для желто-бурых 87%, для зеленых 51%), при этом соотношения для самцов и для самок оказались почти одинаковыми. Как показали проведенные Беляевым эксперименты со скрещиванием богомолов, этот полиморфизм имел наследственную природу (желто-бурая окраска доминировала над зеленой) и не зависел от условий содержания насекомых, в том числе и от фона среды. К сожалению, приведенные Беляевым данные не позволяют судить о том, имелись ли между желто-бурыми и зелеными особями различия в предпочтении цвета субстрата или же наблюдавшееся высокое соответствие между окраской насекомых и цветом фона было обусловлено селективным выеданием богомолов некоторыми видами птиц (последнее было продемонстрировано в его более ранней работе (Beljajeff, 1927): обыкновенная каменка *Oenanthe oenanthe* (L.) и пустельга⁸ лучше находят богомо-

8 Вид пустельги не был точно определен Беляевым; по его мнению, это могла быть либо обыкновенная (*Falco tinnunculus* L.), либо степная (*F. naumanni* Fleischer) пустельга.

лов на контрастирующем фоне (хотя для успешности нахождения богомолы вороной (*Corvus cornix* L.) степень соответствия окраски этих насекомых окружающему их фону значения не имеет). Как предполагал Беляев, преобладающая окраска фона среды была более благоприятна для выживания желто-бурых особей, в то время как зеленые появлялись в популяции благодаря выщеплению рецессивных гомозигот в потомстве гетерозиготных родителей.

Сходные варианты полиморфизма хорошо известны и для прямокрылых насекомых (Orthoptera), прежде всего — для саранчовых (Acridoidea) и кузнечиковых (Tettigoniodea). Подробные описания различных вариантов окраски саранчовых, в том числе их внутривидовой изменчивости, можно найти, например, в работах П. А. Воронцовского (1928) и И. Дж. Кларка (Clark, 1943). Нами было проведено исследование изменчивости окраски у 6 видов саранчовых и 2 видов кузнечиков, при этом разные виды прямокрылых продемонстрировали разные, в ряде случаев статистически значимо различные, соотношения между цветовыми формами (Озерский, 2012б, 2014). В некоторых случаях, а именно, у представителей подсемейства Gomphocerinae, доказана наследственная природа этой изменчивости (у обыкновенного конька *Chorthippus brunneus* (Thunb.) — Gill, 1981; у короткокрылого конька *Ch. parallelus* (Zett.) — Sansome, La Cour, 1935; у северного конька *Ch. montanus* (Charp.) (= *Ch. longicornis*)⁹ — Creighton, Robertson, 1941), в других же случаях обнаружена способность к гуморально контролируемому изменению окраски тела под цвет фона в ходе личиночного развития и даже у взрослых особей (у принадлежащей подсемейству Oedipodinae голубокрылой кобылки *Oedipoda caerulea* (L.) — Levita, 1970; Moreteau, 1975 — и у близко родственной ей краснокрылой кобылки *Oe. miniata* (Pall.) — Yerushalmi, Pener, 2002). Интересными, хотя и нуждающимися в проверке с использованием методов математической статистики, являются наблюдения Н. Н. Соболева (1990), согласно которым выбор цвета субстрата для приземления после прыжка у саранчовых *Acrida oxucephala* (Pall.) и *Oedaleus decorus* (Germ.) зависит от их индивидуальной окраски.

В природе встречаются также аналогичные явления, связанные не с криптической окраской, делающей животное незаметным на окружающей фоне, а с миметизмом бейтсовского типа — «подражательством», при котором представители защищенного от хищников вида имеют габитус, сходный с габитусом представителей видов, не пригодных в качестве жертв, — ядовитых, жалящих и т. п. Известен ряд примеров существования у одного и того же вида-подражателя нескольких морфологических форм, соответствующих разным видам-моделям. Такая ситуация наблюдается, например, у мухи-журчалки *Volucella bombylans* (L.), габитуально подражающей шмелям рода *Bombus* Latr. Мы неоднократно наблюдали в одних

9 Видовая принадлежность «*Chorthippus longicornis*» определена автором настоящей работы на основании описания и изображений, приведенных в указанной статье Крайтон и Робертсона.

и тех же географических точках, в одних и тех же стациях и в одно и то же время мух этого вида с разными паттернами окраски, сходными с таковыми разных видов шмелей (*B. lapidarius* (L.), *B. terrestris* (L.)). Цветовой полиморфизм этой мухи и его связь с миметизмом давно известны (Gabritschevsky, 1924; Stubbs, Falk, 1983, цит. по: Holloway et al., 2002). Очевидно, что такой полиморфизм, в том числе количественные соотношения между цветовыми морфами раздражателя, отражается на структуре системы межвидовых взаимоотношений, включающей в себя популяцию раздражателя (мухи), популяции моделей (шмелей) и популяции хищников (в роли которых, по-видимому, выступают насекомоядные птицы).

Сложное сочетание подобного же связанного с бейтсовским миметизмом полиморфизма с половым диморфизмом описано для африканской бабочки-парусника *Papilio dardanus* Brown. У этого вида миметический облик имеют только самки, причем разные их фенотипические формы сходны с разными видами-моделями (представителями семейства Danaidae), а именно: форма hipposoop имитирует *Amauris niavius* (L.), форма trophonius — *Danais chrysippus* (L.), форма senea — *Amauris echeria* (Stoll) and *A. albimaculata* Butler, форма ochracea — *Amauris echeria septentrionis* Poulton, при этом изменчивость окраски детерминирована генетически, а представленность разных фенотипических форм различна в разных географических популяциях имитатора (Laloy, 1906, цит. по: Cuénot, 1921; Nijhout, 2003).

Особый интерес представляют случаи, когда защитный эффект достигается благодаря взаимодействию особей с разными фенотипами. Яркий пример такой ситуации был описан В. Викалором (Wickler, 1968, цит. по: Dawkins, 1999) для южно-африканского равнокрылого хоботного насекомого *Ityraea nigrocincta* (Walk.), две цветовые формы которого, желтая и зеленая, образуя смешанные скопления, мимикрируют под соцветия, состоящие из зеленых бутонов и желтых распутившихся венчиков.

Следует заметить, что полиморфизм защитной окраски встречается не только среди насекомых. Примеры его можно найти также, например, у позвоночных животных. Так, безусловно, им обладают многие представители земноводных, в частности, бурые лягушки рода *Rana* L.: травяная лягушка *R. temporaria* L., остромордая лягушка *R. arvalis* Nilsson и др., для которых известно существование генетически детерминированных форм с разным паттерном окраски (Ищенко, 1978; Шаповалов, Жигилева, 2000). Цветовой полиморфизм, затрагивающий фон и паттерн окраски и имеющий генетическую основу, описан также у зеленых лягушек — прудовой *Pelophylax lessonae* (Camerano), озерной *P. ridibundus* (Pall.) и их естественных гибридов (Некрасова, 2002; Замалетдинов, 2002). Следует, однако, заметить, что роль этого полиморфизма в формировании трофических (донорных метаболических) связей бесхвостых амфибий с их естественными врагами нуждается в дополнительных исследованиях. Тем не менее, имеются косвенные данные, свидетельствующие в пользу его адаптивного значения. В частности, для некоторых североамериканских видов (квакш *Pseudacris triseriata* (Wied-Neuwied), *P. regilla* (Baird et Girard), *Acris crepitans* Baird, лягушки *Rana pipiens* Schreber) доказано под-

держание наследственного полиморфизма окраски (в том числе, соотношения между цветовыми формами в популяциях) естественным отбором (Tordoff, Pettus, 1977; Hoffman, Blouin, 2000; Wente, Philipps, 2003). При этом в отношении *P. regilla* статистический анализ встречаемости разных цветовых форм свидетельствует о закономерном изменении их дифференциальной смертности в ходе смены сезонов (Wente, Philipps, 2005), а эксперименты с этим же видом земноводных (Morey, 1990) свидетельствуют о том, что соответствие или несоответствие окраски их тела окружающему фону влияет на их нахождение хищником — подвязочной змеей *Thamnophis elegans* (Baird et Girard). Аналогичные выводы, хотя и носящие предварительный характер, были сделаны в отношении нахождения квакши *P. triseriata* врановой птицей канадской кукушкой *Perisoreus canadensis* (L.) (Tordoff, 1980). Следует, однако, иметь в виду, что по крайней мере в ряде случаев наличие полиморфизма окраски у земноводных не связано с криптическими явлениями, а объектом отбора является не окраска как таковая, а какой-либо другой признак, сцепленный с нею генетически, например, в рамках плейотропного действия одного и того же гена (подробнее см. ниже, с. 28).

Другие формы полиморфизма. Не претендуя на сколь-либо полный охват разнообразия проявлений экологически значимого полиморфизма, мы хотели бы кратко остановиться на некоторых его примерах, укладывающихся в рамки рассматривавшихся выше форм полиморфизма. Некоторые из этих примеров, по-видимому, сравнительно мало что дают для понимания организации и функционирования экологических ниш. Так, Э. Майр (Mayr, 1970, цит. по: Майр, 1974) рассматривал как проявления полиморфизма, в том числе, существование в популяции особей с фенотипическими аномалиями (например, альбиносов) и сильно различающихся форм, соответствующих разным стадиям онтогенеза. По-видимому, первый случай, если не принимать в рассмотрение возможное эволюционное значение такой изменчивости, представляет интерес с указанной точки зрения, только если носители таких аномалий появляются в популяции достаточно закономерно и достаточно часто для того, чтобы заметным образом влиять на характер ее взаимоотношений с внешней средой. Что же касается второго случая, то соответствующие ему примеры не рассматриваются в настоящей работе как проявления полиморфизма (см. с. 15) и, кроме того, подробно разобраны выше в связи с онтогенетическими субнишами (см. с. 7).

В то же время, некоторые другие случаи полиморфизма представляют с точки зрения организации ниш существенно больший интерес. Так, например, в животном мире известно некоторое количество примеров, где в составе популяции присутствуют особи с разной трофической специализацией, не связанной с их возрастом. В частности, у мексиканской цихлидовой рыбы *Herichthys minckleyi* (Kornfield et Taylor) известно 3 формы, различающиеся по пищевой специализации и, соответственно, по строению зубов; по крайней мере для двух из этих форм доказан внутривидовой характер полиморфизма (Swanson et al., 2003; Cohen et al., 2005). Еще один пример такого полиморфизма — статистически значимая приуро-

ченность разных генетически детерминированных фенотипических форм наездников *Itopectis maculator* (Fabr.) и *Phaeogenes invisor* (Thunb.) (сем. Ichneumonidae) к хозяевам (куколкам дубовой листовёртки *Tortrix viridana* L.) определенных, специфических для них размеров (Симчук, 2009). Хотя можно предположить, по меньшей мере, три механизма поддержания такой приуроченности (дифференциальный выбор самкой заражаемого хозяина; дифференциальная выживаемость личинок в хозяевах разных размеров; различное влияние представителей разных морф паразита на рост хозяина), в любом из этих случаев речь идет об экологически значимом наследственном полиморфизме (гетероморфизме).

Также заслуживают внимания известные в различных систематических группах животных случаи полиморфизма окраски, не связанные с защитным значением последней. Так, например, у колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say) в пределах популяций, населяющих территории Псковской и Новгородской областей России, выявлено 9 фенотипов, различающихся по рисунку на переднеспинке, и 5 внутривидовых экологических групп, различающихся по своим требованиям к температуре и влажности (Калинина, 2007). При этом были показаны, во-первых, связь между рисунком на переднеспинке и принадлежностью к той или иной экологической группе, во-вторых, неодинаковая устойчивость разных фенотипов к инсектицидам и, в-третьих, зависимость встречаемости разных фенотипов от вида растений, на которых локализовались микропопуляции жука. Сходный пример дает брюхоногий моллюск *Serapea nemoralis* (L.), у которого особи с желтой раковинной, лишенной полос, более устойчивы к повышенным и пониженным температурам, чем особи с полосатой раковинной (Lamotte, 1959, цит. по: Майр, 1974). Если говорить о позвоночных животных, то, например, далеко не все случаи цветового полиморфизма у земноводных объясняются их селективным выеданием хищниками. Так, по данным В. Л. Вершинина (2008), на урбанизированных территориях у остромордой и озерной лягушек имеют селективное преимущество особи с определенным наследственным типом окраски (морфа *striata*, характеризующаяся наличием светлой дорзомедиальной полосы). В то же время, на основании анализа собственных и литературных данных Вершинин пришел к выводу, что это преимущество связано не с криптическими свойствами данного варианта окраски, а с целым рядом особенностей метаболизма амфибий, имеющих в генотипе обуславливающий эту окраску доминантный аллель. Эти особенности состоят, в частности, в большей, по сравнению с обладателями других вариантов окраски, общей интенсивности обменных процессов, обуславливающей меньшую устойчивость к дефициту кислорода и меньшую среднюю продолжительность жизни, однако, в то же время, более раннее половое созревание, большую способность к миграциям и большую устойчивость к обезвоживанию. Кроме того, у обладателей данного аллеля проницаемость кожи для ионов снижена по сравнению с обладателями других генотипов (что повышает устойчивость к тяжелым металлам), более динамичны реакции системы кровотока и существенно более низок порог нервной возбудимости. По мнению Вершинина, именно эти физиологические особенности мор-

фы *striata* благоприятствуют ее конкурентному успеху на урбанизированных территориях. Следует, однако, заметить, что приведенное объяснение недостаточно для понимания того, почему эта морфа в природных популяциях сосуществует с другими фенотипами, а не вытесняет их полностью.

Отдельного интереса заслуживают также и случаи этологического (проявляющегося в поведении) полиморфизма. Широко известны поведенческие различия между представителями разных каст у муравьев и термитов, между саранчой одиночной и стадной фаз. Этологический полиморфизм, однако, выходит далеко за рамки кастового и фазового полиморфизма и встречается у животных, не проявляющих сколь-либо выраженных черт общественности или стадности. Так, например, в отношении некоторых видов стрекоз было показано, что разные особи одной и той же локальной популяции по-разному ведут себя в отношении миграций: часть из них после имагинальной линьки остается около родного водоема, в то время как другая часть разлетается и ведет кочующий образ жизни; например, мечение стрекозы *Leucorrhinia rubicunda* (L.) на одном из водоемов Присалаирской лесостепи (Кемеровская область) показало, что оседлое поведение при дальнейшем наблюдении проявило 30% меченых особей, а кочевое 70% (Харитонов, 1994, цит. по: Харитонов, Попова, 2010).

Наконец, особый случай — это полиморфизм, при котором в популяции различаются представители разных поколений, причем различия эти соответствуют не определенным стадиям онтогенеза, а феномам в целом. Дифференциация субниш в таких случаях сочетает в себе черты дифференциации не только полиморфических, но и, в определенной мере, онтогенетических субниш. Поэтому представляется целесообразным рассматривать особую разновидность полиморфических субниш, основывающуюся на данном варианте полиморфизма. Для обозначения этой разновидности в настоящей работе предлагается термин «диадоксические субниши».

Диадоксические субниши. Данным термином мы обозначаем **полиморфические субниши, занимаемые фенотипическими формами, соответствующими последовательно сменяющим друг друга в ходе сложных жизненных циклов поколениям.** В настоящей работе термин «диадоксическая субниша» применяется в отношении субниш, принадлежащих эконам, соответствующим разным поколениям особей в популяции. При этом речь может идти как о цикломорфозе (периодической сезонной смене поколений, хотя бы некоторые из которых имеют существенные морфологические и функциональные отличия друг от друга), так и о смене различающихся поколений, происходящей вне связи с фенологическими явлениями, то есть в отношении всех форм, которым свойственны сложные (гетеробионтные, по Ю. Г. Алееву (1986)) жизненные циклы, в том числе метагенез (закономерная смена половых и бесполого поколений) и гетерогония (закономерная смена нескольких половых поколений). Общеизвестно, например, чередование медузидного и полипоидного поколений у кишечнополостных (Cnidaria), принадлежащих к классам гидроидные (Hydrozoa) и сцифоидные (Scyphozoa). Представите-

ли этих поколений отличаются друг от друга глубиной обитания, степенью подвижности, выбором пищевых объектов, кругом естественных врагов. Степень дифференциации субниш этих кишечнополостных различна у представителей разных видов и систематических групп. В целом, несмотря на ряд исключений (например, у представителей гидроидных из семейства Margelopsidae пелагический образ жизни ведут как медузы, так и полипы), для имеющих отделяющихся от полипов медуз гидроидных и сцифоидных более характерным является сочетание ведущего прикрепленного образа жизни полипоидного и планктонного медузоидного поколений (Schuchert, 2006). Значительные морфологические различия между представителями этих двух поколений приводят, по меньшей мере, к различиям в их топических связях. Например, колонии гидроидных полипов *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz) поселяются на глубинах от 1 до 17 м, в то время как медузы этого вида держатся в поверхностном слое воды, где питаются зоопланктоном (Д. В. Наумов, 1960; Прудковский, 2005). Кроме того, у полипов и у медуз может не совпадать круг естественных врагов. Так: С. И. Додсон и С. Д. Купер (Dodson, Cooper, 1983) предполагают, что креветки *Orconectes rusticus* (Girard) и *O. propinquus* (Girard) мало влияют на численность сравнительно крупных пресноводных медуз *Cruspedacusta sowerbyi* Lankester, однако могут являться важными врагами этих кишечнополостных, поедая их полипов.

Типичным примером смены диадоксических субниш у насекомых является жизненный цикл многих тлей (насекомые подотряда Aphidinea отряда равнокрылых хоботных — Homoptera). Считается, что примерно для 10% видов тлей мировой фауны характерно закономерное чередование первичных и вторичных растений-хозяев (Tatchel et al., 1982, цит. по: Дьяконов, 2002). У таких тлей часть поколений развивается на одном виде растения, а часть — на другом, при этом представители разных поколений могут иметь значительные различия, как морфологические (например, крылатость или бескрылость), так и биологические (например, партеногенетический или обычный половой способ размножения, сопровождающийся, соответственно, живорождением или откладкой яиц). Эти различия отражают особенности экологии разных поколений: так, крылатые особи отвечают за расселение популяции, в том числе за переселение с одного вида растения-хозяина на другой, а переход от партеногенеза и живорождения к двуполому размножению и откладке яиц связан с подготовкой к зимовке, которая у таких видов осуществляется именно на стадии яйца. По мнению Дьяконова (2002), толчком к образованию крылатых форм у тлей чаще всего является изменение биохимических процессов в кормовом растении, связанное с окончанием цветения и началом плодообразования. В то же время, имеется много убедительных данных, свидетельствующих о фотопериодической регуляции цикломорфоза у этих насекомых (см., например, Шапошников, 1978; Ерлыкова, 1999; Заславский, Кац, 1999).

Среди насекомых цикломорфоз, сопровождающийся экологическими и морфологическими различиями представителей разных поколений, встречается не только у равнокрылых хоботных, но и в других отрядах. Например, это явление извест-

но для представителей нескольких семейств перепончатокрылых (Hymenoptera). Так, Е. С. Сугоняев (2005) описал для двух видов хальцидоидных наездников из семейства Encyrtidae — *Blastothrix longipennis* Howard и *Encyrtus infidus* Rossi — явление, состоящее в экологических и морфологических различиях между представителями зимующего и летнего поколений. В частности, у *B. longipennis* различались интенсивность заражения и онтогенетическая стадия хозяев, у *E. infidus* — длина тела и яйцеклада (что, как предполагается, имеет приспособительное значение и связано с различиями в размерах заражаемых хозяев — то есть также имеет под собой экологическую основу). Согласно Сугоняеву, становление этих различий в онтогенезе наездников связано с физиологическими особенностями заражаемых ими в разные сезоны хозяев — ложнощитовок (Coccidae)¹⁰ — что вполне аналогично механизмам появления крылатых особей у тлей, предполагаемых Дьяконовым (2002).

Кроме наездников, цикломорфоз известен также для многих представителей преимущественно фитопаразитического семейства орехотворок (Cynipidae), у которых он выражается в закономерной смене поколений, различающихся морфологически и по способу размножения (двулому или партеногенетическому). Ниже обсуждаются данные, приведенные в обзорных работах, посвященных жизненным циклам орехотворок мировой фауны (Pujade-Villar et al., 1999; Stone et al., 2002). С экологической точки зрения заслуживает внимания тот факт, что у некоторых видов этого семейства различия между поколениями затрагивают пищевую специализацию: у представителей родов *Callirhytis* Förster и *Andricus* Hartig имеет место облигатная смена растений-хозяев — дубов (*Quercus* L.) из двух разных секций, *Quercus* s. str. и *Cerris* Loudon. Кроме того, у ряда видов орехотворок, не имеющих закономерной смены хозяев, разные поколения развиваются на разных частях растения. Так, у *Pediaspis aceris* (Gmelin), паразита различных видов кленов (*Acer* L.), личинки двулового поколения образуют галлы на листьях, а партеногенетического — на корнях. Аналогичным же образом, партеногенетическое поколение орехотворки *Biorhiza pallida* (Oliv.) связано с подземными частями дубов, а двулоное — с почками. Наконец, разные поколения одного и того же вида орехотворок могут различаться по способности к полету, когда имеет место бескрылость партеногенетических самок в сочетании с крылатостью имаго двулового поколения.

Как системы диадоксических субниш можно рассматривать и экологические ниши растений и ряда водорослей, характеризующихся сменой поколений, полового (гаметофит) и бесполого (спорофит). Например, у представителей отдела моховидных (Bryophyta) гаметофиты — свободноживущие автотрофы, а спорофиты —

10 Сугоняев (2005) называл описанную им изменчивость наездников фазовой и уподоблял ее фазовой изменчивости саранчи. Это уподобление, по-видимому, не совсем удачно, поскольку описанная Сугоняевым изменчивость не связана с колебаниями численности популяции и носит сезонный характер (в конечном итоге, отражая сезонные изменения стадии, включающей в себя также и организмы хозяев).

лишенные хлорофилла гетеротрофные симбионты гаметофитов. У голосеменных (Pinophyta) и покрытосеменных (Magnoliophyta) растений можно видеть обратную картину: самостоятельно существующий длительно живущий спорофит и являющийся в той или иной степени редуцированным симбионтом последнего гаметофит. У папоротниковидных (Pteridiophyta), хвощевидных (Equisetophyta) и плауновидных (Lycopodiophyta) свободноживущи оба поколения, однако гаметофиты и спорофиты также сильно отличаются друг от друга по своим требованиям к среде обитания.

Явление смены диадоксических субниш не представляет редкости также и в царстве грибов. Например, такие смены свойственны обладающим сложными жизненными циклам паразитирующим на растениях ржавчинным грибам, которые в настоящее время относят к порядку Uredinales отдела базидиальных (Basidiomycota). Для многих видов этих грибов характерно закономерное чередование двух, а иногда и большего количества поколений, каждому из которых свойственны свои виды-хозяева, нередко не сходные друг с другом ни по систематическому положению, ни по морфологии, ни по своим экологическим нишам. Так, например, у *Chrysomyxa ledi* var. *rhododendri* (de Bary) Savile первое поколение приурочено к различным видам ели (*Picea* A. Dietr.), а второе — к рододендронам (*Rhododendron* L.), у *Melampsora caprearum* Thüm — соответственно, к лиственницам (*Larix* Mill.) и к ивам (*Salix* L.), у возбудителя стеблевой ржавчины *Puccinia graminis* Pers. — к барбарисовым (*Berberis vulgaris* L., *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt., *M. bealei* (Fort.) Carr.) и к злакам (Poaceae) (Жуковский, 1982; Peterson et al., 2005; также см. обзор: Legon et al., 2015). Таким образом, в ходе реализации своего жизненного цикла эти грибы могут последовательно использовать представителей разных отделов (голосеменные и покрытосеменные), классов (однодольные и двудольные) и форм роста (деревья, кустарники, травы).

Хотя формально диадоксические субниши должны быть отнесены к категории морфониш (поскольку их занимают представители разных форм, не превращающихся друг в друга в онтогенезе), они сходны с геминишами в том отношении, что последовательно сменяют друг друга с течением времени, причем нередко в соответствии с закономерными периодическими (сезонными) изменениями свойств станции.

Взаимосвязь между онтогенетическими и полиморфическими субнишами. Онтогенетические ряды морфониш. Как уже подчеркивалось выше, противопоставление онтогенетических субниш полиморфическим является упрощением. Всякая особь, в том числе носительница определенного фенотипа в полиморфной популяции, претерпевает в ходе онтогенеза морфофизиологические перестройки, сопровождающиеся изменениями характера взаимодействия со средой ее обитания. Таким образом, в живой природе никогда не бывает так, чтобы особь на протяжении всей своей жизни принадлежала к одному и тому же экону, соответствующему одной и той же морфонише. Морфониши, сменяемые особью в течение ее индивидуальной жизни и соответствующие разным этапам реа-

лизуемой онтогенетической программы, образуют естественный ряд, который может быть обозначен как **онтогенетический ряд морфониш**. Самым простым теоретически представимым вариантом сосуществования таких рядов в популяции является их параллельность, при которой разные онтогенетические программы не имеют общих (идентичных или очень сходных экологически) стадий реализации. Однако такой вариант не является широко распространенным в природе. Он характерен, прежде всего, для диадоксического варианта морфониш, когда особи, относящиеся к разным поколениям, отличаются друг от друга, начиная с самых ранних стадий онтогенеза — как, например, гаметофиты и спорофиты у «высших» (в традиционном понимании) растений, медузы и полипы у кишечнополостных животных и т. п. (подробнее — см. с. 29). В остальных же случаях, как правило, разные морфы экологически сходны друг с другом хотя бы на некоторых стадиях индивидуального развития. При этом можно выделить два основных варианта соотношений между геми- и морфонишами: дивергенцию и конвергенцию рядов полиморфических субниш в онтогенезе. Необходимо заметить, что эти варианты не являются взаимоисключающими и могут сочетаться в онтогенезе представителей одних и тех же видов и популяций.

Под онтогенетической **дивергенцией** следует понимать нарастание морфонишевых различий в ходе онтогенеза изначально экологически сходных между собой особей, принадлежащих к одной и той же популяции. Примеров таких явлений в научной литературе описано достаточно много. Так, у уже упоминавшихся бабочек пядениц, волнянок и мешочниц, обладающих на имагинальной стадии отчетливым половым диморфизмом, выражающимся в неспособности самок к полету и связанными с нею различиями во взаимоотношениях со средой обитания, преимагинальные стадии самцов и самок ведут практически один и тот же образ жизни, при этом именно на эти стадии приходится наибольшая по продолжительности часть их жизненного цикла, а расхождение последовательностей геминиш происходит на его последней стадии¹¹.

В то же время, в других случаях это расхождение происходит значительно раньше. Например, многие виды лососей из родов *Salmo* L. и *Oncorhynchus* Suckley способны легко образовывать два типа популяций: проходные (живущие во взрослом состоянии в море, но нерестящиеся в реках) и жилые (не покидающие пресных вод в течение всей жизни) (см. обзоры: Алтухов и др., 1997; Шедько,

11 Преимагинальные стадии самцов и самок подобных насекомых также могут в определенной мере различаться в связи с половым диморфизмом у имаго. Различия в размерах взрослых самцов и самок требуют различий в личинках, затрагивающих не только их размеры, но и сроки развития. Так, у бабочки-мешочницы *Fumea casta* (Pall.) гусеницы мужского пола окукливаются раньше, чем женского. В то же время, малая продолжительность жизни взрослой стадии этого вида требует синхронного вылупления имаго обоих полов из куколок для обеспечения полового размножения. Поэтому раньше окукливающиеся самцы *F. casta* имеют более длительную куколочную стадию, нежели позже окукливающиеся самки (Ежиков, 1953а; Farquhar, 1934, цит. по: Ежиков, 1953а).

2002; Семенченко и др., 2003; Токранов и др., 2005). При этом в проходных популяциях нередко имеются, помимо обычных, неотенические карликовые самцы, не покидающие пресных вод и участвующие в нересте наряду с рыбами, появляющихся в нерестилищах в результате анадромных миграций, также известны быстросозревающие проходные формы самцов, промежуточные между этими двумя (см. обзоры: Алтухов и др., 1997; Семенченко и др., 2003). Различия между двумя формами самцов затрагивают и внешний облик, и среды обитания. Проходные самцы сменяют среду обитания, по меньшей мере, два раза в жизни: при миграции молоди из реки в море (пресную воду на морскую) и при последующей нерестовой анадромной миграции (морскую воду на пресную), причем эти смены требуют радикальной перестройки функционирования осморегуляторных систем и, соответственно, изменения физиологических диапазонов толерантности в отношении солености воды. В частности, изменение осмотических свойств крови, сопровождающее переселение из пресной воды в морскую, доказано для чавычи *O. tshawytscha* (Walb.) (Greene, 1904, цит. по: Никольский, 1963). По-видимому, способность к перестройке осморегуляции у жилых и проходных форм лососей различается. Так, у молоди самцов симы *O. masou* (Brevoort) обнаружены две формы, различающиеся по устойчивости к морской воде и, по-видимому, соответствующие проходным и жилым взрослым особям (Семенченко и др., 2003). После переселения в море проходные рыбы, в отличие от карликовых самцов, встраиваются в другие, отличные от свойственных нерестовым рекам, трофические сети. У симы молодь в пресной воде питается бентосом и оказывающимися на поверхности воды насекомыми, в то время как в море сима поедает морских планктонных ракообразных — в том числе, эуфаузиевых (*Euphausia pacifica* Hansen) и равноногих (*Themisto japonica* (Bovallius)) — а также мелких рыб (в частности, песчанку *Ammodytes personatus* (Girard)) (Kasugai, 1999; Семенченко и др., 2003). Аналогичная, совершенно закономерная смена пищевого рациона описана и для других видов лососей рода *Oncorhynchus* (горбуши *O. gorbuscha* (Walb.), кеты *O. keta* (Walb.), нерки *O. nerka* (Walb.), кижуча *O. kisutch* (Walb.) и др.): их молодь в верхнем течении рек питается бентосными беспозвоночными, в ходе ската подросшие мальки кижуча в значительной мере переходят на питание мальками других рыб и падающими в воду насекомыми (Кириллова, Кириллов, 2006). При этом более детальные исследования показали постепенное дальнейшее изменение видового состава и размерных характеристик объектов питания лососей уже после ската последних в море. Молодь этих видов летом в первые дни после ската в море питается мелкими формами копепод и личинками придонных ракообразных (у кижуча и чавычи — преимущественно мальками рыб), а позднее, после миграции в открытое море, подросшие лососи переходят на питание массовыми видами гипериид и рыбами (Андриевская, 1968; Карпенко, 1982). Этот переход на питание морскими организмами не происходит, естественно, у карликовых самцов, остающихся в нерестовых реках. Важным различием в характере участия двух форм в биотических связях является и несовпадение их естественных врагов. Уже скатывающаяся в

море молодь проходных форм оказывается добычей морских рыб — например, тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner et Kner, которая в отдельных случаях оказывается важным регулятором численности тихоокеанских лососей (Василец, 2000). Во время жизни в море проходные лососи заражаются морскими видами паразитов, которые частично сохраняются в них и во время нерестовых миграций в реки (Барская и др., 2005; Догель, Петрушевский, 1935, цит. по: Барская и др., 2005). Характерно также различие в жизненном цикле обычных и карликовых самцов, принадлежащих к моноциклическим видам рода *Oncorhynchus*: первые погибают после нереста, в то время как вторые в некоторых случаях способны нереститься несколько раз в течение жизни (Семенченко и др., 2003). При этом синхронная массовая гибель отнерестившихся особей проходной формы может быть значима как источник органических веществ, поступающих в олиготрофные речные экосистемы и увеличивающих их продуктивность (см. обзор: Никольский, 1963; Заварина, Шевляков, 2004), при этом особи жилой формы такой роли, очевидно, играть не могут — как из-за своей относительной малочисленности, так и из-за несинхронности отмирания.

Закономерное сочетание смен онтогенетических и диадоксических субниш можно видеть у поливольтинных (дающих несколько поколений в год) видов насекомых. Каждое поколение у них представляет собой последовательность нескольких стадий развития, каждая из которых обычно (прежде всего — у насекомых с полным превращением) соответствует отдельной геминише. В то же время, то поколение, на время жизни которого приходится неблагоприятный (например, холодный) сезон, имеет особые адаптации, позволяющие ему (часто на совершенно определенной стадии развития) пережить этот период года. Таким образом, наряду со сменой геминиш эти насекомые имеют и смену диадоксических субниш, поскольку одна и та же стадия развития у разных поколений различается по своим диапазонам толерантности. Наиболее типичным проявлением такого сочетания можно считать наличие диапаузы (состояния покоя, приостановки развития) только у одной стадии развития одного поколения. Например, такая особенность характерна многим поливольтинным (дающим более одного поколения в течение вегетационного сезона) видам насекомых, обитающих в природных зонах с сезонными изменениями климатических условий. Например, у дневной бабочки пестрокрыльницы весенней *Araschnia levana* (L.) за год развивается два поколения (представленные различающимися по окраски крыльев «весенней» (f. *levana*) и «летней» (f. *prorsa*) формами), при этом диапаузируют только куколки второго поколения (см. обзор: Яхонтов, 1964). При этом следует заметить, что переход в состояние диапаузы всегда сопровождается серьезными перестройками метаболизма и изменением химического состава организма, представляющими собой адаптации к переживанию неблагоприятного сезона и вызывающими соответствующие изменения физиологических диапазонов толерантности (см. обзор: Яхонтов, 1964).

Под онтогенетической **конвергенцией** субниш следует понимать уменьшение морфонишевых различий в ходе онтогенеза. Как правило, в онтогенезе конверген-

ции предшествует дивергенция. В целом, онтогенетическая конвергенция распространена в природе в меньшей степени, чем дивергенция. Примером ее проявления может послужить, в частности, жизненный цикл лососевой рыбы кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pall.). Для кунджи, как и для многих других представителей семейства лососевых, характерно сосуществование в популяциях обычных (проходных) и карликовых (размножающихся без предшествующей миграции) самцов, однако после нереста карликовые самцы продолжают развитие как обычная молодь и превращаются в проходных (Бронеvский, 1985, цит. по: Яблоков, 1987). Конвергенцию субниш можно видеть также на примере полиморфизма бабочки непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Пономарев, 1999). У этого вида известно три цветковые формы гусениц — серая, темная и рыжая — различающиеся также и по способности переваривать листья с различной кислотностью тканей. От соотношения между разными формами гусениц зависит эффективность использования популяцией шелкопряда кормовых растений разных видов (так как кислотность растительных тканей зависит от вида растения), в разное время суток (так как pH тканей листьев закономерно меняется в течение суток), а также листьев, имеющих разный физиологический возраст (так как молодые и старые листья имеют разную суточную динамику pH). Подобный полиморфизм, однако, не сохраняется у имаго, так как взрослые непарные шелкопряды являются афагами, существующими только за счет энергетических запасов, накопленных на личиночной стадии.

Сложные **сочетания онтогенетических и диадоксических субниш** очень характерны для плоских червей из класса сосальщиков (Trematoda), для которых характерно существование циклически сменяющих друг друга партеногенетического и размножающегося обычным половым путем (обычно гермафродитного) поколений (чередование поколений в форме гетерогонии). Каждое из этих поколений специализировано к паразитированию в хозяевах, принадлежащих к определенным систематическим группам, при этом для обоих поколений обычно характерны смены свободноживущей стадии онтогенеза на паразитическую и (или) одной паразитической стадии на другую, отличающуюся от предыдущей выбором вида хозяина и характером его использования (в ходе развития гермафродитной стадии у многих видов это происходит несколько раз: например, у представителей рода *Dicrocoelium* Dujardin хозяевами последовательно оказываются наземный брюхоногий моллюск, муравей и млекопитающее (см. обзор: Otranto, Traversa, 2003)). Данная смена сопровождается радикальными изменениями в требованиях к условиям окружающей среды, что проявляется в изменении и морфологии особей, и характера метаболизма. В частности, для расселительных свободноживущих стадий этих червей (мирацидии, церкарии) характерно аэробное дыхание, в то время как половозрелые стадии существуют, как правило, в анаэробных или аноксибионтных условиях (см. обзор: Ройтман, Беэр, 2008).

В некоторых случаях адаптивные различия в онтогенезе особей, принадлежащих к разным поколениям, затрагивают не только физиологические и биохимические, но и другие особенности, например, поведенческие. Так, у паразитирующего

в личинках общественных ос рода *Polistes* Latr. наездников-ихневмонид *Latibulus argiolus* (Rossi) куколки первого (летнего) поколения остаются в ячейках сот до выхода из них взрослых насекомых, а куколки второго поколения и развиваются вне гнезда. Для сплетших кокон личинок зимующего поколения этих наездников характерна способность к резким движениям, благодаря которым кокон «выпрыгивает» из ячейки; у предыдущего поколения такое поведение отсутствует. Кокон, сплетаемый личинками зимующего поколения, значительно плотнее и устроен более сложно, чем кокон летнего поколения этого же вида наездников; различия в плотности коконов у разных поколений известны и у многих других видов ихневмонид (см. обзоры: Каспарян, 1981, 2007).

Облигатные и факультативные субниши. Принцип ограничивающей субниши. На первый взгляд, гетерогенной станции должна соответствовать более широкая фундаментальная ниша популяции. Однако в действительности это далеко не всегда так. Безусловно, если в фундаментальной нише популяции отсутствуют субниши, комплементарные строго определенным компонентам гетерогенной станции, это предположение будет подтверждаться. Однако, как уже можно было видеть, существование экологически специализированных эконов не представляет в живой природе ничего исключительного. В таких случаях ширина общей фундаментальной ниши популяции будет определяться не только количеством субниш, но и степенью их облигатности.

Все субниши, как онтогенетические, так и полиморфические, могут быть подразделены на две группы — облигатные и факультативные (аналогичным образом могут быть подразделены и соответствующие им эконы). Под первыми следует понимать субниши, которые являются элементами общей фундаментальной экологической ниши популяции, необходимыми для воспроизводства последней, под вторыми — субниши, при невозможности реализации которых сохраняется возможность воспроизводства популяции (в обоих случаях подразумевается отсутствие эволюционных изменений ее диапазонов толерантности). Невозможность реализации хотя бы одной облигатной субниши означает невозможность существования в данной станции всей популяции. Так, в вышеприведенном примере со стрекозами отсутствие подходящих для развития личинок водоемов в пределах досягаемости для имаго делает невозможность заселения этими насекомыми территорий, принципиально пригодных для обитания взрослых особей. По-видимому, именно невозможностью реализации тех или иных онтогенетических субниш объясняются, с одной стороны, многие случаи факультативной и облигатной неотении (перехода к размножению на личиночных стадиях с выпадением из онтогенеза последующих стадий развития — как, например, из класса земноводных у мексиканской амбистомы *Ambystoma mexicanum* (Shaw et Nodder) и близких к ней видов (аксолотли)), из класса насекомых у длинноусых двукрылых (Вагнер, 1862), в том числе у комариков-галлиц (Cecidomyiidae) из рода *Miastor* Meinert (Counce, 1968), а с другой — многие случаи криптометаболии (эмбрионализации, эмбрионизации), то есть превращения в ходе эволюции постэмбриональных стадий развития в эм-

бриональные, в том числе, например, у насекомых и у кишечнополостных (Шмальгаузен, 1938, 1946, 1969; Ежиков, 1953б; Захваткин, 1949, 1953; Иванова-Казас, 1995). И. И. Ежиков (1953б) полагал, например, что перемещение ранних стадий развития под яйцевые оболочки или внутрь тела материнского организма у различных многоклеточных животных вызвано произошедшей в ходе эволюции сменой среды обитания. Примером, хорошо согласующимся с такой точкой зрения, может послужить онтогенез брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*). Среди представителей этого класса можно встретить как формы, обладающие отчетливо выраженным метаморфозом, так и формы, молодь которых сразу после вылупления из яиц морфологически сходна со взрослыми особями. При этом у первичноводных форм встречается и прямое развитие (например, у битинии *Opisthorchophorus trotscheli* (Paasch) (Сербина, 2005)), и хорошо выраженный метаморфоз (например, у морского блюдечка *Limalepeta lima* (Dall) (Колбин, 2006)), при котором молодые личинки (трохофоры и затем велигеры) ведут планктонный образ жизни, а взрослые особи входят в состав бентоса; также существуют и промежуточные варианты, при которых стадия, соответствующая трохофоре, проходит под оболочкой яйца, из которого в итоге вылупляется планктонный велигер (например, у *Brochina derjugini* Golikov и *Fartulum bucerius* Golikov (Колбин, Куликова, 2005)). Степень выраженности метаморфоза у первичноводных брюхоногих моллюсков может различаться даже в пределах одного семейства — например, *Naticidae* (Куликова и др., 2007) — и даже рода (*Littorina* Férussac — Janson, 1987). В то же время, у наземных и даже у вторичноводных легочных моллюсков (*Pulmonata*) развитие всегда прямое. Достаточно правдоподобным представляется предположение о том, что отказ от личиночных стадий, приспособленных к планктонному образу жизни, у предков современных легочных моллюсков был филогенетической адаптацией или преадаптацией к освоению стаций, не позволяющих существовать планктонным организмам, а именно, наземных (Иванова-Казас, 1995). Аналогично, именно невозможностью выживания половых клеток и личинок в сильно опресненной воде В. В. Хлебович (1977) объясняет переход многих солоноватоводных видов многощетинковых кольчатых червей к гермафродитизму (сопровождающемуся внутренним самооплодотворением и поэтому не требующему попадания гамет в воду) и живорождению. Другой подобный пример — переход к «прямому» развитию у некоторых современных земноводных (*Amphibia*), потерявших связь с водоемами, — например, у червяк (семейство *Caeciliidae*) (Müller et al., 2005; Elinson, del Pino, 2012), у некоторых видов безлегочных саламандр (*Plethodontidae*) (Chippindale et al., 2004; Смирнов, 2008; Elinson, del Pino, 2012) и у отдельных представителей бесхвостых амфибий (*Anura*), принадлежащим к нескольким семействам: узкоротых (*Brevicipitidae*) (Müller et al., 2007), настоящих (*Ranidae*) и новозеландских (*Leiopelmatidae*) лягушек, свистунов (*Leptodactylidae*), жаб (*Bufo* *naeidae*) (Elinson, 2001; также см. обзор: Raff, Kaufman, 1983, цит. по: Рэфф, Кофмен, 1986). Вполне вероятно, что отказ от водных личинок, свойственный амниотам, имеет ту же самую экологическую основу (Северцов, 1990).

Приведенные только что примеры относятся к онтогенетическим субнишам, однако это же самое справедливо также и в отношении полиморфических субниш, как типичных, так и диадоксических. Например, у многих видов тлей жизненный цикл в обязательном порядке сопровождается сменой двуполых и партеногенетических поколений (и, соответственно, диадоксических субниш), однако известны и такие виды, у которых он может осуществляться как с чередованием поколений, так и без него (см. обзор: Дьяконов, 2002).

При ярко выраженном половом диморфизме отсутствие возможности реализовать субнишу одного из полов делает невозможным воспроизводство всей популяции. В эволюционном плане невозможность или затруднительность реализации субниши, свойственной самцам, может быть одной из причин (хотя и не единственной) перехода к партеногенетическому размножению¹². По-видимому, именно здесь нужно искать причину широкой распространенности партеногенетических форм в систематических группах, для которых характерен отчетливый половой диморфизм с субнишевой дифференциацией. Например, среди насекомых партеногенетическое размножение неоднократно описывалось для таракана-черепашки Соссюра *Polyphaga saussurei* (Dohrn) (см. обзор: Бей-Биенко, 1950), типичного представителя подсемейства Polyphaginae, для которого характерны бескрылые самки, ведущие подземный образ жизни, и хорошо летающие самцы. Явление партеногенеза широко распространено также у равнокрылых хоботных (Homoptera) из подотряда червецов и щитовок (Coccinea), у которых личинки и самки являются неподвижными или вовсе неподвижными эктопаразитами растений, а взрослые самцы — активно летающими афагами (см. обзор: Бей-Биенко, 1980). Оно описано и для некоторых представителей отряда веерокрылых (Strepsiptera), для которого характерны самки — эндопаразиты насекомых и свободноживущие летающие самцы: так, партеногенетическим является паразит новогвинейских кузнечиков *Stichotrema dallatorreanum* Hofenender (Kathirithamby et al., 2003). Из числа чешуекрылых подобными же примерами могут послужить многие представители семейства мешочниц (Psychidae). В целом, партеногенез известен, по меньшей мере, среди 5 родов этого семейства: *Dahlica* Enderlein, *Scoriodyta* Meyrick, *Luffia*

12 В числе причин, способствующих переходу к партеногенетическому размножению, называют двукратное увеличение общей плодовитости партеногенетической популяции при том же расходе ресурсов, что и у экологически сходных с ними двуполых популяций (Maynard Smith, 1978, цит. по: Мэйнард Смит, 1981), и конкурентные преимущества, достигаемые партеногенетическими популяциями при неизменности условий их существования (Гребельный, 2008). Не углубляясь в критику этих гипотез (хотя, например, гипотеза Мэйнарда Смита совершенно не учитывает эконных различий между полами, способных затрагивать выбор и характер использования ресурсов), следует отметить их недостаточность для объяснения многих случаев появления облигатно партеногенетических популяций и видов. В связи с этим, в настоящей работе предлагается обратить внимание на еще одну возможную причину перехода к партеногенезу — избавление от полового диморфизма, сужающего фундаментальную экологическую нишу популяции.

Tutt, *Apterona* Milliere и *Acanthopsyche* Heylaerts (см. обзор: Davis, Robinson, 1998). Так, например, *Apterona helicoidella* (Vallot) (= *A. helix*) (Suomalainen, 1950), *Luffia lapidella* (Goeze) (Franquinho Aguiar, Karsholt, 2006) и *Dahlica triquetrella* Hübner (Seiler, 1923, цит. по: Rhains et al., 2009) известны в двух формах, партеногенетической и двуполой. При этом для всех указанных родов этих бабочек характерны не способные к полету самки и хорошо летающие самцы (Hättenschwiler, 1989; также см. обзоры: Yen et al., 2004; Pendleton, Pendleton, 2008; Rhains et al., 2009). Аналогично, по-видимому, в ходе становления семенного размножения у растений именно невозможность существования свободноживущих гаметофитов в условиях недостаточной влажности способствовала сильной редукции последних и их превращению в симбионтов, живущих за счет спорофитов¹³. Таким образом, субниши, которые больше не могут быть реализованы из-за изменения характеристик станции, в ходе эволюции становятся факультативными, полностью исчезают или замещаются другими, соответствующими новым условиям среды.

Изменение степени облигатности субниш иногда происходит в течение периодов времени, поддающихся непосредственному наблюдению. Так, например, за XX век, по-видимому, в связи с урбанизационными процессами, целый ряд кочующих и перелетных птиц стал в той или иной степени переходить в городах к оседлому образу жизни. Например, в центральной части европейской России (город Тула) в начале XX века зимовали считанные особи грачей *Corvus frugilegus* L., в то время как в настоящее время зимой в Туле обитают десятки тысяч этих птиц; при этом резкое увеличение числа зимующих особей наблюдается с 80-х годов. Эти группировки зимующих грачей складываются из особей местной городской популяции и из иммигрантов из прилегающих сельскохозяйственных районов и из северных областей (см. обзор: Фадеева, 2007); таким образом, по крайней мере часть этих птиц (а именно, постоянно обитающие в городе особи) упростила характер взаимодействий со средой обитания, отказавшись от кочевки. В данном примере субниша, занимаемая грачами, находящимися в состоянии кочевки, если не исчезла полностью, то, по меньшей мере, стала реализовываться не всегда и не всеми членами популяции.

Следует также заметить, что реализации одних лишь облигатных эконов в структуре популяции может быть недостаточно для обеспечения устойчивого существования и воспроизводства последней. Вполне возможны ситуации, когда популяция может для этого нуждаться в присутствии в его составе хотя бы одного из нескольких факультативных эконов. Эти ситуации встречаются, например, при реализации полиморфных жизненных циклов: например, у североамериканских бес-

13 Согласно современным представлениям, в эволюции растений появление семени произошло на рубеже девона и карбона (см. обзор: Тимонин, 2009), однако выход семенных растений на первый план произошел в середине карбона во внетропических областях обоих полушарий, где тогда существовали покровные оледенения и, в целом, был более сухой климат, чем в тропиках, в которых в то время сохранялись леса, образованные преимущественно споровыми растениями (см. обзор: Еськов, 2008).

хвостых земноводных лопатоногов (*Scaphiopus* spp.) известно существование двух форм головастиков, различающихся по пищевой специализации и морфологическим особенностям, причем в какую именно форму разовьется молодая личинка, зависит от состава ее питания (Pfenning, 1990). При этом очевидно, что для нормального воспроизводства популяции необходимо, чтобы в ней присутствовала и успешно развивалась хотя бы одна из этих форм личинок. Аналогичный пример представляет собой и рассматривавшаяся выше (с. 21) фазовая изменчивость стадных видов саранчовых: для воспроизводства их популяций необходимо существование и развитие личинок и имаго хотя бы одной из форм (фаз).

«Взаимозаменяемые» эконы, каждый из которых формально является факультативным, однако хотя бы один из которых должен обязательно присутствовать в популяции для ее устойчивого самоподдержания, могут быть названы **квазифакультативными**. Таким эконам можно противопоставить **истинные факультативные** (факультативные в узком смысле), невозможность реализации которых безо всяких оговорок относительно присутствия других необлигатных эконев не препятствует популяции хотя бы в каких-то условиях устойчиво существовать и самовоспроизводиться. Вместе факультативные в узком смысле и квазифакультативные эконы должны обозначаться как факультативные в широком смысле. Повидимому, существование в популяции квазифакультативных эконев должно свидетельствовать о большей ее экологической пластичности по сравнению с популяциями, состоящими только из облигатных или из облигатных и истинных факультативных эконев. При этом субниши, соответствующие квазифакультативным эконам, также могут быть названы квазифакультативными. Наконец, для совокупности взаимозамещающих друг друга квазифакультативных субниш или эконев предлагается название «альтернативный комплекс», который следует считать реализованным, если реализована хотя бы одна из входящих в него субниш (и, соответственно, эконев).

Следует также иметь в виду, что неперменной частью устойчивого самоподдержания популяции является самоподдержание ее генофонда в относительно неизменном состоянии. Поэтому генетически детерминированные эконы, присутствующие в популяции и вносящие существенный вклад в ее генофонд, строго говоря, не должны считаться факультативными, даже если популяция сохраняет способность к воспроизводству в случае их исчезновения. Реализация как факультативных в узком смысле, так и квазифакультативных эконев может иметь в своей основе только модификационную изменчивость, поскольку в противном случае изменение соотношения между эконами будет означать изменение генетической структуры популяции, то есть о неизменности популяции говорить станет невозможно. Тем не менее, если рассматривать кратковременные промежутки времени и относительно стабильные условия среды, то могут возникать ситуации, в которых роль и проявления некоторых генетически детерминированных эконев в популяции могут напоминать таковые факультативных (в широком смысле). Например, ранняя элиминация представителей таких эконев в некоторых случаях может не препят-

ствовать воспроизводству популяции, а соответствующие аллели, если они являются рецессивными, могут какое-то время поддерживаться в популяции за счет гетерозигот. Тем не менее, с течением времени их доля в популяционном генофонде будет снижаться (по крайней мере, если условия каким-то образом не изменятся и не начнут благоприятствовать их реализации) и, соответственно, будет изменяться генофонд популяции. Более того, полноценного самоподдержания генофонда не будет даже в случае циклических изменений условий среды, благоприятствующих то одним, то другим генетически детерминированным эконам, поскольку отбор будет при этом лишь частично восстанавливать тот или иной метафенотип популяции (о понятии метафенотипа см. Озерский, 2010), а восстановление это может происходить каждый раз на новой генетической основе. При этом, однако, нужно иметь в виду, что практически разграничить факультативные и такие «замаскированные» облигатные эконы может быть весьма затруднительно в силу того, что в реальных популяциях сосуществующие сходные фенотипы могут обуславливаться разными генотипами с разной шириной нормы реакции. Более того, при рассмотрении эконной дифференциации ниш в эволюционном аспекте разница между облигатными и факультативными (в широком смысле) эконами оказывается еще менее существенной. Дело в том, что наличие или отсутствие того или иного факультативного экона в популяции влияет на условия существования остальных присутствующих в ней экон, а следовательно — и на направление вектора естественного отбора. В этом смысле, всякий экон прямо или косвенно влияет на судьбу генофонда (и, соответственно, метафенотипа) популяции. Вместе с тем, при рассмотрении «мгновенного» (за краткий отрезок времени) состояния популяции различия между генетически детерминированными и определяемыми модификационной изменчивостью эконами могут считаться вполне существенными. Весьма условно факультативные (в широком смысле) эконы можно отграничить от облигатных следующим образом: при потере (по внешним причинам) возможности реализации факультативного экона генофонд популяции может измениться только под действием последующего естественного отбора, в то время как аналогичная нереализуемость облигатного экона означает либо быструю гибель популяции, либо существенное изменение ее генофонда безотносительно явления отбора.

Утверждение о том, что существование популяции определяется возможностью для нее реализовать все облигатные и необходимый минимум квазифакультативных субниш, можно рассматривать как предельный вариант более общего случая («принципа ограничивающей субниши»): **благополучие и постоянство свойств всей популяции определяется ее наименее успешно реализуемой облигатной субнишей или наименее успешно реализуемым альтернативным комплексом субниш**¹⁴. Важным следствием его является необходимое уточнение принципа Гаузе, а именно: сосуществовать не могут не только обладате-

14 Идеи, приводящие к формулировке данного принципа, были, по-видимому, впервые высказаны В. А. Абакумовым (1973).

ли идентичных ниш, но и идентичных субниш, принадлежащих облигатным эконам (или альтернативным комплексам квазифакультативных эконов), даже при несовпадении ниш в целом.

Применительно к геминишам, иллюстрацией принципа ограничивающей субниши может послужить, например, численность белого аиста *Ciconia ciconia* (L.) на территории Украины, резкое снижение которой в 1997 г. было вызвано, прежде всего, неблагоприятными условиями зимовки и весенней миграции этих птиц и вызванной ими малоуспешной реализацией соответствующих онтогенетических субниш — при благоприятных, в целом, условиях в местах гнездования (Грищенко, 2004). В данном примере затрудненность реализации облигатных субниш, соответствующих зимовке и перелету, негативно отразилась на состоянии популяции в целом.

Применительно к морфонишам, проявления этого же принципа иллюстрируются, прежде всего, случаями так называемого полифенизма (Mayr, 1966, цит. по: Майр, 1968; Mayr, 1970, цит. по: Майр, 1974; West-Eberhard, 1989; также см. обзор: Cain, 1977), когда в основе полиморфизма лежит не генотипическая разнородность популяции, а модификационная изменчивость. Такие случаи имеют место, например, если у популяции возможна реализация нескольких способов размножения, каждый из которых сопровождается появлением специфических, только ему одному присущих эконов. При этом для воспроизводства популяции может быть достаточно реализации хотя бы одного из этих способов (и, следовательно, наличия условий среды обитания, приемлемых для эконов, связанных именно с данным способом размножения). Строго говоря, любой полигостальный (способный существовать за счет представителей более, чем одного вида-хозяина) паразит, равно как и участник других типов симбиотических отношений (комменсал, мутуалист), использующий в качестве симбионтов-эдификаторов представителей разных видов или даже разных эконов одной популяции, вполне удовлетворяет описанной ситуации и может рассматриваться как обладатель нескольких факультативных (в широком смысле) субниш (что, однако же, не всегда сопровождается отчетливым подразделением его популяции на эконы). Так, например, для паразитической мухи *Drino inconspicua* (Mg.) (сем. Tachinidae) в качестве хозяев личинок известны преимагинальные стадии различных чешуекрылых и пилильщиков, в том числе столь различных экологически, как, с одной стороны, связанные с хвойными деревьями ложногусеницы сосновых пилильщиков *Diprion* spp., гусеницы соснового бражника *Hyloicus pinastri* (L.), сосновой пяденицы *Bupalus piniarius* (L.) и сосновой совки *Panolis flammea* Den. et Schiff., а с другой стороны — обитающие на травянистых цветковых растениях гусеницы ливорнского бражника *Hyles livornica* (Esp.) и совки-гаммы *Autographa gamma* (L.) (см. обзор: Аветян, Рихтер, 1967). Таким образом, в данном примере один и тот же вид паразита оказывается включен в существенно различающиеся по своему составу консорции. Даже если допустить, что организменная среда обитания паразитических личинок по своим свойствам мало зависит от видовой принадлежности хозяина (что, на самом деле, в целом, не так,

поскольку, например, широко известно явление физиологического подавления развития паразитических личинок насекомых защитными системами неспецифических для них хозяев: см., например, Черногуз, Резник, 1987; Маркова, 2000), то, по меньшей во многих случаях, должны существенно различаться способы заражения разных хозяев одним и тем же паразитом, а также условия среды, в которых происходит переход от паразитических стадий жизненного цикла к свободноживущим.

В некоторых случаях реализация квазифакультативных субниш может сопровождаться выраженной эконной дифференциацией, затрагивающей морфофизиологические особенности организмов. Например, для ряда бесхвостых амфибий описана способность по-разному проходить постэмбриональное развитие, в зависимости от внешних условий. Так, головастики австралийской жабы *Crinia georgiana* Tschudi обычно используют внешние источники питания (экзотрофны), однако при неблагоприятных условиях способны успешно развиваться только за счет внутреннего запаса желтка (эндотрофно), что отражается, по меньшей мере, на их массе и размерах (Doughty, 2002; Doughty, Roberts, 2003).

В отличие от облигатных и квазифакультативных, факультативные (в узком смысле) эконы не являются необходимыми для существования популяции. В то же время, такие эконы нередко увеличивает эффективность использования популяцией доступных ресурсов и, соответственно, ее экологическую пластичность. Факультативные субниши могут занимать представители не только разных стадий онтогенеза, но и разных поколений (то есть являться вариантом диадоксических субниш). Ярким примером такого варианта дифференциации субниш могут послужить жизненные циклы некоторых видов двудомных (закономерно использующих две разные группы видов растений-прокормителей) тлей. Например, часть партеногенетических поколений кровяной тли (*Eriosoma lanigerum* (Hausmann)), вида, имеющего североамериканское происхождение, развивается за счет ряда розоцветных: яблони (*Malus* spp.), груши (*Pyrus* spp.), боярышника (*Crataegus* spp.), рябины (*Sorbus* spp.). В свою очередь, двуполое и другая часть партеногенетических поколений кровяной тли развивается на американском вязе *Ulmus americana* L. (Cockfield, Beers, 2006; Beers et al., 2007). При этом даже в условиях Нового Света, при наличии доступных растений американского вяза, кровяная тля может неограниченно долго давать одно партеногенетическое поколение за другим, не покидая яблони (Cockfield, Beers, 2006), то есть поколения, связанные с вязом, составляют ее факультативные эконы. При этом в отсутствие американского вяза (в Старом Свете, а также на востоке Северной Америки) эти факультативные эконы не реализуются, что не препятствует существованию вида, развивающегося в таких условиях только за счет розоцветных, по неполному циклу (Cockfield, Beers, 2006). Сходная картина может наблюдаться также и у тлей, жизненный цикл которых не предполагает смены растения-хозяина, однако также сопровождается сменой меростаций. Так, жизненный цикл виноградной филлоксеры *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch) в своем полном виде предполагает развитие одних поколений (пар-

теногенетических) на корнях, а других (двулового и партеногенетических) — на листьях винограда (*Vitis* spp.). В таком виде, однако, жизненный цикл этой тли реализуется только на американских видах винограда. На европейских видах винограда он реализуется в неполной форме: успешно поддерживается только корневая форма тли, в то время как крылатые полоноски (партеногенетические особи, производящие самцов и самок, размножающихся двуполым путем), переселяющиеся на листья, погибают из-за непригодности пищи (у части популяций этого вида способность производить таких тлей уже утрачена). Будучи интродуцирована в Старый Свет, виноградная филлоксера полностью перешла здесь к неполному жизненному циклу (Skinkis et al., 2009).

Если не касаться эволюционных и генетических аспектов перехода таких тлей к неполному жизненному циклу (а они, безусловно, значимы, поскольку сопровождаются полным отказом от двуполого размножения), то с экологической точки зрения интерес представляет эконная структура их популяций (и, соответственно, дифференциация их ниш). Очевидно, что все поколения, не реализующиеся при неполном цикле, должны рассматриваться как относящиеся к факультативным эконам (при этом речь, естественно, не идет об однозначном соответствии поколений экон: сходные поколения могут рассматриваться в составе одного экона, а, например, крылатые взрослые тли принадлежат к другому экону, нежели нелетающие нимфы, из которых они развиваются). Факультативность этих экон доказывается тем, что в случае их выпадения популяции не вымирают, а продолжают самовоспроизводиться за счет реализующихся экон. Особый интерес представляет тот факт, что, согласно Д. А. Дауни и его соавторам (Downie et al., 2000), на юго-западе США распространена форма виноградной филлоксеры, которая, в противоположность популяциям Старого Света, утратила поколения, развивающиеся на корнях. Судя по всему, такое изменение жизненного цикла у этой формы выходит за рамки модификационной изменчивости, однако можно предполагать, что оно должно было возникнуть у популяции, реализовывавшей неполный жизненный цикл в таком варианте факультативно, с последующей «заменой фенкопий генокопиями» в смысле Г. Ф. Гаузе. Таким образом, есть основания полагать, что по крайней мере у некоторых экотипов виноградной филлоксеры соотношение между эконами, обитающими на корнях либо на листьях, должно соответствовать квазифакультативности.

Разумеется, тли — не единственные организмы, популяции которых способны формировать факультативные эконы и реализовывать факультативные субниши. Из числа других паразитических форм с этой точки зрения внимания заслуживают, например, плоские черви из класса дигенетических сосальщиков (Trematoda). Так, например, согласно В. В. Беспрозванных (2007), у трематоды *Halipegus japonicus Yamaguti* в обычных условиях сменяются три промежуточных хозяина: первый — брюхоногий моллюск (*Helicorbis suifunensis* Starobogatov или *Polypylis semiglobosa* Moskvicheva), второй — ракообразное (обычно представитель отряда Ostracoda), третий — личинка стрекозы (*Cordulia* spp., *Aeshna* spp.) — а окончательным хозяи-

ном служит чернопятнистая лягушка *Pelophylax nigromaculatus* (Hallowell). При этом, согласно данной публикации, личинки трематод этого вида, соответствующие стадии, паразитирующей в личинках стрекоз, могут также паразитировать в некоторых рыбах (ротане-головешке *Percottus glenii* Dybowski, косатке-скрипуне *Pseudobagrus fulvidraco* (Richardson)), причем заражение происходит при поедании либо ракообразных рыбами, либо одних рыб другими. Автор цитируемой работы предполагает, что зараженные мальки могут служить источником заражения окончательного хозяина. Если это так, то паразитирование в рыбах представляет собой пример реализации трематодой факультативной субниши, органично встраивающейся в структуру ниши этого червя. Однако даже если допустить, что все трематоды этого вида, локализующиеся в рыбах, погибают, не оставив потомства, их существование не является нейтральным с точки зрения взаимодействия данной популяции трематод с ее стацией и речь должна идти о реализации частью этой популяции особой псевдониши (см. ниже).

Субниши эконв и псевдониши. Субниша отдельного экона, как и вся популяционная ниша, принципиально может быть описана в рамках хатчинсоновой и векторно-объемной многомерных моделей, хотя и с определенными оговорками. Прежде всего, следует отметить, что диапазоны толерантности, описывающие субнишу, не всегда возможно охарактеризовать через полный набор показателей благополучия популяции. Особенно важным представляется то обстоятельство, что не ко всем эконам в принципе применимы такие понятия, как рождаемость и плодовитость. При этом если аналог рождаемости у экона всегда есть — это количество членов популяции, переходящих в данный экон из других эконв (например, по мере прохождения метаморфоза) — то аналог плодовитости (количество членов популяции, покидающих данный экон и переходящих в другие) свойственен в принципе не всем эконам. Например, ни в какие другие эконв не переходят члены экона, составленного взрослыми особями, находящимися на последней стадии онтогенеза, и если они при этом не способны к размножению (как, например, взрослые рабочие особи общественных насекомых), то влияние их на судьбу популяции в целом носит лишь опосредованный характер (хотя может быть при этом существенным и даже решающим, за счет выполнения ими определенных функций по взаимодействию со стацией, необходимых для поддержания существования всей популяции: например, охраны территории, заботе о чужом потомстве и т. п.).

Прямым следствием данного обстоятельства является то, что в целом ряде случаев способность к воспроизводству не может быть использована при определении границ субнишевого гиперобъема (и тогда единственным пригодным критерием остается способность или неспособность экона реализовывать в данных условиях приходящуюся на него часть популяционного жизненного цикла). Из этого следует возможность существования в хатчинсоновом гиперпространстве таких областей, в которых могут существовать только отдельные эконв, но не вся популяция целиком. При этом необходимым условием существования популяции в це-

лом является устойчивое поддержание в ней таких эконтов, наличие которых необходимо для того, чтобы популяция оказалась способной к самовоспроизводству (такие эконты следует называть облигатными). Иными словами, фундаментальная популяционная ниша располагается только в пределах той области хатчинсонова гиперпространства, в которой обеспечивается устойчивое существование всех облигатных эконтов данной популяции, то есть эта **ниша является объединением не эконных субниш целиком, а лишь тех их частей, при реализации которых обеспечивается устойчивое существование и воспроизводство всей популяции** (то есть способен существовать и поддерживаться силами самой популяции необходимый для этого минимум эконтов, включая все облигатные и часть квази-факультативных). При этом части субниш, не вошедшие в состав нишевого гиперобъема, соответствуют таким условиям, при которых возможно временное существование соответствующих им эконтов, однако не популяции в целом (в том числе, невозможны обмен мигрантами или гаметами или какие-либо другие процессы, означающие устойчивое участие такого эконта в поддержании существования популяции). Совокупность таких частей субниш всех эконтов данной популяции может быть названа **популяционной псевдо нишей**, а комплексы условий среды, пригодные для реализации только псевдо ниш (в том числе, в силу невозможности реэмиграции членов популяции), — **популяционными псевдостациями**. В условиях, соответствующих псевдо нишевым областям, могут присутствовать, в том числе регулярно или постоянно, только особи, необратимо покинувшие данную популяцию и больше ни прямо, ни косвенно не участвующие в поддержании жизненных циклов, обеспечивающих воспроизводство. Совокупность таких особей, существующих на одной и той же территории (или акватории), условия в пределах которой обеспечивают реализацию только псевдо ниши (или псевдо ниш), может быть названа **экологической псевдо популяцией**, являясь при этом частным случаем псевдо популяции в смысле В. Н. Беклемишева (1960). Например, многие морские виды беспозвоночных могут образовывать такие псевдо популяции в опресненных частях эстуариев рек, где способны выживать только взрослые особи, но не молодь (при этом пополнение их происходит, главным образом, за счет иммиграции и лишь в какой-то мере также за счет спорадических успешных размножений в годы, более благоприятные по уровню солености воды). Такая ситуация наблюдается, в частности, у двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) в эстуарии р. Черная (Кандалакшский залив Белого моря) (Удалов и др., 2004). В данном случае фактором, обуславливающим невозможность существования полноценных популяций, но позволяющим существовать псевдо популяциям, оказывается соленость воды, требования к которой различаются у разных эконтов. У наземных животных в аналогичной роли может выступать температура воздуха в холодное время года. Так, например, бабочка олеандровой бражники (*Daphnis nerii* (L.)) на территории бывшего СССР может находить пригодные для развития гусениц растения — прежде всего, барвинок (*Vincetoxicum L.*) — и откладывать на них яйца, однако не образует здесь постоянных популяций из-за гибели куколок в холодные зимы (Ефетов, Будашкин,

1990). Случающееся время от времени вымерзание куколок зимой и последующее восстановление популяций за счет мигрантов известно также и для других представителей этого семейства: например, в условиях Крыма таковы выюнковый бражник *Agrius convolvuli* (L.), бражник мертвая голова *Acherontia atropos* (L.), ливорнский бражник *Hyles livornica* (Esp.) (Ефетов, Будашкин, 1990). В этих случаях образуются группировки особей, имеющие шансы в течение нескольких благоприятных лет подряд самоподдерживаться за счет успешного прохождения полных жизненных циклов. По-видимому, за это время они могут приобретать те или иные черты истинных популяций, однако в долгосрочной перспективе их существование все равно зависит от притока иммигрантов. Поэтому правильнее рассматривать их как псевдопопуляции. Сравнительная легкость восстановления таких псевдопопуляций, очевидно, обуславливается очень высокими миграционными способностями имаго этих бабочек.

Особого внимания заслуживает ситуация, при которой особи-иммигранты необратимо выпадают из генофонда популяции, оказываются не способны на новом месте поселения основать полноценные популяции (т. е. замкнуть жизненный цикл), однако, воздействуя на окружающую их среду, изменяют ее таким образом, что данный участок физического пространства впоследствии оказывается пригодным для полноценного включения в ареал популяции. Поскольку деятельность этих особей оказывается благоприятной для их исходной популяции, целесообразность рассмотрения таких комплексов условий как псевдостаций может вызвать сомнения. Тем не менее, в данном случае речь идет также именно о псевдостациях (и, соответственно, о псевдонишах). Дело в том, что трансформация первоначально непригодных для популяции условий среды в пригодные может происходить даже вообще за пределами нишевых и субнишевых гиперобъемов, за счет особей, временно проникающих в такие участки и затем быстро покидающих их (эмигрирующих или погибающих). В этом отношении средообразовательные процессы, идущие в пределах псевдостации, не отличаются ничем особенным. По-видимому, примером такой трансформации псевдостации может послужить заселение некоторыми насекомыми-ксилофагами хвойных деревьев: пока дерево здорово, оно успешно противостоит атакам ксилофагов (в том числе, заливая внедряющихся насекомых смолой), однако при большой численности этих насекомых оно ослабляется и, в конечном итоге, успешно заселяется ими. Так, например, происходит во время вспышек массового размножения короедов — стенографа *Ips sexdentatus* (Воен.) и типографа *I. typographus* (L.) (Куренцов, 1941). Аналогичное явление, вероятно, происходит при заражении краснополосого зонтичного клопа *Graphosoma rubrolineatum* (Westw.) паразитическими мухами-тахинами подсемейства Phasiinae, когда мощная физиологическая защита хозяина иногда преодолевается благодаря избыточному количеству личинок паразита (Маркова, 2000).

Связанные комплексы факультативных эконев. Факультативные эконевы (как в узком смысле, так и квазифакультативные), как правило, существуют в популяции не автономно друг от друга, а образуют связанные комплексы. Под связан-

ным комплексом факультативных (в широком смысле) эконов понимается совокупность эконов, реализация которых в структуре популяции взаимосвязана. Эта взаимосвязь между эконами состоит в том, что присутствие в популяции

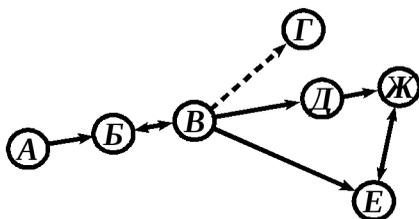


Рис. 1. Схема возможных взаимосвязей между эконами. Направления стрелок — от лимитирующих эконов к зависимым. Положительные связи показаны сплошными линиями, отрицательная — прерывистой.

определяет возможность или невозможность существования других (зависимых). При этом среди таких взаимоотношений между эконами возможны варианты как с положительной, так и с отрицательной связью. В первом случае зависимый экон поддерживается в популяции только при наличии в ней лимитирующего экона, во втором — при отсутствии лимитирующего экона. Кроме того,

эти отношения могут как однонаправленными (когда экон А является лимитирующим для экона Б, но экон Б не является лимитирующим для экона А), так и двунаправленными (когда экон Б, выступающий в качестве лимитирующего для экона А, в свою очередь, зависит от того же экона В) (рис. 1).

Обсуждая структуру типичного связанного комплекса эконов, необходимо обратить внимание на две его важные черты (рис. 1). Во-первых, это **многозвенность межэконных связей**: экон Б, будучи зависимым от экона А, сам, в свою очередь, может лимитировать экон В. Во-вторых, это **сетчатость межэконных связей**: один и тот же экон В может выступать в качестве лимитирующего для эконов Г, Д, Е, эконы Д и Е лимитируют экон Ж и т. д. Поэтому невозможность реализации одного факультативного экона (например, из-за отсутствия соответствующей ему субниши в пределах общепопуляционного реализованного гиперобъема) может приводить к нереализации целого ряда других, прямо или опосредованно зависящих от него.

Как видно из рис. 1, эконная структура популяции может быть представлена в виде совокупности ветвящихся и срастающихся стволов. Каждое ответвление такого ствола может рассматриваться как связанный комплекс эконов, в состав которого входят комплексы следующего порядка. Общим же основанием этого «крыла» является совокупность облигатных эконов популяции, являющихся лимитирующими по принципу положительной однонаправленной связи для связанных комплексов 1-го порядка.

Описание принципов организации эконной структуры популяции было бы неполным без рассмотрения природы связей, интегрирующих эконы в комплексы. Эти связи довольно разнообразны, однако могут быть сведены к двум группам — биологическим и экологическим. Под **биологическими** в данном случае понимаются связи, относящиеся к процессам воспроизводства популяции и реализации

свойственного ей жизненного цикла. В свою очередь, они могут быть подразделены на **репродуктивные** (осуществляющиеся через смену поколений) и **онтогенетические** (состоящие в переходе особей из одних эконо в другие в ходе онтогенеза). Под **экологическими** в настоящей работе понимаются связи между эконами, состоящие в обмене между ними веществом, энергией и, отчасти, информацией (кроме генетической) или, по крайней мере, влияющие на такой обмен между одним из эконо и внешней по отношению к нему средой. В конечном итоге, экологические межэконные связи являются подмножеством внутривидовых (гомотипических, по терминологии Р. Дажо (Dajoz, 1972, цит. по: Дажо, 1975)) взаимодействий и осуществляются в различных формах. Например, таково свойственное целому ряду рыб явление каннибализма, интенсивность которого усиливается при недостатке кормовых ресурсов. В одних случаях, например, у речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) (Бурмакин, Жаков, 1961, цит. по: Меншуткин, 1971), ротана-головешки (*Perccottus glenii* Dybowski) (Богуцкая, Насека, 2002; Кириленко, Шемонаев, 2011), пестроногого бычка-подкаменщика (*Cottus poecilopus* Heckel) (Хаменкова, 2011), длиннорылового пилосуба (*Alepisaurus ferox* Lowe) (Нигматуллин, 2010), озерно-ручьевой мальмы (*Salvelinus malma curilus* (Pall.)) (Звездов, Сафронов, 2003), более крупные особи поедают более мелких представителей своего вида, прежде всего собственную молодежь; в других, в частности, у карповой рыбы дальневосточной красноперки (*Tribolodon brandtii* (Dybowski)) и у представителей семейства лососевых симы (*Oncorhynchus masou* Brevoort), озерно-ручьевой мальмы, кунджи (*S. leucomaenis* (Pall.)), рыбами поедается конспецифическая икра (см. обзор: Астахов, 2008). Роль подобного каннибализма в формировании структуры и динамики популяций может быть весьма существенной: так, например, у речного окуня благодаря ему может возникать картина циклической смены поколений с низкой и с высокой численностью (Бурмакин, Жаков, 1961, цит. по: Меншуткин, 1971). Внимание также заслуживает значение дифференциации популяций на эконы для снижения внутривидовой конкуренции. Этот вопрос обсуждался и анализировался с применением математических моделей, по меньшей мере, начиная с 70-х годов XX века, причем делались выводы о том, что в ходе эволюции у популяций должны возникать определенные ненулевые уровни фенотипического разнообразия в отношении реакций на различные факторы среды их обитания (Roughgarden, 1972). Для ряда животных описана заметная роль полового диморфизма в снижении внутривидовой конкуренции за пищу: например, таковы ситуации с рыбой трехиглой колюшкой (*Gasterosteus aculeatus* L.) (дифференциация трофических субниш, сопровождающаяся различиями между самцами и самками в морфологии зубного аппарата) (Cooper et al, 2011), с дневными хищными птицами, в частности, с ястребами (*Accipiter* spp.) (диморфизм размеров тела, сопровождающийся разделением трофических субниш самцов и самок и, помимо прямого снижения пищевой конкуренции между полами, увеличивающий у самцов способность снабжать

пищей птенцов и насиживающую самку в период размножения) (Reynolds, 1972)¹⁵. Снижение внутривидовой конкуренции может достигаться за счет дифференциации не только трофических, но и других субниш — например, топических. Отчасти такую роль могут выполнять даже различия в территориальном и миграционном поведении самцов и самок. Так, например, обычным явлением для птиц, у которых насиживанием яиц и выкармливанием птенцов занимается один родитель (многих гусеобразных, некоторых куликов), является несовпадение сроков отлета самцов и самок в места зимовки и прочих миграций. В частности, у кулика круглоногого плавунчика *Phalaropus lobatus* (L.) самки начинают мигрировать на юг раньше самцов, которые остаются в местах гнездования с потомством (Тугаринов, Бутурлин, 1911, цит. по: Гладков, 1951), а у утки свиязи *Anas penelope* L., у которой воспитанием потомства занимаются только самки, самцы (вместе с самками, не участвовавшими в размножении) начинают линять в середине июня (причем заблаговременно откочевывают с мест гнездования), в то время как самки, имеющие выводки, обычно начинают линять лишь во второй половине июля, оставаясь вместе с потомством на прежней территории (Исаков, 1952).

Относительность пределов толерантности и экологических оптимумов. С принципом ограничивающей субниши и его основой — сложной эконной организацией популяций — тесно связано еще одно свойство экологических ниш. Оно состоит в том, что, в общем случае, и частные (факториальные), и общая (интегральная) толерантность (как пределы, так и расположение областей разной благоприятности, в том числе оптимумов) являются характеристиками не фундаментальной, а реализованной ниши. Поскольку это положение не является очевидным, представляется необходимым дать ему обоснование. Это обоснование состоит в следующем.

Благополучие популяции — это не результат механического сложения благополучий составляющих ее эконов, оно зависит еще и от того, какова ее общая эконная структура. Под последней понимаются количественные соотношения между представленными в популяциями эконами, и их пространственное распределение, и их временная динамика, и т. д. Очевидно, что, например, такие состояния популяции, как неблагоприятное для нее в целом количественное соотношение обилия составляющих ее эконов, как фенологическая рассинхронизованность эконов, пре-

15 В то же время, подобное функциональное объяснение размерного полового диморфизма, по-видимому, является справедливым далеко не всегда. Так, например, проведенные А. Залевским (Zalewski, 2007) исследования питания лесной куницы (*Martes martes* (L.)) показали, что различия в диетах между самцами (более крупными) и самками (более мелкими) выражены в разной мере в разных частях ее ареала, причем на некоторых территориях (например, в Беловежской пушце) они очень невелики. В этих случаях более правдоподобной, по-видимому, является эволюционная связь размерного полового диморфизма с половым отбором. Следует, однако, иметь в виду, что это обстоятельство не отменяет определенной дифференциации трофических субниш и, следовательно, некоторого ослабления конкуренции за пищу между полами.

пятствующая их взаимодействию, необходимому для популяции, могут быть следствием «избыточной» благоприятности условий существования для одних экононов по сравнению с другими. В таких случаях снижение благоприятности условий существования некоторых («излишне благополучных») экононов может способствовать увеличению общего благополучия популяции как системы.

Эти же соображения справедливы и для средообразовательной деятельности популяции. Общее благополучие популяции зависит не только от того, какой тип точек, с-, о- или п-, преобладает в ее реализованной нише, но и от того, как количественно и качественно соотносится между собой средообразовательная деятельность разных экононов. При этом выраженность, а нередко и направленность, средообразовательной деятельности любого экона зависит от благоприятности для него условий существования.

Поскольку соотношение между благоприятностью существования разных экононов зависит от особенностей станции (прежде всего, от того, какой меростацией обеспечен в ней каждый из экононов), а область пересечения аутэкологической станции с фундаментальной нишей соответствует реализованной нише, общие толерантные характеристики популяции зависят от того, какой реализованной нишей она располагает. Если принять во внимание то обстоятельство, что способность популяции реализовывать те или иные субниши связана с толерантными характеристиками входящих в нее особей и экононов, то можно прийти к закономерному выводу о существовании обратных связей между толерантными характеристиками популяции и реализуемой ею нишей даже без учета возможных перестроек ее генофонда под действием движущего отбора в случае изменения условий обитания. Если же принять во внимание еще и то обстоятельство, что от эконной структуры популяции может зависеть не только ее толерантность к экологическим факторам, но также и характер ее средообразовательной деятельности, то разнообразие и значение этих обратных связей окажется еще большим. Особенно ярко это проявляется в тех случаях, когда популяция обладает способностью образовывать факультативные (в широком смысле) экконы за счет модификационной изменчивости. Например, в ответ на изменения условий среды (например, снижения температуры, уменьшения количества доступной пищи, увеличение давления хищников, изменения фотопериода и т. п.) многие ветвистоусые раки (*Daphnia* spp., *Ceriodaphnia* spp., *Bosmina* spp. и др.), не только переходят от партеногенетического размножения к двуполому (в чем также можно усмотреть изменения толерантных свойств, состоящие, например, в увеличении чувствительности к факторам, тем или иным образом влияющим на вероятность встречи полов), но и начинают формировать эфиппии — заключенные в защитную оболочку группы латентных (покоящихся яиц), способные переносить высыхание, промораживание и другие неблагоприятные условия, губительные для не только постэмбриональных стадий дафний, но и для их обычных (не-латентных) яиц, развивающихся в выводковых сумках (Рылов, 1923; Алексеев, Хозяйкин, 2009; Serpe et al., 2009). Следует заметить, что формирование эфиппиев не только изменяет толерантност-

ные свойства микропопуляции ветвистоусых раков, но и обладает определенным средообразовательным эффектом, поскольку эфиппии могут оказываться существенным компонентом питания мелких водных животных, например, ракообразных — мизид (*Mysis mixta* Lilljeborg, *M. relicta* Lovén: Viitasalo, Viitasalo, 2004; Viitasalo, 2007) и щитней (*Triops cancriformis* (Bosc): Waterkeyn et al., 2011), а некоторые рыбы — в частности, солнечная рыба *Lepomis gibbosus* (L.) и американский окунь *Perca flavescens* (Mitchill) — избирательно охотятся на несущих эфиппии самок ветвистоусых (Mellors, 1975).

Сцепленные подобласти, гетерогенные факторы и факторы-модификаторы. Каждый отдельно взятый экон в составе популяции не автономен, его поддержание и воспроизводство происходит с участием других экон. Так, взрослые особи поддерживаются в популяции за счет взросления молодых, для воспроизводства каждого из полов (при раздельнополости) требуется участие родителей обоих полов и т. п. Соответственно, неблагоприятность условий существования одного из облигатных экон, в конечном итоге, отражается и на благополучии других экон, даже если формально условия для их существования выглядят благоприятными. Поэтому чрезвычайно важной для общего благополучия популяции, состоящей более, чем из одного экона, оказывается достаточная степень гетерогенности ее станции. Более того, у гетеротопных форм потребность в гетерогенности станции, в принципе, может существовать и при отсутствии эконной дифференциации их популяций (хотя такая недифференцированность у реальных популяций представляется крайне маловероятной). Со стороны самой популяции этой гетерогенности комплементарна неоднородность нишевого гиперобъема. В пределах последнего может быть выделен ряд структур. Прежде всего, это **сцепленные подобласти**, отражающие те гетерогенности условий, которые необходимы для популяции. Такие гетерогенности могут быть представлены как во времени, так и в пространстве и соответствовать либо (в первом случае) разным геминишам, либо (во втором случае) разным морфонишам, либо (в обоих случаях, у популяций гетеротопных организмов) вообще не быть связанными с субнишевой дифференциацией ниши. Например, для моновольтинных (то есть имеющих одно поколение в год) видов насекомых умеренного пояса, таких как большинство саранчовых (Acridoidea) и кузнечиковых (Tettigonioidae), для успешного прохождения жизненного цикла необходимы достаточно высокие температуры в теплую часть года и низкие зимой (последние необходимы для последующего выхода яиц из состояния диапаузы — например, это показано для кузнечика *Ephippiger cruciger* (Fieb.) (Dean, Hartley, 1977a, б, в)). В таких случаях при графическом изображении толерантности (в только что приведенном примере — к температуре) будет получаться многопиковая или даже разорванная кривая, при этом каждая из ее обособленных (частично или полностью) частей будет соответствовать субнише определенного экона в популяции. В то же время, для успешного прохождения жизненного цикла популяция обязательно должна подвергаться воздействию факторов со значениями, необходимыми для реализации каждой из ее облигатных субниш. Таким об-

разом, в гипербъеме реализованной ниши такой популяции обязательно должны входить подмножества, соответствующие всем ее облигатным субнишам (а иногда нескольких таких подмножеств требует одна и та же субниша или недифференцированная ниша). Именно эти подмножества и предлагается называть сцепленными подобластями.

Если популяция нуждается в гетерогенности станции в отношении значений какого-либо экологического фактора (этот фактор для краткости можно называть **гетерогенным**), нужно учитывать еще дополнительные **факторы — модификаторы** гетерогенного фактора, к которым популяция имеет свои диапазоны толерантности. Если речь идет о временной гетерогенности станции (и, в наиболее очевидном случае, о разных геминишах), то такими факторами-модификаторами оказываются сроки достижения гетерогенным фактором тех или иных значений (а также сроки его выхода за пределы значений, соответствующих текущей геминише). Если же речь идет о пространственной гетерогенности станции (и, нередко, разных морфонишах), факторами-модификаторами оказываются расстояния между участками физического пространства, где популяция подвергается тем или иным воздействиям гетерогенного фактора. И слишком большие, и слишком малые значения факторов — модификаторов гетерогенного фактора могут препятствовать воспроизводству и вообще существованию популяции. Показательны в этом отношении проблемы, возникающие у популяций при освоении территорий, различающиеся фенологическими характеристиками. В этих случаях факторами-модификаторами могут оказываться не только сроки наступления холодов и тепла, оказывающие витальное действие, но и сроки достижения критических значений длины светового дня, служащих сигналом к запуску адаптивной сезонной перестройки физиологического состояния особей. Несоответствие фотопериодических условий может делать невозможным вселение представителей популяции на новую территорию, даже если в пределах естественного ареала этой популяции ей приходится иметь дело со сходным температурным режимом. Например, попытки натурализовать американского хищного клопа *Podisus maculiventris* (Say) во Франции, и Германии не увенчались успехом, несмотря на приемлемые для него температурные условия и наличие доступных пищевых ресурсов в местах выпуска. Согласно обзору А. Х. Саулич и Д. Л. Мусолина (2011), причиной этой неудачи явилось то, что для натурализации пытались использовать клопов (происходящих с территории североамериканского штата Миссури, 38° с. ш.), фотопериодическая реакция которых не позволяла осенью своевременно перейти в состояние диапаузы: критическая длина светового дня достигалась слишком поздно, и насекомые не успевали подготовиться к зимовке.

Важно заметить, что сцепленность тех или областей внутри гипербъема экологической ниши может быть описана через конфигурацию гипербъема в измерениях, соответствующих факторам-модификаторам. При этом в качестве факторов-модификаторов могут выступать и пространственные, и временные характеристики условий среды (например, соответственно, расстояния между меростациями,

позволяющие переселения особей или контакты между эконами, и сроки изменения условий (например, фенологические), соответствующие или не соответствующие срокам прохождения тех или иных стадий жизненного цикла (как в приведенном выше примере с клопом *P. maculiventris*).

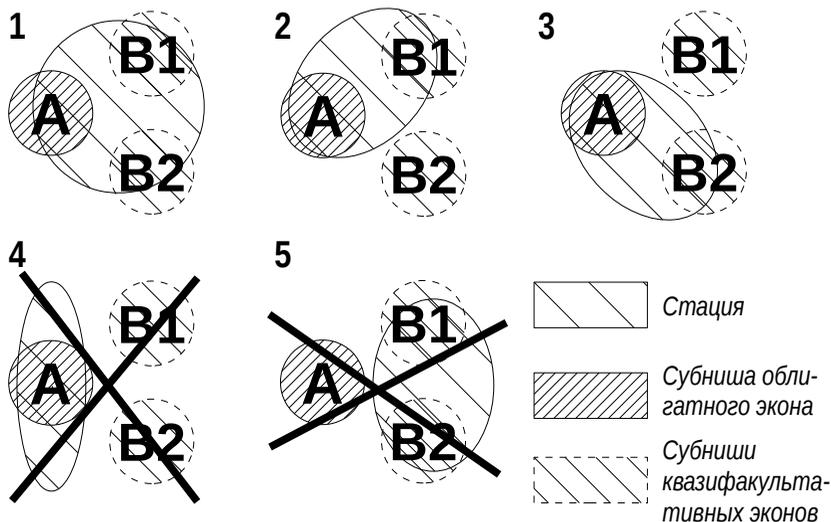


Рис. 2. Соотношения между гиперобъемами станций и субнишами облигатных (А) и квазифакультативных (В1, В2) эконов. 1—3 — допустимые варианты взаиморасположения (популяция выживает), 4—5 — недопустимые варианты взаиморасположения (популяция вымирает)

Минимальная реализуемая ниша. При наличии в составе популяции нескольких облигатных и (или) квазифакультативных эконов, а в ее фундаментальной нише — сцепленных подобластей (что представляется нам скорее правилом, чем исключением) возникает ситуация, не вполне очевидная при рассмотрении многомерных моделей ниши, таких, как 2-я хатчинсонова и ее производные. Состоит она в том, что реализованная ниша не может быть сколь угодно малой и не может размещаться в любой, произвольной части фундаментальной ниши (рис. 2). Реализованная ниша должна располагаться таким образом, чтобы в ее составе хотя бы малыми частями, но были представлены субниши всех облигатных и необходимого минимума квазифакультативных эконов (а значит, и соответствующие сцепленные подобласти). Если в нормальной структуре популяции отсутствуют квазифакультативные экотоны, то положение, форма и размеры такой **минимальной реализуемой ниши (МРН)**, подобно аналогичным характеристикам фундаментальной ниши, строго фиксированы в пределах гиперобъема последней и способны меняться лишь в ходе эволюционных изменениях популяции, затраги-

вающих ее генофонд. Более сложной ситуация оказывается при возможности реализации популяцией разных квазифакультативных эконот: каждая из допустимых для популяции минимальных комбинаций эконот будет определять свою область МРН. По-видимому, то, какая именно из возможных нескольких комбинаций эконот будет реализована, может зависеть разных причин, как от внешних (какие именно комбинации «позволяются» стадией, какие из «позволенных» комбинаций более эффективны), так и от внутренних (особенности метафенотипа популяции, определяющие вероятность появления в ней тех или иных квазифакультативных эконот).

Заключение. Таким образом, популяция — это не механическая сумма отдельных индивидуумов или даже групп особей. Отдельные особи и внутрипопуляционные группировки (в том числе характеризующиеся собственными фундаментальными субнишами, то есть эконоты) в ее составе связаны между собой разнообразными взаимодействиями, в которых реализуется разделение функций популяции в экосистеме между носителями разных фенотипов. Эти взаимодействия (функциональные связи) превращают популяцию в дифференцированную, но при этом целостную систему.

Как можно заключить из приведенных выше многочисленных примеров, роль эконотной дифференциации популяций в организации их взаимодействия со стадией чрезвычайно велика. Принципиально представимы два подхода к описанию этой дифференциации в рамках концепции экологической ниши. Первый из них состоит в признании отдельных ниш за каждым из эконот, так что одна и та же популяция оказывается обладательницей нескольких фундаментальных ниш. Именно этот подход был предложен Хитвоулом, рассматривавшим эконот как «обитателя ниши»). В настоящей работе, однако, нами был выбран другой подход: популяция обладает единой фундаментальной нишей, которая, однако, сложно организована и подразделена на функционально (и с точки зрения толерантности, и с точки зрения средообразовательной деятельности) различные и взаимодополняющие друг друга субниши, большинству из которых соответствуют те или иные морфофизиологически различные эконоты.

Второй подход обладает, по нашему мнению, по меньшей мере, двумя преимуществами перед первым. Во-первых, он гораздо лучше отражает генетическую (обусловленную единством жизненного цикла) взаимосвязь между разными эконотами (прежде всего, облигатными и квазифакультативными), без учета которой невозможно оценить возможность реализации эконотных субниш («ниш» по Хитвоулу) и предсказать ее характер. Более того, как можно было видеть выше, невозможность реализации субниши хотя бы одного облигатного эконота (или всей совокупности субниш какого-либо альтернативного комплекса квазифакультативных эконот) делает невозможным существование всей популяции и, как следствие, реализацию остальных ее эконотных субниш. По этой причине рассмотрение субниш разных эконот как отдельных ниш, в отрыве друг от друга, не позволяет надежно предсказать возможность их реализации в тех или иных условиях.

Вторым преимуществом избранного нами подхода является его совместимость

с определением популяции, использовавшимся А. В. Яблоковым и указывавшим как на один из признаков популяции обладание группы особей «собственным экологическим гиперпространством» (Яблоков, 1987), или «собственной экологической нишей» (Яблоков, Юсуфов, 2006). Очевидно, что если, вслед за Хитвоулом, считать эконы обладателями собственных ниш, то популяция, состоящая из нескольких эконов, будет обладать не одной, а несколькими «собственными» фундаментальными нишами.

Предлагаемый в настоящей работе понятийно-терминологический аппарат, по нашему мнению, не противоречит также и представлению о внутренней организации фундаментальной ниши, сформулированному в нашей предыдущей статье (Озерский, 2014). Представление о средообразовательных зонах, составляющее наиболее важную часть векторно-объемной модели ниши, вполне применимо не только к гиперобъемам простой формы (соответствующим фундаментальным нишам гипотетических одноэконных популяций), но и к сложным (в том числе, к пространственно разделенным на не связанные друг с другом части) гиперобъемам — комплексам эконных субниш, вместе составляющих совокупную фундаментальную нишу популяции.

Укажем еще на одну важную особенность предлагаемого нами подхода. Следуя ему, мы не привязываем место реализации популяционной ниши к одной определенной экосистеме: разные эконы (а у гетеротопных животных — также и представители одного и того же экона) могут реализовывать свои субниши в разных экосистемах и сообществах. В результате этого уточнения, требует некоторых изменений «функциональное» определение ниши, предложенное Ч. Элтоном (Elton, 1927) и характеризовавшее нишу как место животного в его сообществе. Следует заметить, что одно из изменений, достаточно очевидно напрашивающееся, — замена неопределенного «животного» на более однозначную «популяцию» (притом не обязательно животных) — осуществлялось многократно разными авторами (Федоров, Гильманов, 1980; Левченко, Старобогатов, 1986; Яблоков, 1987; Яблоков, Юсуфов, 2006 и др.). После такого изменения система отсчета для понятия ниши однозначно стала демоцентрической, то есть подразумевающей пространственную зависимость от определенной популяции (Озерский, 2009). В то же время, «сообщество» (биоценоз) как место реализации ниши само по себе является центральным объектом другой используемой в экологии системы отсчета — ценоцентрической (Озерский, 2009). Очевидно, что эти системы отсчета совместимы только в тех редких случаях, когда совпадают пространственные границы какой-либо популяции и какой-либо экосистемы (или биоценоза). В общем же случае местом реализации ниши сообщество быть не может в силу несовпадения систем отсчета.

По-видимому, более правильным было бы рассматривать весь комплекс условий среды, окружающих популяцию и взаимодействующих с ней, как популяционную аутоэкологическую стацию (Озерский, 2011), а совокупность биогеоценозов, непосредственно участвующих в формировании и поддержке стации, — как стациальный ценокомплекс популяции (Озерский, 2013). При этом и стации, и стациаль-

ные ценокомплексы, если их единство состоит только во взаимодействии с одной и той же популяцией, едва ли целесообразно рассматривать как экосистемы (кроме, разве что, случаев, когда популяция обеспечивает масштабные переносы энергии и вещества между биогеоценозами, существенно влияя на их состояние). Таким образом, противоречие между демоцентричностью ниши как атрибута популяции и ценоцентричностью сообщества как места реализации ниши преодолевается следующим образом: ниша оказывается «профессией» популяции не в сообществе, а в станции и, опосредованно, в стациальном ценокомплексе (при этом и понятие станции, и понятие стациального ценокомплекса, подобно понятию ниши, соответствуют демоцентрической системе отсчета).

С учетом изложенного, краткое «функциональное» определение ниши принимает следующий вид: **«Экологическая ниша — это совокупность толерантных и средообразовательных свойств популяции, определяющих характер ее взаимодействий со своими станцией и стациальным ценокомплексом».**

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов В. А., 1973. Временная структура популяции // Тр. ВНИРО. Т. 91. С. 225—260.
- Аветян А. С., Рихтер В. А., 1967. Тахины (Diptera, Tachinidae) — паразиты коконопрядов в Армении // Биологический журнал Армении. Т. 20. № 2. С. 45—48.
- Алеев Ю. Г., 1986 Экоморфология. Киев: Наукова думка. 424 с.
- Алексеев А. А., Серебров В. В., Гербер О. Н., Дубовский И. М., Глулов В. В., Ушакова М. А., Раушенбах И. Ю., 2008. Физиолого-биохимические различия одиночных и стадных гусениц лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Pyralidae) // Докл. Акад. Наук. Т. 422. № 2. С. 270—272.
- Алексеев В. Р., Хозяйкин А. А., 2009. Трансформация сезонных циклов у ветвистоусых ракообразных при слабом температурном воздействии // Тр. ЗИН РАН. Т. 313. № 1. С. 10—22.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Омельченко В. Т., 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 288 с.
- Астахов М. В., 2008. Материалы по кормовой базе ихтиоценоза реки Кедровой (Южное Приморье) // Современное состояние водных биоресурсов: материалы научной конференции, посвященной 70-летию С. М. Коновалова. Владивосток: ТИНРО-центр. 976 с.
- Бабенкова В. А., 1971. Трансформация фаз у крестовички (*Dociostaurus brevicollis* Ev.) // XIII Международный энтомологический конгресс. Москва, 2—9 августа, 1968. Т. 2. Л.: Наука. С. 308.
- Бабичев Н. С., Баранчиков Ю. Н., 2010. Экологический базис социальной организации клонов у видов тлей рода *Pemphigus* Hartig // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых. М.: КМК. С. 13—14.
- Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Новохацкая О. В. Формирование паразитофауны горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) в условиях акклиматизации // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Материалы IX международной конференции 11—14 сентября 2004 г., г. Петрозаводск, Карелия, Россия. Петрозаводск, 2005. С. 39—43.

- Бей-Биенко Г. Я., 1932. Руководство по учету саранчовых. Л. 195 с.
- Бей-Биенко Г. Я., 1950. Фауна СССР. Насекомые таракановые. М.—Л.: изд. АН СССР 343 с.
- Бей-Биенко Г. Я., 1954. Прямокрылые Т. II, вып. 2. Кузнечиковые, подсем. Листовые кузнечики (Phaneropterinae) // Фауна СССР, нов. Серия, 59. 386 с.
- Бей-Биенко Г. Я., 1980. Общая энтомология. Учебник для университетов и сельхозвузов. 3-е изд. М.: Высшая школа. 416 с.
- 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.
- Беляев М. М., 1940. Гомохромия окраски у *Mantis religiosa*, ее защитное значение и отборная ценность // Журн. общ. биол. Т. 1. № 4. С. 529—542.
- Беспрозванных В. В., 2007. Жизненный цикл трематоды *Halipegus japonicus* (Halipegidae) в условиях Приморского Края // Vestnik zoologii. Vol. 41. № 1. P. 23—28.
- Богуцкая Н. Г., Насека А. М., 2002. Очерк о виде-интродуценте *Perccottus glenii* с библиографией // Пресноводные рыбы России. Электронная публикация, http://www.zin.ru/Animalia/Pisces/rus/taxbase_r/species_r/perccottus/perccottus_glenii.pdf (доступ 30.04.2015).
- Бочарова-Месснер О. М., Чудакова И. В., 1968. Работающее крыло как регулятор некоторых морфогенетических процессов у домового сверчка (*Acheta domestica* L., Gryllidae) // Вопросы функциональной морфологии и эмбриологии насекомых. М.: Наука. С. 27—43.
- Вагнер Н. П., 1862. Самопроизвольное размножение гусениц у насекомых. Казань. 50 с.
- Василец П. М., 2000. Корюшки прибрежных вод Камчатки. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Петропавловск-Камчатский. 191 с.
- Васильев К. А., 1965. Вредные саранчовые в зоне освоения целинных и залежных земель // Тр. Всесоюз. Энтомол. общества. Т. 50. С. 129—145.
- Вершинин В. Л., 2008. Морфа *striata* у представителей рода *Rana* (Amphibia, Anura) — причины адаптивности к изменениям среды // Журн. общ. биол. Т. 69. № 1. С. 65—71.
- Виноградов Б. С., 1948. Влияние животных на почвы и растительность пустынь // Животный мир СССР. Т. 2. Зона пустынь. М.—Л.: изд-во АН СССР. С. 333—338.
- Воронцовский П. А., 1928. К вопросу о гомологических рядах цветовой изменчивости у саранчовых // Известия Оренбургской станции защиты растений. Вып. 1. С. 27—39.
- Герасимчук А. В., Степанов А. М., 2010. Роль беспозвоночных животных в питании дроздов рода *Turdus* в гнездовой период // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых. М.: КМК. С. 61—62.
- Гиляров М. С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.—Л.: изд-во АН СССР. 279 с.
- Гладков Н. А., 1951. Отряд кулики. Limicolae или Charadriiformes // Г. П. Дементьев, Н. А. Гладков, Е. П. Спангенберг. Птицы Советского Союза. Т. 3. М.: Советская Наука. С. 3—372.

- Горохов А. В., 1983. Жизненные формы сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) Дальнего Востока СССР // Научные доклады высшей школы. Биол. Науки. № 1. С. 49—56.
- Грант В., 1991. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир. 488 с.
- Гребельный С. Д., 2008. Клонирование в природе. СПб: изд-во ЗИН РАН. 288 с.
- Гричанов И. Я. 2009. *Locusta migratoria* L. — Азиатская перелётная саранча // Электронная публикация, http://www.agroatlas.ru/pests/Locusta_migratoria_ru.htm (доступ 30.04.2015).
- Грищенко В. Н., 2004. Динамика численности белого аиста в Украине в 1994—2003 г. // Беркут. Т. 13. № 1. С. 38—61.
- Даждо Р., 1975. Основы экологии. М.: Прогресс. 416 с.
- Дементьев Г. П., 1951. Отряд хищные птицы. Accipitres или Falconiformes // Г. П. Дементьев, Н. А. Гладков, Е. С. Птушенко, Е. П. Спангенберг, А. М. Судилова. Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Советская Наука. С. 70—341.
- Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.
- Докинз Р., 1993. Эгоистичный ген. М.: Мир. 318 с.
- Дьяконов К. П., 2002. Трофические связи тлей (Homoptera, Aphidinea) как пример оптимального использования насекомыми кормовых ресурсов // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Т. 13. С. 53—60.
- Ежиков И. И., 1953а. К организации чехлоносок рода *Fumea* (Lepidoptera, Psychidae) // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова. Вып. 8. Работы по морфологии беспозвоночных животных. М.: изд-во АН СССР. С. 154—169.
- Ежиков И. И., 1953б. Особенности ранних эмбриональных стадий при неполном и полном превращении насекомых // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова. Вып. 8. Работы по морфологии беспозвоночных животных. М.: Изд-во АН СССР. С. 130—153.
- Екимов Е. В., 2003. Трофические связи и пространственное размещение совообразных в Средней Сибири. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Красноярск. 20 с.
- Ерлыкова Н. Н., 1999. Влияние фотопериодических условий и возраста самки на состав потомства гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera, Aphididae) из Поволжья // Энтомологическое обозрение. Т. 78. № 2. С. 275—286.
- Еськов К. Ю., 2008. Удивительная палеонтология: история Земли и жизни на ней. М.: ЭНАС. 312 с.
- Ефетов К. А., Будашкин Ю. И., 1990. Бабочки Крыма. Высшие разноусые чешуекрылые. Симферополь: Таврия. 112 с.
- Жуковский П. М., 1982. Ботаника. 5-е издание. М.: Колос. 623 с.
- Заварина Л. О., Шевляков Е. А., 2004. Возможный механизм формирования цикличности урожайных поколений кеты на северо-восточном побережье Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы V научной конференции (Петропавловск-Камчатский, 22—24 ноября 2004 г.). Петропавловск-Камчатский, 2004. С. 52—55.
- Замалетдинов Р. И., 2002. Фенотипическая структура популяций зелёных лягушек на урбанизированных территориях // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 163—165.
- Заславский В. А., Кац Т. С., 1999. О количестве фотопериодических часов, участвующих в регуляции сезонного полифенизма тли *Megoura viciae* Buckt. (Homoptera, Aphididae) // Энтомологическое обозрение. Т. 78. № 4. С. 785—792.
- Захваткин А. А., 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Советская наука. 395 с.

Захваткин А. А., 1953. К вопросу о происхождении личинки *Holometabola* // Захваткин А. А. Сборник научных работ. М.: изд-во Моск. ун-та. С. 195—203.

Звездов Т. В., Сафронов С. Н., 2003. Озерно-ручьевая мальма *Salvelinus curilus* (Pallas, 1833) озера Октябрьское Сахалина // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. № 2. С. 387—397.

Иванова-Казас О. М., 1995. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука. 565 с.

Исаков Ю. А., 1952. Отряд гусеобразные. *Anseres* или *Anseriformes* // И. П. Дементьев, Н. А. Гладков, Ю. А. Исаков, Н. Н. Карташев, С. В. Кириков, А. В. Михеев, Е. С. Птушенко. Птицы Советского Союза. Т. 4. М.: Советская Наука. С. 247—635.

Ищенко В. Г., 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 148 с.

Калинина К. В. Биоэкологическое обоснование защиты картофеля от колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) в условиях южной части Северо-Западного региона России. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Великие Луки, 2007. 22 с.

Каспарян Д. Р., 1981. Отряд Нупеоптерера — перепончатокрылые. Семейство Ichneumonidae — ихневмониды // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые, 3-я часть. Семейство Ichneumonidae. Л.: Наука. С. 1—41.

Каспарян Д. Р., 2007. Сем. Ichneumonidae — ихневмониды. Введение // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 255—272.

Каспарян Д. Р., Халаим А. И., 2007. 1. Подсем. Pimplinae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 279—333.

Кириленко Е. В., Шемонаев Е. В., 2011. Данные о морфологии и биологии ротана-головошки *Percottus glenii* Dybowski, 1877 из озера Круглое Мордовинской поймы Саратовского водохранилища // Изв. Самарск. НЦ РАН. Т. 13. № 1. С. 207—210.

Кириллова Е. А., Кириллов П. И., 2006. Некоторые особенности питания молодежи кижуча и микижи в период их покатной миграции // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII международной научной конференции, посвященной 25-летию организации Камчатского отдела Института биологии моря. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 73—77.

Кныш Н. П., 1998. Некоторые черты биологии дубоноса в лесостепе Сумщины // Беркут. Т. 7. № 1—2. С. 70—81.

Кожанчиков И. В., 1956. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 3. № 2. Чехлоносые мешечницы (сем. Psychidae). М.—Л.: Изд-во АН СССР. 517 с.

Колбин К. Б., 2006. Размножение и развитие морского блюдечка *Limalepeta lima* (Dall, 1918) (Gastropoda: Lepetidae) из залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 32. № 4. С. 305—307.

Колбин К. Б., Куликова В. А., 2005. Размножение и развитие переднежаберных брюхоногих моллюсков семейства Caecidae в заливе Петра Великого (Японское море) // Зоология беспозвоночных. Т. 2. № 2. С. 217—223.

Копанева Л. М., Соболев Н. Н., 1995. Особенности питания и поведения // Сибирская кобылка. Новосибирск: Наука. С. 50—66.

Корчагин А. А., 1964. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.—Л.: Наука. Т. 3. С. 63—131.

Куликова В. А., Колбин К. Г., Колотухина Н. К., 2007. Размножение и личиночное разви-

тие брюхоногого моллюска *Cryptonatica janthostoma* (Gastropoda: Naticidae) // Биология моря. Т. 33. № 5. С. 374—378.

Куренцов А. И., 1941. Короеды Дальнего Востока СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 233 с.

Лебедева В. П., Лебедев В. И., 2001. Факторы, определяющие распределение функций пчел в семье // Пчеловодство. Т. 8. С. 16—17.

Левченко В. Ф., 2004. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб: Наука. 166 с.

Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И., 1986. Два аспекта эволюции жизни: физический и биологический // Физика: проблемы, история, люди. Л.: Наука. С. 102—142.

Леднев Г. Р., Борисов Б. А., Левченко М. В., Успанов А. М., Митьковец П. В., 2012. Чувствительность внутривидовых форм насекомых к возбудителям микозов // XIV съезд Русского Энтомологического Общества. Россия, Санкт-Петербург, 27 августа — 1 сентября 2012 г. Материалы съезда. СПб: Галаника. С. 242.

Мазуренко М. Т., 1986. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям Крайнего Севера. М.: Наука. 209 с.

Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 598 с.

Майр Э., 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 464 с.

Мальковский М. П., 1963. О полиморфизме и фазовой изменчивости атбасарской кобылки *Dociostaurus kraussi* Ingen. (Orthoptera, Acrididae) // Энтомолог. обзор. Т. 42. № 4. С. 778—781.

Маркова Т. О., 2000. Паразито-хозяйинные отношения тахин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) с клопами *Dolycoris baccarum* L. и *Graphosoma rubrolineatum* Westw. (Heteroptera, Pentatomidae) // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 10. Владивосток: Дальнаука. С. 53—59.

Меншуткин В. В., 1971. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука. 196 с.

Миньков С. Г., Плотников И. С., 1968. Справочник пчеловода. Алма-Ата: Кайнар. 300 с.

Мэйнард Смит Дж., 1981. Эволюция полового размножения. М.: Мир. 271 с.

Наумов Д. В., 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 626 с.

Некрасова О. Д., 2002. Межвидовая изменчивость и полиморфизм окраски зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций // Vestnik zoologii. Vol. 36. № 4. P. 47—54.

Нигматуллин Ч. М., 2010. Транзитный поток энергии, вещества и паразитов в водных сообществах: постановка проблемы // А. А. Пржиборо (ред.). Современные проблемы гидроэкологии. Тезисы докладов IV международной конференции, посв. пам. проф. Г. Г. Винберга. 11—15 октября 2010 г. СПб.: Русская коллекция. С. 134.

Никитина С. И., 1978. Сравнительная этологическая характеристика малой крестовички (*Dociostaurus brevicollis* Ev.) и белополосой кобылки (*Chorthippus albomarginatus* De G.) на лугах западносибирской степи // Вопросы экологии. Новосибирск: Изд-во НГУ. С. 60—69.

Никольский Г. В., 1963. Экология рыб // М.: Высшая школа. 368 с.

Нумеров А. Д., 2003. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж. 517 с.

Одум Ю., 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир. 376 с.

Озерский П. В., 2008. Находка перелетной саранчи в Новгородской области // Функцио-

нальная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии. Вып. 8. СПб.: Тесса. С. 12—14.

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 отражение ее экологической ниши // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 10. СПб.: Тесса. С. 15—29.

Озерский П. В., 2011. О термине «стация», используемом в отечественной эколого-фаунистической литературе // Экология. №6. С. 417—421.

Озерский П. В., 2012а. О некоторых интересных находках прямокрылых насекомых (Insecta, Orthoptera) в Псковской области // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 12. СПб.: Тесса. С. 5—11.

Озерский П. В., 2012б. О перспективах использования изменчивости окраски в классификации жизненных форм прямокрылых насекомых // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 12. СПб.: Тесса. С. 11—17.

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

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

Петров К. М., 2001. Биогеография с основами охраны биосферы. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. 476 с.

Петрова В. П., 1975. Щитники Западной Сибири. Новосибирск: изд-во Новосиб. гос. пед. ин-та. 237 с.

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

Пианка Э., 1981. Эволюционная экология М.: Мир. 398 с.

Пономарев В. И., 1999. Взаимосвязь физиологического возраста листвы кормового растения и онтогенеза гусениц непарного шелкопряда // Проблемы защиты горных лесов. Ош. С. 98—102.

Попов А. В., 1965. Жизненный цикл мух-кровососок *Lipoptena cervi* L. и *Stenopteryx hirundinis* L. (Diptera, Hippoboscidae) // Энтомолог. обозр. Т. 44. № 3. С. 573—583.

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.

Правдин Ф. Н., 1974. Ортоптероидная группировка, ее структура и значение в биоценозе // Тр. Всесоюз. Энтомолог. об-ва. Т. 57. Систематика и экология прямокрылых насекомых. Л.: Наука. С. 38—65.

Прудковский А. А., 2005. Экспериментальное изучение питания гидромедуз *Bougainvillia superciliosus* (L. Agassiz, 1849) в Белом море // Зоология беспозвоночных. Т. 2. № 2. С. 225—234.

Пшеницына Л. Б., 1983. Трофическое поведение саранчовых // Прикладная этология. Материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных. М.: Наука. С. 30—31.

Пшеницына Л. Б., 1987. Пищевая избирательность и пол степных саранчовых // Экология. Т. 2. С. 80—82.

Пшеницына Л. Б., 1988. Сравнительное изучение пищевой избирательности личинок и имаго некоторых видов саранчовых Тувы // Ландшафтная экология насекомых. Новосибирск: Наука. С. 47—56.

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

Ройтман В. А., Беэр С. А., 2008. Паразитизм как форма симбиотических отношений. М.: КМК. 310 с.

Рубцов И. А., 1995. Паразиты, хищники и возбудители заболеваний: проблема симбиоза // Сибирская кобылка. Новосибирск: Наука. С. 113—157.

Рылов В. М., 1923. Жизнь пресных вод. 1. Свободно плавающие организмы. Петроград: Полярная Звезда. 96 с.

Рэфф Р., Кофмен Т., 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир. 404 с.

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л., 2007. Сезонное развитие водных и околородных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera). СПб.: изд-во СПбГУ. 208 с.

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л., 2011. Биология и экология хищного клопа *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera, Pentatomidae) и возможности его использования против колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae): Учебно-метод. пособие к курсу «Сезонные циклы насекомых» для студентов магистратуры на кафедре энтомологии. СПб.: Изд-во СПбГУ. 84 с.

Саускан В. И., 1996. Экология и биологическая продуктивность океана. Калининград: изд-во Калинингр. ун-та. 72 с.

Северцов А. С., 1990. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ. 272 с.

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.

Семенченко А. Ю., Крупяно Н. И., Гавренков Ю. И., 2003. Экологические формы самцов сими *Oncorhynchus masou* из бассейнов рек Приморья // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 483—489.

Сербина Е. А., 2005. Особенности размножения битиний (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia: Bithyniidae) в бассейне озера Чаны (юг Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. Т. 2. С. 267—278.

Сергиевский С. О., 1987. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Вопросы теории адаптации. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 160. С. 41—58.

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

Симчук А. П., 2009. Внутрипопуляционная дифференциация трофических ниш паразитов зеленой дубовой листовёртки в микросообществах дубрав Крыма // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». Т. 22 (61). № 4. С. 174—181.

Смирнов А. К., Голованов В. К., Свирский А. М., 2005. Верхние летальные температуры леща, плотвы и окуня в различные периоды онтогенеза // Международная научная конференция «Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных». Материалы конференции. Саранск: изд-во Мордовского ун-та. С. 224—228.

Смирнов С. В., 2008. Прямое развитие у хвостатых амфибий, его становление и эволюция // Журн. общ. биол. Т. 69. № 3. С. 163—174.

Соболев Н. Н., 1979. Анализ этологических адаптаций фитофильных саранчовых по

данным полевого вольерного эксперимента с помощью этометрической шкалы (на примере *Mongolotettix japonicus* (I. Bol.) и *Chorthippus hammarstroemi* (Mir.) в Южной Туве) // Вопр. экол. Вып. 5. Новосибирск: изд-во НГУ. С. 56—86.

Соболев Н. Н., 1990. Особенности криптического поведения саранчовых на примере различных цветковых форм *Acrida oxucephala* и *Oedaleus decorus* // Зоол. журн. Т. 69. № 1. С. 149—151.

Стебаев И. В., Соболев Н. Н., Лопаткин А. В., 1978. Анализ стациальной верности и расселения по микроландшафтам популяционных групп саранчовых с помощью полевого эксперимента (в связи с вопросом о микроландшафтной ориентации насекомых и о пространственно-временной структуре их популяций. На примере *Dociostaurus brevicollis* и *Chorthippus albomarginatus* De G. в колючей степи Западной Сибири // Вопросы экологии. Новосибирск: Изд-во НГУ. С. 70—115.

Сугоняев Е. С., 2005. Фазовая изменчивость у хальцидоидных наездников (Hymenoptera, Chalcidoidea) и ее адаптивное значение // Биологические средства защиты растений, технологии их изготовления и применения. СПб: ВИЗР. С. 28—37.

Тарба З. М., 1977. Адаптации почвенных панцирных клещей к температуре и другим факторам среды // в кн.: Адаптации почвенных животных к условиям среды. М.: Наука. С. 167—178.

Тимонин А. К., 2009. Глава 4. Низшие Spermatophyta — низшие семенные растения // Тимонин А. К. (ред.). Ботаника в 4 томах. Т. 4. Тимонин А. К., Соколов Д. Д., Шипунов А. Б. Систематика высших растений. Кн. 2. М.: Академия. С. 3—115.

Токранов А. М., Бугаев В. Ф., Павлов Н. Н., 2005. Новые данные по биологии жилого кижуча *Oncorhynchus kisutch* оз. Саранного (о-в Беринга) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы VI научной конференции. Петропавловск-Камчатский, 29—30 ноября 2005 г. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 226—229.

Уваров Б. П., 1925. Саранчовые Европейской части СССР и Западной Сибири. М.: Новая деревня. 121 с.

Удалов А. А., Бурковский И. В., Мокиевский В. О., Столяров А. П., Мазей Ю. А., Сабурова М. А., Чертопруд М. В., Чертопруд Е. С., Ильинский В. В., Колобов М. Ю., Пономарев С. А., 2004. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макробентоса по градиенту солености в эстуарии Белого моря // Океанология. Т. 44. № 4. С. 549—560.

Утевський С. Ю., 2002. Методичні вказівки щодо вивчення дисципліни «Екологічна токсикологія» для студентів спеціальності «Екологія та охорона навколишнього середовища». Харків: ХНУ ім. В. Н. Каразіна. 29 с.

Фадеева Е. О., 2007. Экология грача (*Corvus frugilegus* L.) в антропогенных ландшафтах Окско-Донского междуречья. М.: КМК. 200 с.

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г., 1980. Экология. М.: Изд-во Московского гос. ун-та. 464 с.

Филипенко М. Л., Тимофеева О. А., Гусаченко А. М., Сергеев М. Г., Высоцкая Л. В., 2000. Реконструкция филогении саранчовых семейства Acrididae (Orthoptera) на основе анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рибосомной РНК митохондрий // Генетика. Т. 36. № 10. С. 1355—1361.

Фриш К., 1980. Из жизни пчел. М.: Мир. 214 с.

Хаменкова Е. В., 2011. Трофические взаимоотношения рыб оз. Киси бассейна реки Ола (Магаданская область) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. № 5. С. 563—570.

Харитонов А. Ю., Попова О. Н., 2010. Расселение стрекоз: масштабы и последствия //

Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых. М.: КМК. С. 207—208.

Хлебович В. В., 1977. Осмотические и соленостные отношения в онтогенезе // Граевский Э. Я., Медников Б. М. (ред.) Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука. 384 с.

Хлебович В. В., 2002. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции // Успехи совр. биологии. Т. 122. № 1. С. 16—25.

Черногуз Д. Г., Резник С. Я., 1987. Этологический и физиологический компоненты паразито-хозяйинной специфичности бракониды *Alysia manducator* Panz. (Hymenoptera, Braconidae) // Энтотомол. обозр. Т. 66. № 3. С. 499—510.

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

Чудакова И. В., Бочарова-Месснер О. М., 1965. Изменение функциональных и структурных особенностей крыловых мышц домового сверчка (*Acheta domestica* L.) в онтогенезе // Докл. АН СССР. Т. 164. № 2. С. 469—472.

Шаповалов С. И., Жигилева О. Н., 2000. Материалы по эколого-географической изменчивости остормордой лягушки в Западной Сибири // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. № 1. С. 79—84.

Шапошников Г. Х., 1978. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биол. Т. 39. № 1. С. 15—33.

Шедько С. В., 2002. Обзор пресноводной ихтиофауны // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. С. 118—134.

Шмальгаузен И. И., 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 144 с.

Шмальгаузен И. И., 1940. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 1. № 4. С. 509—528.

Шмальгаузен И. И., 1946. Проблемы дарвинизма. М.: Советская наука. 524 с.

Шмальгаузен И. И., 1969. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л.: Наука. 493 с.

Щербиновский Н. С., 1952. Пустынная саранча шистоцерка. Проблема защиты южных территорий СССР от вторжения стай шистоцерки. М.: Гос. изд-во сельскохоз. лит.-ры. 416 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.

Яхонтов В. В., 1964 Экология насекомых. М.: Высшая школа. 460 с.

Argentine J. A., James A. A., 1995. Characterization of a salivary gland-specific esterase in the vector mosquito, *Aedes aegypti* // Insect Biochem. Mol. Biol. Vol. 25. № 5. P. 621—30.

Bartuszevige A. M., Gorchov D. L., 2006. Avian seed dispersal of an invasive shrub // Biological Invasions. Vol. 8. № 5. P. 1013—1022.

Beers E. H., Cockfield S. D., Fazio G., 2007. Biology and management of woolly apple aphid, *Eriosoma lanigerum* (Hausmann), in Washington state // Pome Fruit Arthropods IOBC/wprs Bulletin. Vol. 30. № 4. P. 37—42.

Beljajeff M. M., 1927. Ein Experiment über die Bedeutung der Schutzfärbung // Biolog. Zentralblatt. Bd. 47. S. 107—113.

Bennet N. C., Faulkes C. G., 2000. African mole-rats: ecology and eusociality. Cambridge University Press. 273 p.

- Branch G. M., 1975. Mechanisms reducing intraspecific competition in *Patella* spp.: migration, differentiation and territorial behaviour // J. Animal Ecol. Vol. 44. № 2. P. 575—600.
- Burda H., Kawalika M., 1993. Evolution of eusociality in the Bathyergidae. The case of the giant mole rats (*Cryptomys mechowii*) // Naturwissenschaften. 1993. Vol. 80. № 5. P. 235—237.
- Burrows C. J., 1996. Germination behaviour of seeds of the New Zealand woody species *Melicope simplex*, *Myoporum laetum*, *Myrsine divaricata*, and *Urtica ferox* // New Zealand Journal of Botany. Vol. 34. P. 205—213.
- Butler M. A., 2007. Vive le difference! Sexual dimorphism and adaptive patterns in lizards of the genus *Anolis* // Integrative and Comparative Biology. Vol. 47. № 2. P. 272—284.
- Cain A. J., 1977. The efficacy of natural selection in wild populations // Goulden C. E. (Ed.). The changing scenes in natural sciences, 1776—1976. Academy of Natural Sciences Philadelphia. P. 111—133.
- Chase J. M., Leibold M. A., 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago Press. 221 p.
- Chippindale P. T., Bonett R. M., Baldwin A. S., Wiens J. J., 2004. Phylogenetic evidence for a major reversal of life-history evolution in plethodontid salamanders // Evolution. Vol. 58. № 12. P. 2809—2822.
- Clark E. J., 1943. Colour variation in British Acrididae (Orthopt.) // The Entomologist's Monthly Mag. Vol. 79. P. 91—104.
- Cockfield S. D., Beers E. H., 2006. Biology and Management of Woolly Apple Aphid // Washington State University, Tree Fruit Research & Extension Center, March 2006. 10 p. Электронная публикация, <http://jenny.tfrec.wsu.edu/ehb/pdf/7465.pdf> (доступ 30.04.2015).
- Cohen A. E., Hendrickson D. A., Parmesan C., Marks J. C., 2005. Habitat segregation among trophic morphs of the Cuatro Ciénegas Cichlid (*Herichthys minckleyi*) // Hidrobiológica. Vol. 15. № 2 Especial. P. 169—181.
- Cooper I. A., Gilman R. T., Boughman J. W., 2011. Sexual dimorphism and speciation on two ecological coins: patterns from nature and theoretical predictions // Evolution. Vol. 65. № 9. P. 2553—2571.
- Counce S. J., 1968. Development of composite eggs in *Miastor* (Diptera: Cecidomyiidae) // Nature. Vol. 218. P. 781—782.
- Creighton M., Robertson W. R., 1941. Genetic studies on *Chorthippus longicornis* // Journal of Heredity. Vol. 32. № 10. P. 339—341.
- Cuénot L., 1921. La genèse des espèces animales. 2 éd. Paris: Librairie Félix Alcan. 558 p.
- Dahl F., 1908. Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung // Zoologischer Anzeiger. Bd. 33. № 11. S. 349—353.
- Danks H. V., 2006. Insect adaptations to cold and changing environments // Can. Entomol. Vol. 138. P. 1—23.
- Davis D. R., Robinson G. S., 1998. The Tineoidea and Gracillarioidea // Handbuch der Zoologie. M. Fischer (ed.) Handbook of zoology. Bd. / Vol. 4. Arthropoda: Insecta. Kristensen N. P. (ed.). Teilb. / Part 35. Lepidoptera, moths and butterflies. Vol. 1. Evolution, systematics, and biogeography. Berlin—New York: de Gruyter. P. 91—118.
- Dawkins R., 1999. Extended phenotype. 3rd edition. Oxford—NY: Oxford University Press. 317 p.
- Dean R. L., Hartley J. C., 1977a. Egg diapause in *Ephippiger cruciger* (Orthoptera: Tettigoniidae). I. The incidence, variable duration and elimination of the initial diapause // J. Exp. Biol. Vol. 66. P. 173—183.

Dean R. L., Hartley J. C., 1977a. Egg diapause in *Ephippiger cruciger* (Orthoptera: Tettigoniidae). II. The intensity and elimination of the final egg diapause // J. Exp. Biol. Vol. 66. P. 185—195.

Dean R. L., Hartley J. C., 1977b. Egg diapause in *Ephippiger cruciger* (Orthoptera: Tettigoniidae). III. Abnormal development through the final egg diapause // J. Exp. Biol. Vol. 66. P. 197—201.

Despland E., 2005. Diet breadth and anti-predator strategies in desert locusts and other orthopterans // Journal of Orthoptera Research. Vol. 14. № 2. P. 227—233.

Despland E., Simpson S. J., 2005. Food choices of solitary and gregarious locusts reflect cryptic and aposematic antipredator strategies // Animal Behaviour. Vol. 69. № 2. P. 471—479.

Dodson S. I., Cooper S. D., 1983. Trophic relationships of the freshwater jellyfish *Cruspedacusta sowerbyi* Lankester 1880 // Limnol. Oceanogr. Vol. 28. № 2. P. 345—351.

Doughty P., 2002. Coevolution of developmental plasticity and large egg size in *Crinia georgiana* tadpoles // Copeia. № 4. P. 928—937.

Doughty P., Roberts J. D., 2003. Plasticity in age and size at metamorphosis of *Crinia georgiana* tadpoles: responses to variation in food levels and deteriorating conditions during development // Austral. J. Zool. Vol. 51. P. 271—284.

Downie D. A., Granett J., Fisher J. R., 2000. Distribution and abundance of leaf galling and foliar sexual morphs of grape phylloxera (Hemiptera: Phylloxeridae) and *Vitis* species in the Central and Eastern United States // Environmental Entomology. Vol. 29. № 5. P. 979—986.

du Toit J. T., 2005. Sex differences in the foraging ecology of large mammalian herbivores // Ruckstuhl K. E., Neuhaus P. (eds.). Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes. Cambridge—New York: Cambridge University Press. P. 35—52.

Duthie C., Gibbs G., Burns K. C., 2006. Seed dispersal by weta // Science. Vol. 311. P. 1575.

Elinson R. P., 2001. Direct development: an alternative way to make a frog // Genesis. Vol. 29. P. 91—95.

Elinson R. P., del Pino E. M., 2012. Developmental diversity of amphibians // WIREs Dev Biol. Vol. 1. P. 345—369.

Elton Ch., 1927. Animal ecology. London: Sidwick & Jackson. 207 p.

Enderlein G., 1908 Biologisch-faunistische Moor- und Dünen-Studien. Ein Beitrag zur Kenntnis biosynöcischer Regionen in Westpreußen // 30. Bericht des Westpreußischen Botanisch-Zoologischen Vereins. Danzig. S. 54—238.

Ferenz H.-J., Luber K., Wieting J., 1994. Pheromones as a means of controlling migratory locusts // new trends in locust control (eds. S. Krall, H. Wilps), Eschborn: GTZ — Rossdorf: TZ-Verlagsgesellschaft. P. 81—89.

Franquinho Aguiar A. M., Karsholt O., 2006. Systematic catalogue of the entomofauna of the Madeira archipelago and Selvagens islands // Bol. Mus. Funchal. № 9. P. 5—139.

Friederichs K., 1930. Die Grundlagen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwissenschaftlichen Zoologie, insbesondere Entomologie. Erster Band: Ökologischer Teil. Berlin: P. Parey. 430 S.

Gabritschewsky E., 1924. Farbenpolymorphismus und Verbreitung mimetischer Varietäten der Fliege *Volucella bombylans* und anderer «hummelähnlicher» Zweiflügel // Zeitschr. für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 32. S. 321—353.

Gill P., 1981. The genetics of colour-patterns in the grasshopper *Chorthippus brunneus* // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 16. № 3. P. 243—259.

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 floridanum* // *Biol. Lett.* Vol. 3. P. 431—434.

González-Solís J., Croxall J. P., 2005. Differences in foraging behaviour and feeding ecology in giant petrels // Ruckstuhl K. E., Neuhaus P. (eds.). *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge—New York: Cambridge University Press. P. 92—114.

Hättenschwiler P., 1989. Genus *Scoriodyta* Meyrick, 1888, a new subfamily and description of new species and forms (Lepidoptera: Psychidae) // *New Zealand J. Zool.* Vol. 16. № 1. P. 51—63.

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

Hedrick A. V., Temeles E. J., 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests // *Trends in ecology & evolution*. Vol. 4. № 5. P. 136—138.

Hoffman E. A., Blouin M. S., 2000. A review of colour and pattern polymorphisms in anurans // *Biol. J. Linnean Soc.* Vol. 70. № 4. P. 633—665.

Holloway G., Gilbert F., Brandt A., 2002. The relationship between mimetic imperfection and phenotypic variation in insect colour patterns // *Proc. R. Soc. Lond. B.* Vol. 269. P. 411—416.

Hutchinson G. E., 1957. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* Vol. 22. P. 415—427.

Janson K., 1987. Allozyme and shell variation in two marine snails (*Littorina*, Prosobranchia) with different dispersal abilities // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 30. P. 245—256.

Jarvis J. U. M., 1981. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies // *Science*. Vol. 212. P. 571—573.

Jarvis J. U., O'Riain M. J., Bennett N. C., Sherman P. W., 1994. Mammalian eusociality: a family affair // *Trends in ecology and evolution*. Vol. 9. P. 47—51.

Jung R. E., 1992. Individual variation in fruit choice by American robins (*Turdus migratorius*) // *The Auk*. Vol. 109. № 1. P. 98—111.

Kamal S. O. O., 2006. Distribution of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskal) (Acrididae: Orthoptera) in relation to herbage quality in the Red sea coast of Sudan. A thesis submitted to the University of Khartoum in partial fulfillment of the requirement for the degree of M.Sc. (Agric). Khartoum. 80 p.

Kasugai K., 1999. Stomach contents of adult masu salmon, *Oncorhynchus masou*, migrating to the coast of the Sea of Japan along the southwestern Hokkaido, Japan // *Scientific Reports of the Hokkaido Fish Hatchery*. Vol. 53. P. 73—75.

Kathirithamby J., Ross L. D., Johnston J. S., 2003. Masquerading as self? Endoparasitic Strepsiptera (Insecta) enclose themselves in host-derived epidermal bag // *Proc. Nat. Acad. Sci. of the United States of America*. Vol. 100. № 13. P. 7655—7659.

Kirkley J. S., Gessaman J. A., 1990. Ontogeny of thermoregulation in red-tailed hawks and Swainson's hawks // *Wilson Bull.* Vol. 102. № 1. P. 71—83.

Legon N. W., Henrici A., Ainsworth A. M., Roberts P. J., Spooner B. M., Watling R., 2015. Checklist of the British & Irish Basidiomycota // *Электронная публикация*, <http://www.basid-icochecklist.info> (доступ 30.04.2015).

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

Levita B., 1970. Étude de l'homochromie chez *Oedipoda coerulescens* L. (Acridien, Orthoptère) // Bulletin Biologique de la France et de la Belgique. Vol. 104. № 2. P. 149—213.

Malual A. G., Hassanali A., Torto B., Assad Y. O. H., Njagi P. G. N., 2001. The nature of the gregarizing signal responsible for maternal transfer of phase to the offspring in the desert locust *Schistocerca gregaria* // Journal of Chemical Ecology. Vol. 27. № 7. P. 1423—1435.

Mehner T., Schultz H., Bauer D., Herbst R., Voigt H., Benndorf J., 1996. Intraguild predation and cannibalism in age-0 perch (*Perca fluviatilis*) and age-0 zander (*Stizostedion lucioperca*): interactions with zooplankton succession, prey fish availability and temperature // Ann. Zool. Fennici. Vol. 33. P. 353—361.

Mellors W. K., 1975. Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs to digestion // Ecology. Vol. 56. P. 974—980.

Moreteau B., 1975. Fonction chromatope de la pars intercerebralis chez l'acridien *Oedipoda caerulescens* // J. Insect Physiol. Vol. 21. № 7. P. 1407—1413.

Morey S. R., 1990. Microhabitat selection and predation in the Pacific treefrog, *Pseudacris regilla* // J. Herpetol. Vol. 24. № 3. P. 292—296.

Müller H., Loader S. P., Ngalason W., Howell K. M., Gower D. J., 2007. Reproduction in brevipitid frogs (Amphibia: Anura: Brevipitidae) — evidence from *Probreviceps m. macrodactylus* // Copeia. № 3. P. 726—733.

Müller H., Oommen O. v., Bartsch P., 2005. Skeletal development of the direct developing caecilian *Gegeneophis ramaswamii* (Amphibia: Gymnophiona: Caeciliidae) // Zoomorphology. Vol. 124. P. 171—188.

Nagy B., 1952. Food consumption of *Dociostaurus crucigerus brevicollis* Eversm. and *Oedipoda coerulescens* L. (Orth. Acrididae) // Acta Biologica, Academiae Scientiarum Hungaricae (Budapest). Vol. 3. № 1. P. 41—52.

Nevo D., 1996. The desert locust, *Schistocerca gregaria*, and its control in the land of Israel and the Near East in antiquity, with some reflections on its appearance in Israel in modern times // Phytoparasitica. Vol. 24. № 1. P. 7—32.

Nijhout H. F., 2003. Polymorphic mimicry in *Papilio dardanus*: mosaic dominance, big effects, and origins // Evolution & Development. Vol. 5. № 6. P. 579—592.

Olson C. R., Vleck C. M., Vleck D., 2006. Periodic cooling of bird eggs reduces embryonic growth efficiency // Physiological and Biochemical Zoology. Vol. 79. № 5. P. 927—936.

Otranto D., Traversa D., 2003. Dicrocoeliosis of ruminants: a little known fluke disease. Trends Parasitol. Vol. 19. P. 12—15.

Pearson J. T., 1998. Development of thermoregulation and posthatching growth in the altricial cockatiel *Nymphicus hollandicus* // Physiological and Biochemical Zoology. Vol. 71. № 2. P. 237—244.

Pendleton T., Pendleton D., 2008. The current status and distribution of Psychidae moths in Nottinghamshire // Электронная публикация, <http://www.eakringbirds.com/eakringbirds6/NottinghamshirePsychidae.pdf> (доступ 30.04.2015).

Pener M. P., Simpson S. J., 2009. Advances in Insect Physiology: Locust Phase Polyphenism: An Update. London—Amsterdam—Oxford—Burlington—San Diego: Elsevier. 286 p.

Persson L., Greenberg L. A., 1990. Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*)—roach (*Rutilus rutilus*) interaction // Ecology. Vol. 71. № 1. P. 44—56.

Peterson P. D., Leonard K. J., Miller J. D., Laudon R. J., Sutton T. B., 2005. Prevalence and distribution of common barberry, the alternate host of *Puccinia graminis*, in Minnesota // *Plant Disease*. Vol. 89. P. 159—163.

Pfennig D., 1990. The adaptive significance of an environmentally-cued developmental switch in an anuran tadpole // *Oecologia*. Vol. 85. № 1. P. 101—107.

Porter C. C., 2007. *Habronyx* Foerster (Hymenoptera: Ichneumonidae: Anomaloniinae) in Andean and Neantarctic South America with description of new species from Bolivia and Chile // *Insecta mundi*. Vol. 0020. P. 1—8.

Pujade-Villar J., Bellido D., Segú G., Melika G., 1999. Current state of knowledge of heterogony in Cynipidae (Hymenoptera, Cynipoidea) // *Ses. Entom. ICHN-SCL*. Vol. 11. P. 87—107.

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

Reynolds R. T., 1972. Sexual dimorphism in accipiter hawks: a new hypothesis // *Condor*. Vol. 74. № 2. P. 191—197.

Rhainds M., Davis D. R., Price P. W., 2009. Bionomics of bagworms (Lepidoptera: Psychidae) // *Ann. Rev. Entomol.* Vol. 54. P. 209—226.

Root R. B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher // *Ecological Monographs*. Vol. 37. № 4. P. 317—350.

Roughgarden J., 1972. The evolution of niche width // *Amer. Nat.* Vol. 106. P. 683—718.

Sansome F. W., La Cour L., 1935. The genetics of grasshoppers: *Chorthippus parallelus* // *Journal of Genetics*. Vol. 30. № 3. P. 415—422.

Schuchert P., 2006. The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata Part 1 // *Revue suisse de Zoologie*. Vol. 113. P. 325—410.

Selander R. K., 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds // *The Condor*. Vol. 68. № 2. P. 113—151.

Serpe F. R., Larrazábal M. E. L., Santos P. J. P., 2009. Effects of a vertebrate predator (*Poecilia reticulata*) presence on *Ceriodaphnia cornuta* (Cladocera: Crustacea) in laboratory conditions // *Acta Limnol. Bras.* Vol. 21. № 4. P. 399—408.

Shiga S., Kogawauchi S., Yasuyama K., Yamaguchi T., 1991. Flight behaviour and selective degeneration of flight muscles in the adult cricket (*Gryllus bimaculatus*) // *J. Exp. Biol.* Vol. 155. P. 661—667.

Simpson S. J., Miller G. A., 2007. Maternal effects on phase characteristics in the desert locust, *Schistocerca gregaria*: a review of current understanding // *J. Insect Physiol.* Vol. 53. № 9. P. 869—876.

Siqueira Gazal e Silva V. S., Bailez O., Viana-Bailez A. M., Tonhasca A., 2007. Effect of the size of workers of *Atta sexdens rubropilosa* on the attack behavior of *Neodohrniphora* spp. (Diptera: Phoridae) // *Sociobiology*. Vol. 50. № 1. P. 35—44.

Skinkis P., Walton V., Kaiser C., 2009. Grape phylloxera. Biology and management in the Pacific Northwest. Corvallis: Oregon State University, 2009. 23 p.

Sogge M. K., Kern M. D., Kern R., van Riper C., 1991. Growth and development of thermoregulation in nestling San Miguel island song sparrows // *The Condor*. Vol. 93. P. 773—776.

Staniland I. J., 2005. Sexual segregation in seals // Ruckstuhl K. E., Neuhaus P. (eds.). *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge—New York: Cambridge University Press. P. 53—73.

Stern D. L., Aoki S., Kurosu U., 1994. A test of geometric hypotheses for soldier investment

patterns in the gall producing tropical aphid *Cerataphis fransseni* (Homoptera, Hormaphididae) // Ins. Soc. Vol. 41. P. 457—460.

Stone G. N., Schönrogge K., Atkinson R. J., Bellido D., Pujade-Villar J., 2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae) // Annu. Rev. Entomol. Vol. 47. P. 633—668.

Suomalainen E., 1950. Parthenogenesis in animals // Advan. Genet. Vol. 3. P. 193—253.

Svanbäck R., Eklöv P., Fransson R., Holmgren K., 2008. Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities // Oikos. Vol. 117. P. 114—124.

Swanson B. O., Gibb A. C., Marks J. C., Hendrickson D. A., 2003. Trophic polymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in a cichlid, *Herichthys minckleyi* // Ecology. Vol. 84. № 6. P. 1441—1446.

Sword G. A., Simpson S. J., El Hadi O. T., Wilps H., 2000. Density-dependent aposematism in the desert locust // Proc. Biol. Sci. Vol. 267(1438). P. 63—68.

Taylor J. R. E., 1985. Ontogeny of thermoregulation and energy metabolism in pygoscelid penguin chicks // Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology. Vol. 155. № 5. P. 615—627.

Tordoff W., 1980. Selective predation of gray jays, *Perisoreus canadensis*, upon boreal chorus frogs, *Pseudacris triseriata* // Evolution. Vol. 34. № 5. P. 1004—1008.

Tordoff W., Pettus D., 1977. Temporal stability of phenotypic frequencies in *Pseudacris triseriata* (Amphibia, Anura, Hylidae) // J. of Herpetology. Vol. 11. № 2. P. 161—168.

Traveset A., Willson M. F., 1997. Effect of birds and bears on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate rainforests of Southeast Alaska // Oikos. Vol. 80. № 1. P. 89—95.

Uvarov B. P., 1921. A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytilus* Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts // Bull. Ent. Res. Vol. 12. № 2. P. 135—163.

Viitasalo S., 2007. Effects of bioturbation by three macrozoobenthic species and predation by necto-benthic mysids on cladoceran benthic eggs // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 336. P. 131—140.

Viitasalo S., Viitasalo M., 2004. Predation by mysid shrimps *Mysis mixta* and *M. relicta* on benthic eggs of *Bosmina longispina maritima* (Cladocera) in the northern Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 281. P. 155—163.

Waterkeyn A., Vanoverbeke J., van Pottelbergh N., Brendonck L., 2011. While they were sleeping: dormant egg predation by *Triops* // J. Plankton Res. Vol. 33. № 10. P. 1617—1621.

Weis-Fogh T., 1952. Fat combustion and metabolic rate of flying locusts (*Schistocerca gregaria* Forskal) // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. Vol. 237. № 640. P. 1—36.

Wente W. H., Phillips J. B., 2003. Fixed green and brown color morphs and a novel color-changing morph of the pacific tree frog *Hyla regilla* // The American Naturalist. Vol. 162. № 4. P. 461—473.

Wente W. H., Phillips J. B., 2005. Seasonal color change in a population of Pacific treefrogs (*Pseudacris regilla*) // J. Herpetol. Vol. 39. № 1. P. 161—165.

West-Eberhard M. J., 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol. 20. P. 249—278.

Williams P. A., 2006. The role of blackbirds (*Turdus merula*) in weed invasion in New Zealand // New Zealand journal of ecology. Vol. 30. № 2. P. 285—291.

Xavier J. C., Croxall J. P., 2005. Sexual differences in foraging behaviour and diets: a case study of wandering albatrosses // Ruckstuhl K. E., Neuhaus P. (eds.). Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes. Cambridge—New York: Cambridge University Press. P. 74—91.

Yen Sh.-H., Lopez-Vaamonde C., Sims I., Davis D. R., 2004. Evolution of sexual dimorphism,

host use and case architecture in bagworm moths // Электронная публикация. <http://ir.lis.nyu-su.edu.tw:8080/bitstream/987654321/35132/1/942621B110.pdf> (доступ 30.04.2015).

Yerushalmi Y., Pener M. P., 2002. Age-dependent response of adults of a homochrome grasshopper, *Oedipoda miniata*, to the dark-colour-inducing neurohormone (DCIN) of locusts // *Physiological Entomology*. Vol. 27. № 2. P. 165—169.

Zalewski A., 2007. Does size dimorphism reduce competition between sexes? The diet of male and female pine martens at local and wider geographical scales // *Acta Theriologica*. Vol. 52. № 3. P. 237—250.

TO THE FORMALIZATION OF THE ELTON'S — ODUM'S ECOLOGICAL NICHE CONCEPTION. NICHE OF THE COMPLEXLY ORGANIZED POPULATIONS

P. V. Ozerski

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

Keywords: niche; subniche; econe; polymorphism; age structure of a population.

A classification of subniches occupied by ecologically specialized specimen groups (econes) is proposed. Some regularities of the realization of niches resulting from their subniche structure are described.





Прикладная генетика и селекция

ПРОИСХОЖДЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПОРОД РЫБ, ИСПОЛЪЗУЕМЫХ В АКВАКУЛЬТУРЕ РОССИИ

В. З. Крупкин*, М. А. Гвоздев**

*ФГУП Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства, Стрельнинское шоссе, д. 4, 188514, пос. Ропша, Ломоносовский район, Ленинградская область, Россия; e-mail: fsgzr@rambler.ru

**Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия

Охарактеризованы виды и породы некоторых рыб (карпа, тиляпии, белого и пестрого толстолобиков), используемых в российской аквакультуре, приведена информация об истории выведения пород.

Ключевые слова: рыбоводство; аквакультура; карп; тиляпия; толстолобик.

Нарастающая острота продовольственной проблемы в мире (особенно по животному белку) требует более эффективной эксплуатации водных ресурсов, поскольку известны преимущества рыбы и рыбопродуктов по сравнению с мясными продуктами в отношении белка (из 100 г. белка рыбы организм человека усваивает 40 г., в то время как из говядины — 10 г). При этом мясо рыб отличается не только прекрасными вкусовыми, питательными качествами, но и лечебно-профилактическими свойствами. Свежие рыбные продукты используются в качестве лечебных, лечебно-профилактических, диетических средств, а так же для профилактики лечения болезней сердца, атеросклероза, снижения содержания холестерина в крови.

Экономические трудности, которые испытывают в настоящее время предприятия рыбной промышленности и изменившиеся условия океанического и морского промысла привели к существенному снижению потребления рыбопродуктов на душу населения в России с 21,9 кг в 1989 г. до 9 кг в 2003 г.

В сложившейся ситуации четко обозначились необходимость активного развития аквакультуры, особенно в направлении выращивания пресноводной рыбы, что диктуется экономической и потребительской необходимостью.

Аквакультура — одно из направлений развития современного животноводства. Она включает в себя охрану, воспроизводство, искусственное разведение и выращивание, а также утилизацию водных организмов с целью наиболее полного использования продукции культивируемых объектов в интересах человека. Список объектов культивирования, особенно рыб, непрерывно расширяется в связи с увеличением потребности в качественном белковом питании (Тюриков, 2002).

При планировании развития отраслей и направлений аквакультуры важнейшее значение имеет выбор объектов культивирования. Прежде всего, необходимо иметь наиболее обширную информацию о биологии вида, которая является осно-

вополагающей для разработки биотехники выращивания и содержания, состава кормов, режимов и норм кормления. Не менее важным является изучение таких хозяйственно-полезных свойств, как качество мяса, а также возможность и способы обработки и переработки, что позволяет прогнозировать спрос на потребительском рынке, уровень цен и т. д.

С середины XX века в нашей стране началось бурное развитие прудового рыбоводства, основным объектом которого является карп. Увеличение объемов производства карпа в прудовых хозяйствах происходило как в результате интенсификации рыбоводства (повышение рыбопродуктивности за счет искусственного кормления удобрениями прудов, увеличения плотности посадок), так и за счет строительства новых хозяйств.

Карп

Алтайский зеркальный. Основным видом рыб, выращиваемым в прудах и других водоемах, является карп. Для условий резко континентального климата на юге Западной Сибири создана порода алтайского зеркального карпа. Отличительными признаками породы являются сочетание высокого темпа роста с эффективным использованием кормов. Рыбы обладают также высокими репродуктивными качествами, жизнестойкостью и хорошей способностью к поиску естественного корма. Хозяйственно полезные признаки устойчиво наследуются.

Порода создана прямым массовым улучшающим отбором из отдаленных потомков галицийского зеркального карпа, после ступенчатой акклиматизации в рыбхозах Молдавии, Средней России, на Урале.

Цель современной селекционной и племенной работы с алтайским зеркальным карпом — разработка методов создания экологических внутривидовых типов с улучшенными наследственными признаками породы и повышенной раннеспелостью гонад (Коровин В.А., 1990).

Парский. Порода создана путем целенаправленной селекции гибридов карпа с амурским сазаном на повышение плодовитости. Она была начата в 1950 г. в рыбхозе «Пара» Рязанской обл. Порода имеет две внутривидовые группы: чешуйчатый карп и разбросанный карп. Чешуйчатый карп прошел 8 поколений селекции, ведется работа с IX поколением. Разбросанный карп получен путем скрещивания украинского рамчатого карпа с чешуйчатым парским карпом III поколения селекции. К настоящему времени он прошел 6 поколений отбора. Внутривидовые группы парского карпа могут использоваться для скрещивания между собой или с амурским сазаном и другими породными группами карпа. Порода предназначена для прудовых хозяйств Центрального и Черноземного районов.

Ангелинские карпы. Селекционная программа по созданию пород карпа, районированных на Северном Кавказе, была начата в Краснодарском крае на базе Ангелинского рыбхоза в 1961—1962 гг. Основной задачей селекции было повышение устойчивости карпа к заболеванию «краснухой». Основным методом селекции в работе был отбор на провокационном фоне. На племенном участке, где проводили

селекцию, не применяли лечебных препаратов против «краснухи» карпа и проводили полную выбраковку больных и переболевших рыб. В результате многолетних работ удалось создать 2 породы с повышенной резистентностью к заболеваниям.

Ангелинский зеркальный карп ведет свое происхождение от беспородных карпов с разбросанным типом чешуйного покрова, обитавших в Ангелинском рыбхозе (Краснодарский край) до начала селекционных работ. Основанием для его включения в селекционную программу было предположение о возможной стихийной селекции. Он прошел 8 поколений направленного отбора на повышение резистентности к заболеваниям. Напряженность отбора среди ангелинских зеркальных карпов была очень высокой. В отдельные годы выбраковывали до 95% больных и переболевших рыб. К шестому поколению селекции ангелинский зеркальный карп из разряда восприимчивых форм перешел в разряд устойчивых к заболеваниям.

Включена в Госреестр в 1998 г. Охраняется патентом на селекционное достижение. По данным оригинатора, покров рыбы чешуйчатый, разбросанный. Масса рыбы 608 г, длина 27,7 см. Рабочая плодовитость 600—650 тыс. шт. икринок. Количество икринок в 1 г 720 шт. Диаметр икринки 1,45 мм. Выход заводских личинок 285 тыс. шт. на самку.

Ангелинский чешуйчатый карп ведет свое происхождение от гибридов, полученных путем скрещивания самок украинского рамчатого карпа с самцами ропшинского чешуйчатого карпа. Украинско-ропшинские гибриды, впоследствии получившие название ангелинский чешуйчатый карп, благодаря своему гибридному происхождению, обнаруживали явный гетерозис по темпу роста в первом и втором поколениях, но восприимчивость этих рыб к заболеваниям была достаточно велика. Напряженность отбора на повышение устойчивости к «краснухе» с 1-го по 4-е поколения была очень высокой. В среднем за одно поколение она составляла 15%. Именно в этот период селекции произошел существенный сдвиг в резистентности.

Включена в Госреестр в 1998 г. Охраняется патентом на селекционное достижение. По данным оригинатора, покров рыбы чешуйчатый, сплошной. Масса рыбы 687 г, длина 29,1 см. Рабочая плодовитость 650—670 тыс. шт. икринок. Количество икринок в 1 г 700 шт., диаметр икринки 1,51 мм. Выход заводских личинок 279 тыс. шт. на самку.

Ропшинский. Теплолюбивость карпа долгое время мешала его продвижению в северо-западные и северные районы страны. Перед исследователями возникла задача выведения новых, более холодоустойчивых, и вместе с тем достаточно продуктивных пород карпа. Известно, что по зимостойкости среди различных рас сазана и культурного карпа первое место занимает амурский сазан. Поэтому важнейшим и наиболее быстрым способом повышения зимостойкости карпа было признано скрещивание галицийского карпа с амурским сазаном с целью выведения породы, соединяющей в себе лучшие особенности родительских форм (Голод, 2001).

Порода была создана путем скрещивания в 1947 году галицийского зеркально-

го карпа с амурским сазаном и последующей направленной селекцией гибридов на протяжении 8 поколений. Во 2-м поколении было осуществлено возвратное скрещивание на амурского сазана, к 4-му поколению сформирована внутривидовая структура, включающая отводки с различной долей наследственности амурского сазана. При скрещивании производителей из разных отводок у потомства проявляется эффект гетерозиса по скорости роста и выживаемости, поэтому для промышленных хозяйств рекомендовано использовать для товарного выращивания межотводочные помеси.

Возвратные гибриды, которые были получены в результате скрещиваний с амурским сазаном, оказались чешуйчатыми. Их отличали повышенная зимостойчивость и жизнестойкость молоди, хороший рост на первом году жизни, но его замедление на втором и третьем году, а также прогонистое, широкое тело.

Потомство от реципрокных скрещиваний рыб 2-го поколения с курскими карпами получило название «межлинейных гибридов». У этих гибридов доля наследственности сазана не может быть определена точно из-за неконтролируемого размножения в течении ряда лет курских карпов. Приблизительно ее можно принять равной 60—65%.

При создании породы были использованы следующие методы селекции:

- скрещивания между отводками и внутри отводок, с умеренным инбридингом;
- массовый отбор большой интенсивности среди сеголеток и двухлеток по темпу роста и, от части, по экстерьеру;
- проверка производителей на расщепление по гену 8 и выбор гомозиготных (88) особей;
- оценка производителей по потомству;
- массовое и индивидуальное мечение всего племенного материала.

Высокая ценность породы подтверждена масштабами ее выращивания в 70-е—80-е годы в рыбоводных хозяйствах Ленинградской, Псковской и Новгородской областей.

Включена в Госреестр в 1999 г. По данным оригинатора, покров рыбы сплошной, чешуйчатый. Тело прогонистое. Голова большая, костяк облегченный. Рыба приспособлена к размножению и росту в условиях продолжительной зимовки и прохладного короткого лета. Выживаемость молоди высокая. Отличается устойчивостью к дефициту кислорода и резкому перепаду температуры. Устойчива к краснухе, воспалению плавательного пузыря и паразитарным заболеваниям.

Ставропольская. Выведена путем воспроизводительного скрещивания самок местного чешуйчатого карпа с самцами Татайской породы и последующим отбором по массе тела и экстерьеру. Включена в Госреестр в 2002 г. Оригинатор — СПК Племенной завод «Ставропольский».

По данным оригинатора, тело рыбы относительно короткое, высокое. Голова средней величины. Покров сплошной, чешуйчатый. Масса взрослой рыбы более 6 кг. Производители рано достигают половой зрелости (самцы — в 2, самки — в 3 г.).

Рабочая плодовитость самок при заводском способе воспроизводства составляет в среднем 700—1000 тыс. шт. икринок. Выход товарной продукции 20—25 ц/га от одной самки. Самки, идущие по 4-му—5-му нересту, способны давать до 1,5 млн. личинок. Выход продукции на одну самку колеблется от 45 до 60 т. Мясо нежирное, диетическое. Рыба приспособлена к интенсивной технологии выращивания.

Черепетские карпы. Многие имеющиеся в нашей стране и за рубежом стада карпа прошли длительную селекцию и хорошо приспособлены к жизни в прудовых условиях. Индустриальные же методы разведения принципиально отличаются от прудовых и предъявляют организму карпа особые требования. В условиях индустриального тепловодного хозяйства жизненное пространство рыб чрезвычайно ограничено, а питание осуществляется исключительно искусственным кормом. В процессе адаптации к таким условиям погибает около 50% прудового посадочного материала.

При селекции черепетского карпа (заявитель — ФГУП ФСГЦР) применялся весь спектр известных рыбоводных и селекционных мероприятий. Они были направлены на повышение продуктивности племенного стада и поддержание главных особенностей генетической структуры исходных форм для закрепления эффекта гетерозиса при межпородных скрещиваниях. Для племенных скрещиваний подбирали лучших производителей с четко выраженными половыми признаками, показатели роста и экстерьера которые отвечали самым высоким селекционным стандартам.

Черепетский чешуйчатый. Исходное стадо карпа было сформировано из прудовых сеголетков или годовиков, завезенных в садки из различных районов Тульской области. Они происходили от галицийского карпа и амурского сазана, и были представлены чешуйчатыми, разбросанными зеркальными и линейными зеркальными карпами. К племенному воспроизводству допускались лишь производители с чешуйчатым типом чешуйного покрова. Судя по умеренно прогонистой вальковатой форме тела и высокой генетической гетерогенности, черепетские чешуйчатые карпы несут до 60—70% примеси крови амурского сазана.

Включена в Госреестр в 2000 г. Охраняется патентом на селекционное достижение.

Черепетский рамчатый. Происходит от немецких лаузицких карпов, завезенных из ГДР. Они имели разбросанный чешуйный покров в виде «рамки» из крупных гиперморфизированных чешуи по краям тела. Судя по достаточно высокоспинной форме тела, чешуйному покрову и практически моногенной структуре по локусу трансферрина они, в свою очередь, берут начало от типично «культурных» галицийских зеркальных карпов.

Производители черепетского карпа способны неоднократно созреть в течение одного вегетационного сезона и давать качественное потомство в достаточных для потребностей промышленности количествах. Они хорошо отвечают на гипофизарные инъекции, а по качеству икры самки черепетского карпа не уступают прудовым. Процент развивающихся эмбрионов (основной показатель качества икры) со-

ставляет не менее 70—80%, а выход «деловых личинок» — от 350 до 550 тыс. шт. на самку, превышая у отдельных экземпляров миллион штук.

Включена в Госреестр в 2000 г. Охраняется патентом на селекционное достижение (Кирпичников и др., 1972).

Дальнейшая работа с черепетским карпом включает создание породы Черепетский зеркальный карп, изучение межпородной сочетаемости и регистрацию кроссов пород как селекционных достижений.

Тияпия

Тимирязевская. Порода выведена путем комбинированного отбора, включающего оценку отдельных семейств, массового отбора в пределах лучших семейств и про верки производителей по качеству потомства. Включена в Госреестр в 2002 г. Оригинатор — Новолипецкий металлургический завод.

По данным оригинатора, окраска тела рыбы серая и светлосерая, с вертикальными полосами. Голова и хвостовой плавник розовые. Спинной плавник серый, с белыми пятнами. От исходной формы новая порода достоверно отличается более высокими показателями индексов упитанности и обхвата, характеризующих мясные качества рыбы. Хорошо растет и размножается как в пресной, так и в соленой воде. Устойчива к дефициту кислорода, низким и высоким концентрациям водородных ионов. Рыба всеядная. В естественных водоемах основной пищей является фито-, и зоопланктон. Раннее половое созревание (5—6 мес.), круглогодичное размножение, забота о потомстве (инкубация икры в ротовой полости и охрана личинок в первые дни после вылупления) обеспечивают возможность регулярного получения молоди и полициклического производства товарной рыбы. Относительно небольшая плодовитость (1500—2000 шт.) икринок компенсируется высокой жизнеспособностью на всех этапах выращивания. Мясо рыбы диетическое, нежирное, отсутствуют межмышечные кости. Масса 280—300 г., рыбопродукция 130—140 кг с 1 м².

Белый толстолобик

Происходит от соответствующей одомашненной формы. Основное направление селекции — приспособление объекта к заводскому воспроизводству. Прошел 5 поколений селекции. Отличается повышенной плодовитостью и выходом «деловых» личинок.

Является отцовской формой для получения промышленного межродового гибрида ПБТ 63 с толстолобиком пестрым. Для снижения инбредной депрессии в каждом поколении получали несколько генераций и применяли разновозрастной подбор самок и самцов при закладке каждой генерации. Включена в Госреестр в 2000 г. Оригинатор — ФГУП «Рыбплемхоз Горячий ключ», Специализированный рыборазводный завод растительных рыб.

По данным оригинатора, тело рыбы серебристо-белое, со спины темное. Голова маленькая. Киль от межжаберной перегородки до анального отверстия. Груд-

ные плавники не достигают основания брюшных плавников. Жаберные тычинки с поперечными перегородками. Производители отличаются более ранним и дружным половым созреванием (самцы в возрасте 4 лет, самки — 5). Рабочая плодовитость 850 тыс. шт. личинок. Растет быстро. Большое количество съедобных частей. Легко травмируется при обловах. Питаются рыбы исключительно фитопланктоном.

Пестрый толстолобик

Происходит от одомашненной формы пестрого толстолобика. Задачи и методы селекции аналогичны породе БТ. Прошел 4 поколения селекции.

Является материнской формой для получения промышленного межродового гибрида. Для снижения инбредной депрессии в каждом поколении получали несколько генераций и применяли разновозрастной подбор самок и самцов при закладке каждой генерации. Включена в Госреестр в 2000 г. Оригинатор — ФГУП «Рыбплемхоз Горячий ключ», Специализированный рыборазводный завод растительноядных рыб.

По данным оригинатора, тело рыбы серое с черными пятнами неправильной формы. Голова большая. Киль от брюшных плавников до анального отверстия. Грудные плавники заходят за основание брюшных плавников. Жаберные тычинки без поперечных перегородок. Производители отличаются более ранним и дружным половым созреванием (самцы в возрасте 5 лет, самки — 6). Рабочая плодовитость 1200 тыс. шт. личинок. Отличительная особенность — питание зоопланктоном. Растет быстрее толстолобика белого. Вынослив, устойчив к технологическим воздействиям (Конрадт, Сахаров, 1966).

ЛИТЕРАТУРА

- Голод В. М., 2001. Ропшинский карп // Выведение новых пород рыб. Ропша. С. 6—23.
- Конрадт А. Г., Сахаров А. М., 1966. Заводской способ получения личинок промысловых рыб // Известия ГосНИИОРХ. Т. 61. С. 193—208.
- Тюриков В. М., 2002. Новые породы рыб, допущенные к использованию в России // Генетика, селекция и воспроизводство рыб. I Всеросс. Конференция. СПб. С. 13—17.

ORIGIN OF THE PLANT-EATING FISH BREEDS USING IN THE AQUACULTURE OF RUSSIA

V. Z. Krupkin[†], M. A. Gvozdev^{}**

[†]*FSUE Federal Selection and Genetics Centre of Pisciculture, Strel'ninskoye shosse, 4, 188514, p. Ropsha, Lomonosovskii district, Leningrad oblast, Russia; e-mail: fsgzr@rambler.ru*

^{**}*Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia*

Keywords: pisciculture; aquaculture; carp; tilapia; silver carp; bighead carp.

Species and breeds of some fishes (carp, tilapia, silver carp, bighead carp) using in Russian aquaculture are characterized. Information about the history of their breeding is given.

СПЕЦИФИКА НАСЛЕДОВАНИЯ ВЕЛИЧИНЫ УДОЯ, СОДЕРЖАНИЯ ЖИРА И БЕЛКА В МОЛОКЕ У КОРОВ *BOS TAURUS* В УСЛОВИЯХ ДВУХ ХОЗЯЙСТВ

К. К. Каримов

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: mk4604@yandex.ru

Анализируя небольшой материал по величине удоя, содержания жира и белка в молоке коров линий Аннес Адема и Рикус, сравнивая их в двух разных условиях, удалось выяснить, какими путями селекционерам удалось повысить продуктивность коров в двух линиях до 6200 и 5900 кг. В 80-е годы прошлого века эти результаты считались очень высокими. Жирность молока 3,7—3,9% и содержание белка 3,4—3,5% также были максимальными показателями для племенных коров того времени. В наследовании этих признаков действие генетических факторов было неоднозначным. По удою аддитивные факторы консолидированы по отношению к факторам среды, по двум остальным признакам в дальнейшем необходимо применение отбора по единой селекционной программе.

Ключевые слова: крупный рогатый скот; молоко; наследование; чистые линии.

Количественные признаки, к которым, в частности, относятся величина удоя, содержание жира и белка в молоке у самок любых видов млекопитающих, в том числе крупного рогатого скота, контролируется неопределенным множеством аддитивно действующих полигенных факторов. Они действуют одинаково, но по отдельности каждый из них вносит незначительный вклад в развитие признака (Дубинин, 1986; Рокицкий, 1961). В результате этого характерные для качественных признаков четкие различия между фенотипами исчезают. Генотипы особей при альтернативном наследовании признаков записывают как *AA*, *aa*, *Aa*, *AABB*, *aabb*, *AaBb* *AABb*, *AaBb* и т. д. Какие гены контролируют фенотипы животных, определяется путем подсчета числа особей с рецессивными и доминантными генами. Выясняют их соотношения и решают, что следует ожидать во втором и третьем поколениях. Все это возможно пока генотип определяется ограниченным числом генов — от 1 до 5 пар аллелей.

Наследование количественных признаков изучают, исходя из предположения о биномиальном распределении вариант, аппроксимируемом нормальным законом (Фалконер, 1985). При этом применяют методы биометрии (Никоро и др., 1968). Здесь важно знать, где располагается значение изучаемого признака у данной особи на кривой нормального распределения и как сильно отклоняется его величина признака от среднеарифметической (X_{cp}) в сторону увеличения. Величина среднеарифметической в этом случае определяется действием суммы генов всех особей и их взаимодействием с факторами внешней среды. Изменение значения признака в большую или меньшую сторону измеряют с помощью стандартного (среднеквадратического) отклонения:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_i - x_{cp})^2}{n-1}}$$

Если этот показатель у некоторой части животных больше чем на 2σ , то они, как правило, образуют селекционную группу. В зависимости от величины коэффициента наследуемости признака $h^2 = \sigma_i^2 / \sigma_v^2$ (σ_i^2 — частная дисперсия, σ_v^2 — общая дисперсия) применяется индивидуальный или массовый отбор. При изучении наследования количественных признаков используются и другие статистические параметры, в частности, ошибка среднеарифметической $\pm m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, число вариант n , величина признака x и др.

В наследовании количественного признака решающим фактором является взаимодействие генотип—среда. Это отношение отражает одно из важнейших биологических свойств живых организмов — обмен веществ. А. С. Всяких (1982) считает, что, создавая оптимальные условия, которые позволяют полнее удовлетворять генетически обусловленные потребности в питательных веществах, селекционеры создали множество высокопродуктивных пород животных, сортов культурных растений и штаммов микроорганизмов.

Тема нашей работы определялась, исходя из современных тенденций изменения темпов роста производства коровьего молока. Как указывает О. С. Никонорова (2013), период с 1990 по 1995 год характеризовался обвальным падением производства молока.

По федеральным округам снижение производства молока отражено в статистике (milknet.ru, 2013): «Следом за сокращением поголовья коров снизился и надой молока. Так, суммарно с января по июнь 2013 года в хозяйствах всех категорий было произведено 15 млн. 251 тыс. тонн молока, что на 4% ниже показателя за аналогичный период прошлого года. Более 67% приходится на следующие три округа: Приволжский ФО — 32% или 4,9 млн. тонн молока, что на 4% ниже прошлогоднего показателя; Центральный ФО — 19% или 2,9 млн. тонн, что на 5% ниже; Сибирский ФО — 16% или 2,5 млн. тонн, что на 7% ниже уровня прошлого года. Также снизилось производство в хозяйствах всех категорий Южного ФО — на 3% до 1,6 млн. тонн, Уральского ФО — на 3% до 1,0 млн. тонн, и Северо-Западного ФО — на 6% до 850 тыс. тонн. Незначительный рост надоя отмечен в Северо-Кавказском ФО и Дальневосточном ФО — на 0,1% (до 1,3 млн. тонн) и 0,2% (250 тыс. тонн) по сравнению с показателем прошлого года». Ленинградская область не оказалась исключением из общей тенденции падения молочных «берегов». Еще в 2010 г. губернатор области В. Сердюков заявлял, что животноводческие предприятия Ленинградской области должны до конца года сократить темпы забоя крупного рогатого скота для увеличения валового производства молока (Губернатор Ленобласти призвал..., 2010).

Исходные данные для анализа взяли из Госплемкниги, изданной в 1987 г (т. 72), по черно-пестрой породе. По принципу аналогов создали по две группы коров, принадлежащих двум линиям, Аннес Адема и Рикуса. Они параллельно лактировали в госплемзаводах «Петровский» (Московская область) и «Лесное» (Ленинградская область). Коровы были одного возраста и имели примерно одинаковую живую массу. Показатели удоя, содержания жира и белка в молоке относятся к данным третьей лактации. Эти коровы родились и были выращены в тех же хозяйствах. На условия их кормления и содержания накладывались природно-климатические различия между Московской и Ленинградской областями. Расстояние между двумя хозяйствами составляет примерно 700 км.

Объектом исследования было наследование удоя, содержания жира и белка в молоке у коров двух указанных линий в хозяйствах Московской и Ленинградской областей. Материалы выборки и результаты их статистической обработки представлены в табл. 1.

Таблица 1. Характеристика продуктивности коров линий Аннес Адема и Рикус в хозяйствах Московской и Ленинградской областей

Хозяйства	Линии	Поголовье, гол.	Удой, кг ($\pm\sigma$)	Содерж. жира, % ($\pm\sigma$)	Содерж. белка, % ($\pm\sigma$)
Петровский	АА*	30	6226 \pm 227,7	3,99 \pm 0,040	3,40 \pm 0,040
Лесное	АА	20	6216 \pm 264,4	3,76 \pm 0,019	3,55 \pm 0,042
Петровский	Рик**	18	5943 \pm 240,1	3,95 \pm 0,045	3,42 \pm 0,033
Лесное	Рик	20	5955 \pm 198,6	3,76 \pm 0,035	3,54 \pm 0,035

*АА — коровы линии Аннес Адема; **Рик — коровы линии Рикуса.

Вопрос, в какой степени предки-основатели линии оказывают консервативное влияние на наследование количественных признаков у потомства, — это то, что решает поставленную задачу в анализе наследования обсуждаемых количественных признаков. Из них первый признак наиболее изменчив, и его величина в большей степени зависит от факторов внешней среды, таких, как кормление, содержание и уход за животными. В этом случае наследственное разнообразие играет меньшую роль в определении величины признака, чем факторы среды. Поэтому этот признак рассматривается как низко наследуемый: коэффициент его наследуемости варьирует в пределах от 0,11 до 0,23.

Представленный в табл. 1 материал свидетельствует, что различия по удою между хозяйствами внутри каждой из линий невелики (10—12 кг). При этом обращают на себя внимание коровы линии Аннес Адема, которые в обоих хозяйствах имеют почти одинаковое превосходство по показателям удоя над коровами линии Рикус (у коров линии Аннес Адема удой составляет 6226—6216 кг, у коров

линии Рикуса — 5943—5955 кг). Разница в удое 283—271 кг в пользу коров Аннес Адема статистически достоверна.

Таким образом, животные обеих линий проявляют совершенно сходную реакцию генотипа на факторы среды, или же, может быть, эти условия практически не различаются. Тем не менее, следует подчеркнуть, что разная величина среднего удоя у коров в одной и другой линии — это результат индивидуального отбора генотипов в течение многих поколений в аналогичных условиях лактации. Иначе говоря, аддитивные факторы удоя — это конкретные аллели, формировавшие нормы реакции генотипов к условиям ГПЗ Петровский и Лесное.

Что касается содержания жира и белка в молоке у тех же коров, то в наследовании признаков обнаруживаются совершенно своеобразные результаты. Например, у коров линии Аннес Адема содержание жира снижается на 0,23% в Лесном (разница высоко достоверна) по сравнению со сверстницами в Петровском, а содержание белка, наоборот, увеличивается в Лесном на 0,15% (разница достоверна). У коров линии Рикус содержание жира в молоке выше на 0,19% по сравнению с коровами в Лесном (разница достоверна), а содержание белка в молоке ниже на 0,12% (разница достоверна). Такой результат указывает на то, что признаки ведут себя относительно независимо друг от друга и от факторов среды. Может быть, это является результатом разного отношения к ним в селекции животных. В недалеком прошлом главной задачей селекции было достижение максимально высокого результата по удою, без учёта содержания в молоке жира и белка. Содержание белка обязательно стали учитывать относительно недавно. В основном, надеялись на тот факт, что между содержанием жира и белка существует положительная корреляция (хотя не очень высокая). Возможно, последствием такого отношения к содержанию жира и белка в молоке стало, с одной стороны, отсутствие четкой консолидации генотипов по ним в указанных хозяйствах. С другой стороны, поскольку величины содержания жира и белка в молоке являются средне наследуемыми признаками, то элементарный отбор по ним за относительно небольшой срок дал бы положительные результаты в увеличении генетического единообразия животных. При этом средние величины содержания жира и белка у коров обеих линий можно считать вполне удовлетворительными для этой породы в 80-е годы XX века.

ЛИТЕРАТУРА

- Всяких А. С., 1982. Генетика и продуктивность молочного скотоводства М.: Знание. С. 33—43.
- Государственная племенная книга крупного рогатого скота черно-пестрой породы, 1987. Т. 72. М.: Росселхозиздат. 762 с.
- Губернатор Ленобласти призвал сократить темпы забоя коров ради роста надоев, 2010. Электронная публикация, <http://www.regnum.ru/news/economy/1350095.html> (доступ 01.05.2015).
- Дубинин Н. П., 1986. Новое в современной генетике. М.: Наука. 222 с.
- Никонорова О.С., 2013. Специфика функционирования и проблемы российского рынка

молока и молочной продукции // Интернет-журнал «Экономические исследования». № 2 (13). <http://www.erce.ru/internet-magazine/magazine/34/529/> (доступ 01.05.2015).

Никоро З. С., Стакан Г. А., Харитоновна З. Н., Васильева Л. А., Гинзбург Э. Х., Решетникова Н. Ф., 1968. Теоретические основы селекции животных. М.: Колос. 439 с.

Поголовье коров сократилось — производство молока падает, 2013. Электронная публикация, <http://milknet.ru/blog/pogolove-korov-sokratilos-proizvodstvo-moloka-padaet-234> (доступ 01.05.2015).

Рокицкий П. Ф., 1961. Основы вариационной статистики для биологов. Минск: Изд-во БГУ. 223 с.

Фалконер Д. С., 1985. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат. 486 с.

SPECIFICS OF INHERITANCE OF MILK YIELD, FAT AND PROTEIN CONTENT OF MILK IN COWS, *BOS TAURUS* IN THE TWO FARMS

K. K. Karimov

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: mk4604@yandex.ru

Keywords: cattle; milk; inheritance; pure-breds.

Analysing a little data of milk yield, fat and protein content in the milk of cows of two pure-breds, Annes Adema and Rikus, and comparing them under two different conditions, we revealed the ways used by selectionists for the increasing of cows productivity in two pure-breds to 6200 and 5900 kg.

УДК 575.11+577.218+616.892.3+616.8-056.76+616-009.2

НЕЙРОДЕГЕНЕРАТИВНЫЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ: ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ МЕХАНИЗМОВ

Е. А. Никитина

Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, наб. Макарова, д. 6, 199034, Санкт-Петербург, Россия;

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: 21074@mail.ru

Нейродегенеративные заболевания (НДЗ), как, например, болезни Альцгеймера (БА), Паркинсона (БП), Хантингтона (БХ), сопровождающиеся когнитивными нарушениями, т. е. постепенной потерей памяти (деменцией), характеризуются поздним наступлением, неослабевающим прогрессированием, и, в конечном итоге, летальным исходом. Три основных диагностических симптома БА, БП и БХ — это дефекты памяти, моторные нарушения и амилоидные включения. НДЗ — многофакторные нарушения. НДЗ характеризуются измененным содержанием промежуточных продуктов кинуренинового пути. Соотношение между кинуреновой кислотой (эндогенным ингибитором NMDA-рецептора) и 3-гидроксикинуренином (3-

НОК) (генератором оксидативного стресса) критично для выживаемости нейронов. НДЗ различной этиологии характеризуются общим свойством — наличием в мозге амилоидных включений. Возросшее внимание нейробиологов к сигнальному каскаду ремоделирования актина, объединение различных НДЗ под названием «кофилинопатии» указывают на широкий спектр внутренних адаптивных процессов, имеющих отношение к этому каскаду. Было показано, что дерегуляция специфичных микроРНК сопутствует некоторым нарушениям. Поскольку одна и та же микроРНК может изменять экспрессию сотен генов-мишеней, НДЗ могут рассматриваться как нарушение РНК.

Ключевые слова: нейродегенеративные заболевания; болезнь Альцгеймера; болезнь Паркинсона

Проблема продолжительности жизни, особенностей медицинской помощи населению пожилого и старческого возраста становится все актуальнее в большинстве стран мира, в том числе и в России. С увеличением продолжительности жизни нейродегенеративные заболевания (НДЗ) выходят в развитых странах на ведущее место.

Классификация нейродегенеративных заболеваний. В последние годы благодаря достижениям молекулярной биологии и генетики учение о НДЗ переживает свой второй «золотой век». Первый пришелся на начало XX столетия, когда с помощью микроскопического исследования мозга была разработана классификация дегенеративных заболеваний ЦНС на основе клинико-патологических критериев, сохранившая свое значение и поныне (Armstrong, 2012).

Согласно клинической классификации дегенеративные заболевания нервной системы можно подразделить на:

I. Расстройства, характеризующиеся прогрессирующей деменцией, при отсутствии других выраженных неврологических симптомов:

- А. Болезнь Альцгеймера;
- Б. Сенильная деменция альцгеймеровского типа;
- В. Болезнь Пика (лобарная атрофия);

II. Синдромы прогрессирующей деменции, сочетающейся с другими выраженными неврологическими нарушениями:

А. Проявляющиеся во взрослом возрасте:

- 1. Болезнь Хантингтона;
- 2. Множественная системная атрофия, сочетание деменции с атаксией и (или) проявлениями болезни Паркинсона;

3. Прогрессирующий супрануклеарный паралич (синдром Стила—Ричардсона—Ольшевского);

Б. Преимущественно детского и молодого взрослого возраста:

- 1. Болезнь Галлервордена—Шпатца;
- 2. Прогрессирующая семейная миоклонус-эпилепсия;

III. Синдромы, сопровождающиеся постепенным развитием нарушений позы и движений:

- А. Дрожательный паралич (болезнь Паркинсона);
 - Б. Стрионигральная дегенерация;
 - В. Прогрессирующий супрануклеарный паралич;
 - Г. Торсионная дистония (торсионный спазм, деформирующая мышечная дистония);
 - Д. Спастическая кривошея и другие органические дискинезии;
 - Е. Семейный тремор, синдром Жилль де ла Туретта;
 - IV. Синдромы, сопровождающиеся прогрессирующей атаксией:
 - А. мозжечковые дегенерации:
 1. мозжечковая кортикальная дегенерация;
 2. Оливопонтоцеребеллярная атрофия (ОПЦА);
 - Б. Спинаocerebellарные дегенерации (атаксия Фридрейха и сходные расстройства);
 - В. Синдром центральной недостаточности вегетативной нервной системы (синдром Шая—Дрейджера);
 - VI. Синдромы мышечной слабости и атрофий без нарушений чувствительности (болезни двигательного нейрона):
 - А. Боковой амиотрофический склероз;
 - Б. Спинальные амиотрофии:
 1. Семейная спинальная амиотрофия детского возраста (болезнь Верднига—Гоффманна);
 2. Юношеская спинальная амиотрофия (болезнь Вольфарта—Кугельберга—Веландер);
 3. Другие формы семейных спинальных амиотрофий;
 - В. Первичный боковой склероз;
 - Г. Наследственная спастическая параплегия;
 - VII. Синдромы сочетания мышечной слабости и атрофий с расстройствами чувствительности (прогрессирующие невральные амиотрофии, хронические семейные полиневропатии):
 - А. Перонеальная амиотрофия (Шарко—Мари—Тута);
 - Б. Гипертрофическая интерстициальная полиневропатия (Дежерина—Сотта гипертрофический неврит);
 - В. Различные формы хронической прогрессирующей невропатии (Внутренние болезни..., 1992—1997).
- Общая характеристика нейродегенеративных заболеваний.** Термином «нейродегенеративные заболевания» определяется большая группа заболеваний, для которых характерна медленно прогрессирующая гибель определенных групп нервных клеток и постепенно нарастающая атрофия соответствующих отделов головного и (или) спинного мозга, сопровождающиеся когнитивными нарушениями — прогрессивная потеря памяти (деменция), характеризующаяся поздним проявлением, прогрессирующим течением и приводящая к смерти.
- Факторы возникновения НДЗ обсуждаются более 150 лет, но, поскольку семей-

ные случаи патологии единичны, генетике поначалу отводилось скромное место. Однако в последнее время выяснилось, что ее роль гораздо шире. Свидетельство тому — во-первых, близнецовый метод исследования, позволивший установить, что в монозиготной близнецовой паре заболевание практически всегда развивается у обоих близнецов, хотя разница в манифестации может составить 5 лет и более, а вот у дизиготных такой четкой зависимости нет. Метод позитронной эмиссионной томографии (ПЭТ) показал, что различие в конкордантности по НДЗ среди монозиготных близнецов по сравнению с дизиготными очень велико — на порядок, что напрямую подтверждает роль генетических факторов в этиологии заболевания.

Общим признаком всех НДЗ, при исследовании компьютерной (КТ) и магнитно-резонансной (МРТ) томографии, является суммарная и (или) регионарная атрофия вещества головного мозга, в отличие от выраженного поражения белого вещества в перивентрикулярных зонах, что более характерно для дисциркуляторной энцефалопатии (Пономарев, 2005).

Рассмотрим некоторые НДЗ подробнее.

Болезнь Альцгеймера. Болезнь Альцгеймера (БА) — деменция, относящаяся к первичнодегенеративным заболеваниям с медленным прогрессирующим снижением познавательных функций, в первую очередь расстройством памяти, поведения и полной деградацией личности, что в итоге приводит к смерти. БА является наиболее частой причиной деменции в пожилом и старческом возрасте (Nelson et al., 2012).

В настоящее время в качестве ключевого момента в развитии БА рассматривается внеклеточное отложение белка β -амилоида. Белок-предшественник β -амилоида (amyloid precursor protein, APP) — трансмембранный белок, играющий важную роль в росте нейрона, его выживании и восстановлении после повреждений. При БА APP подвергается протеолизу — разделяется на пептиды под воздействием ферментов. β -амилоидные нити, образованные одним из пептидов, слипаются в межклеточном пространстве в плотные образования — сенильные бляшки (Tiraboschi et al., 2004). БА относят также к таупатиям — болезням, связанным с ненормальной агрегацией тау-белка (рис. 1). При БА тау-белок подвергается избыточному фосфорилированию, из-за чего нити белка начинают связываться друг с другом, слипаться в нейрофибриллярные клубки и разрушать транспортную систему нейрона (Hernández, Avila, 2007).

БА обусловлена мутациями в нескольких генах, в связи с этим выделяют несколько форм заболевания. Мутационным изменениям подвергаются: ген белка-предшественника амилоида (APP, 21 хромосома), гены пресенилина-1 (PS I, 14 хромосома) и пресенилина-2 (PS II, 1 хромосома), а также аллель E4 гена аполипопротеина E (APOE, 19 хромосома) (Tanzi, 2013).

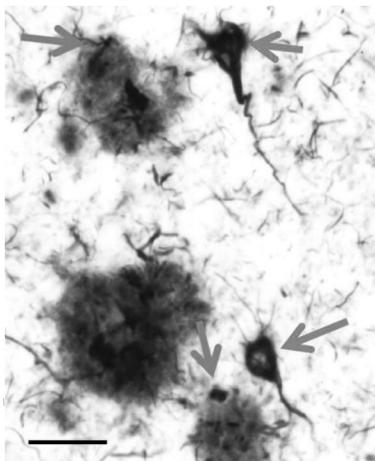


Рис. 1. Микрофотография участка неокортекса при болезни Альцгеймера. β -амилоид (A β) — темно-серый, тау белок — черный (по: Nelson et al., 2012).

В первую очередь при БА страдают кора височной, теменной и лобной долей. В последующем, в процесс вовлекаются глубинные структуры головного мозга, ответственные за осуществление связей между корой и другими отделами центральной и периферической нервной системы (Matsuda, 2013).

Болезнь (хорея) Хантингтона. Болезнь Хантингтона (БХ) — аутомно-доминантное нейродегенеративное заболевание. У пациентов развивается хорея и психиатрические нарушения, в общем случае включающие потерю эмоционального контроля и сильную раздражительность. Хорея (от греч. «choreia» — «пляска») — форма гиперкинеза, которая характеризуется быстрыми нерегулируемыми движениями, возникающими в различных группах мышц (Roos, 2012). БХ является результатом дегенерации нейронов стриатума (хвостатого ядра и путамена, Стри) переднего мозга, что ведет к потере основного нервного компонента нервной сети мозга, контролирующей движения. В 1983 году была установлена локализация гена БХ в 4 хромосоме, а спустя 10 лет был идентифицирован ген *interesting transcript 15 (IT15)*, кодирующий белок htt (huntingtin, хантингтин). Существует несколько теорий относительно механизма действия мутантного белка хантингтина (mhtt): 1) mhtt может взаимодействовать с метаболитными (GluR) или ионотропными глутаматергическими (NMDA) рецепторами и изменять их функционирование; 2) mhtt может связываться с компонентами, участвующими в клеточном транспорте, и приводить к нарушениям везикулярного транспорта или экзоцитоза. Кроме того, он может проникать в ядро и образовывать агрегаты (Sari, 2011). Модель патогенеза БХ представлена на рис. 2.

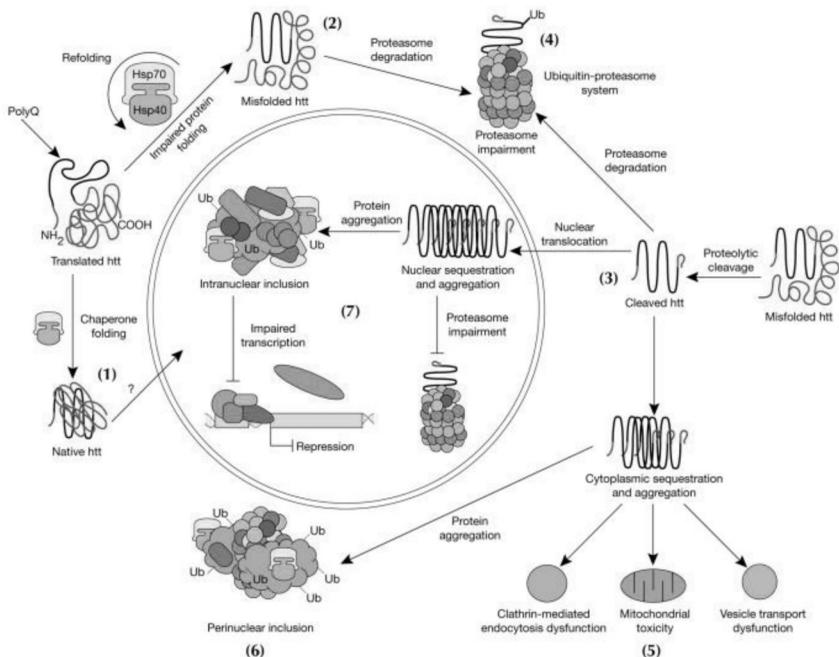


Рис. 2. Модель патогенеза БХ. БТШ70 и БТШ40 обеспечивают укладку htt, транспортирующегося в ядро и участвующего в регуляции транскрипции (1). При БХ происходят нарушения конформации htt, накапливающегося в цитоплазме (2) или подвергающегося протеолизу (3). В цитоплазме мутантный htt может нарушать работу убиквитин-протеасомной системы (4) и активировать работу проапоптотических белков (5). Для защиты от повреждений клетка накапливает токсичные фрагменты в цитоплазматических агрегатах (6). Мутантный htt может перемещаться в ядро и образовывать ядерные включения, нарушающие транскрипцию (7) (по: Landles, Bates, 2004).

Первый экзон гена IT15 содержит высокополиморфную область CAG-повторов, кодирующих аминокислоту глутамин. В норме регистрируется менее 26 повторов, наличие 27—35 повторов несет повышенный риск возникновения болезни, более 36 повторов — практически всегда приводит к возникновению болезни. Большому числу повторов соответствуют более ранний возраст начала заболевания и быстрый темп прогрессирования (Ha, Jankovic, 2011).

Болезнь Паркинсона. Болезнь Паркинсона (БП) — одно из наиболее распространенных НДЗ среднего и пожилого возраста. БП — прогрессирующее нейродегенеративное заболевание с летальным исходом, при котором пациент страдает все более нарастающей потерей двигательных функций, включая мышечную ригидность, брадикинезию (замедленность движений) и тремор (Quelhas, 2013).

При БП постепенно гибнут дофаминергические нейроны компактной части черной субстанции, что приводит к резкому снижению концентрации нейромедиатора дофамина в полосатом теле, это влечет за собой усиление тормозных влияний на ядра таламуса и снижение возбуждающих влияний таламуса на кору (Arias-Carrion et al., 2009). При микроскопическом исследовании поражённых областей выявляют уменьшение числа нервных клеток. В них определяется наличие телец Леви, характерных также и для других НДЗ — деменции с тельцами Леви. Тельца Леви образуются вследствие скопления в цитоплазме α -синуклеина (Schulz-Schaeffer, 2010). Накопление этого белка приводит к множественным нарушениям и может вызывать нейрональную гибель (рис. 3) (Yasuda et al., 2013).

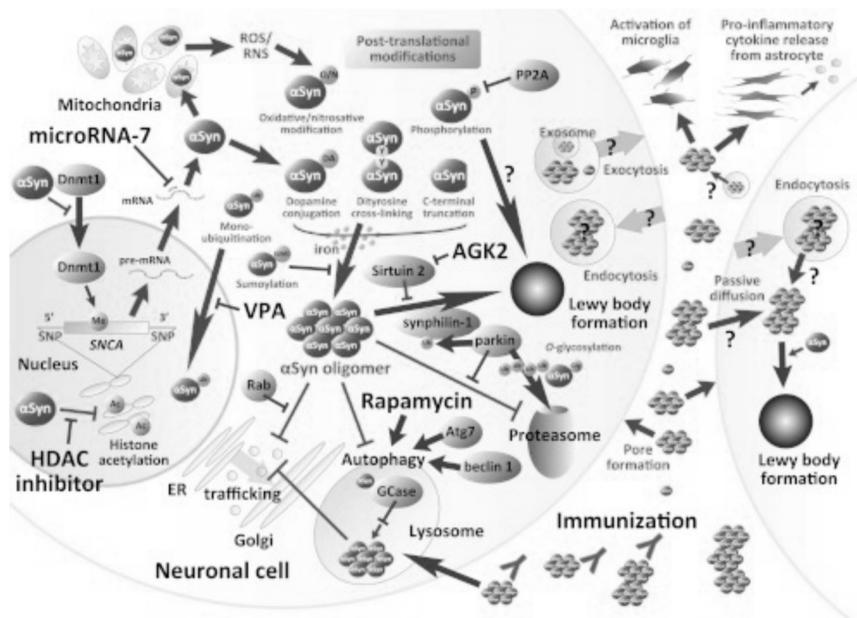


Рис. 3. Плейотропный эффект накопления α -синуклеина при болезни Паркинсона. Нейропротективные события показаны синими стрелками, нейротоксические — красными (по: Yasuda et al., 2013).

Мутации в гене SNCA, кодирующем нейрональный пресинаптический белок α -синуклеин, приводящие к аминокислотным заменам (*PARK1*) (A53T (Polymeropoulos et al., 1997), A30P (Kruger et al., 1998), E46K (Zarranz et al., 2004)) или амплификации аллеля (*PARK4*) (Nishioka et al., 2006) обуславливают аутосомно-доминантную форму БП. Аутосомно-рецессивная ювенильная форма паркинсонизма обусловлена дефектами гена паркина (*PARK2*). В мозгу здоровых людей паркин является частью стабильного белкового комплекса, включая гликозилированную изоформу α -синуклеина (Sp22).

У больных в нейронах, несущих как протяженные делеции экзонов гена *PARK2*, так и миссенс-мутации, блокируется ассоциация паркина с субстратом Sp22, обуславливая накопление гликозилированной формы α -синуклеина в цитоплазме нейронов (Houlden, Singleton, 2012). Паркин убиквитинизирует и G-связанный трансмембранный белок, именуемый паркин-ассоциированный белок, подобно рецептору эндотелина (Pael-R). Мутационно поврежденная форма белка паркина теряет свою нормальную ферментативную функцию, что сопровождается накоплением неструктурированной, нерастворимой формы белка Pael-R в мозгу больных (Zou et al., 2012).

Деменция с тельцами Леви. Деменция с тельцами Леви (ДТЛ) среди НДЗ по частоте уступает только БА. Изначально тельца Леви связывали с БП, однако во второй половине XX века была продемонстрирована их связь с ДТЛ. Морфологические признаки ДТЛ — преобладающие в коре лобной и височной долей тельца Леви (рис. 4), представляющие собой цитоплазматические включения белка α -синуклеина, а также увеличение в размерах нейронов.

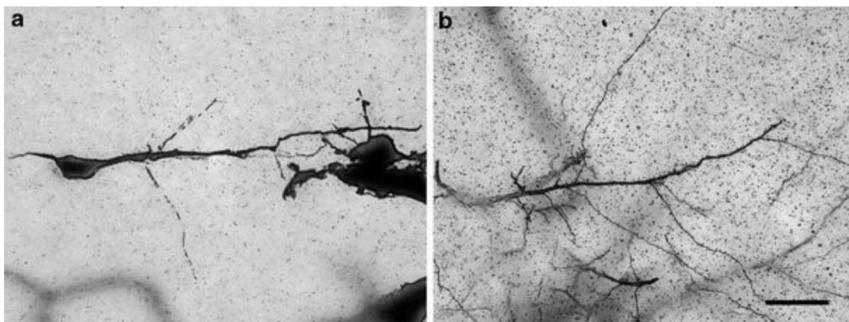


Рис. 4. Деменция с тельцами Леви: потеря шипиков дендритов, сопровождаемая отложениями α -синуклеина. Участок фронтальной коры пациента с ДТЛ (a) и здорового человека того же возраста (b) (по: Schulz-Schaeffer, 2010).

Когнитивные расстройства проявляются снижением интеллекта, потерей способности к обобщению, абстрагированию и умозаключению; отмечается инертность психических процессов. Важная особенность ДТЛ на всех стадиях заболевания — более выраженные по сравнению с другими видами деменции нарушения концентрации внимания. Экстрапирамидный синдром при ДТЛ не имеет асимметрии, в отличие от БП, и проявляется изолированной акинезией, а также выраженной постуральной неустойчивостью. Еще один специфический симптом — зрительно-пространственные расстройства, на фоне которых нередко появляются зрительные галлюцинации. При ДТЛ нередко встречается ортостатическая гипотензия. Для этого заболевания характерны колебания выраженности клинических симптомов в течение дня. Опасность ДТЛ заключается в быстротечности. Наблю-

даемые на ее фоне психические расстройства прогрессируют более быстрыми темпами, чем при БА. Примерно через пять лет после появления первых признаков наступает стадия тяжелой деменции (Goldman et al., 2014).

Болезнь Пика. Болезнь Пика — лобно-височная деменция — редкое хроническое и прогрессирующее заболевание ЦНС. Болезнь Пика следует рассматривать преимущественно как наследуемую по аутосомно-доминантному типу деменцию. Наблюдается резкая атрофия передних отделов лобных и височных долей, а линия отграничения участков атрофии от остального мозга необычайно четкая (Lu et al., 2013). При использовании специальных методов окрашивания в некоторых нейронах можно увидеть плотно упакованные сферические агрегаты — тельца Пика — нейрофибриллярные включения, образованные избыточно фосфорилированным тау-белком.

Болезнь Стила—Ричардсона—Ольшевского. Офтальмоплегия надъядерная (прогрессирующий паралич зрения, надъядерный синдром Стила—Ричардсона—Ольшевского) — состояние, когда кроме симптомов паркинсонизма у больного наблюдается нарушение произвольного взора (отсутствие произвольных содружественных движений глаз в горизонтальной или вертикальной плоскости). Преимущественная локализация поражения: бледный шар, субталамические ядра, черная субстанция, клиновидное ядро, серое вещество вокруг сильвиева водопровода и зубчатое ядро. В хвостатом ядре и скорлупе снижена концентрация дофамина и гомованилиновой кислоты. Пораженные нейроны субталамуса, таламуса и базальных ганглиев содержат нейрофиламенты тау протеина (Pearse, 2007).

Болезнь Галлервордена—Шпатца. Болезнь Галлервордена—Шпатца — наследственное заболевание, характеризующееся дефектами экстрапирамидной системы. Тип наследования — аутосомно-рецессивный. Характеризуется прогрессирующей экстрапирамидной ригидностью, акинезией и деменцией. Характерным признаком болезни является скопление в бледном шаре и черной субстанции большого количества зеленовато-коричневого пигмента, содержащего железо. В подкорковых образованиях отмечается разрастание глии и демиелинизация. В наибольшем числе случаев причиной заболевания являются мутации в гене, находящемся в 20 хромосоме и кодирующем пантотенаткиназу 2 (pantothenate kinase 2, PANK2), играющую центральную роль в метаболизме жирных кислот (Gregory, Naufflick, 2011).

Подходы к изучению механизмов нейродегенерации. Сегодня благодаря открытию ряда универсальных механизмов нейродегенерации как при естественном старении, так и в условиях болезни на наших глазах происходит фактическая смена весьма расплывчатой общей теории патогенеза НДЗ современными концепциями.

Эппл выдвинул общую концепцию патогенеза НДЗ, основанную на факте дефицита специфического ростового фактора, который может иметь место как в онтогенезе, так и в зрелой нервной ткани. Депривация нейротрофических факторов может быть генетически обусловлена или развиваться в результате экзогенных

влияний. Однако, какие бы факторы ни вызывали гибель нейрона, все более очевидным становится наличие единых механизмов повреждения при НДЗ (Appel, 1981).

В 90-е годы XX века была предложена глутаматергическая теория нейродегенеративного процесса, согласно которой универсальным механизмом развития всех НДЗ является эксайтотоксичность — повреждение и гибель нейронов в результате избыточной активации постсинаптических NMDA (N-methyl-D-aspartate, N-метил-D-аспартат) рецепторов (Beal, 1992). В развитии конкретного НДЗ играют роль определенные триггеры: недостаточность убиквитин-протеасомной системы клетки, дефекты шаперонной защиты, оксидативный стресс, апоптоз и др. При НДЗ страдают преимущественно нейроны и глиальные клетки базальных ганглиев и стволовых структур, вырабатывающие ацетилхолин, дофамин, серотонин. Недостаточность отдельных нейромедиаторов определяет клиническую картину НДЗ (Пономарев, 2005).

В основе концепции «конформационных болезней мозга» лежит нарушение метаболизма и изменение конформации клеточных белков с их последующим накоплением и агрегацией в определенных группах нейронов (Takalo et al., 2013). Так, при НДЗ изменяют структуру α -синуклеин и тау-протеин. α -синуклеин в норме присутствует в пресинаптических терминалях головного мозга, при НДЗ он накапливается и формирует внутри глиальных клеток нитевидные структуры диаметром 20-40 нм. Тау-протеин представляет собой растворимый низкомолекулярный белок, играющий важную роль в процессе роста аксона и его функционировании. При НДЗ обнаруживаются его патологические формы, образующие нити, преобладающие в телах нейронов и аксонов. Причины агрегации данных белков могут носить как генетически детерминированный характер, так и быть связаны с каскадом патологических клеточных биохимических процессов: избыточного фосфорилирования, гликозилирования, активизации перекисного окисления липидов (Иллариошкин, 2003).

Для некоторых НДЗ характерно образование поли-Q белков с амплификацией повтора CAG, кодирующего аминокислоту глутамин. Так, при БХ происходит накопление амилоидных агрегатов белка htt в ядре и цитоплазме нейронов, в основном эффекторных нейронов стриатума, сопровождающееся нейродегенерацией вследствие апоптоза клеток (Landles, Bates, 2004). В состав таких агрегатов помимо htt входят также компоненты протеасомного комплекса и некоторые шапероны (Siechanover, Brundin, 2003), что свидетельствует о связи между агрегатами htt и системами белкового фолдинга и деградации.

НДЗ различной этиологии характеризуются общей чертой — наличием в мозгу больших тех или иных белковых отложений. В 1991 году была предложена «амилоидная гипотеза» БА, согласно которой, отложения β -амилоидного белка - основной фактор, запускающий процесс нейрональной дегенерации (Hardy, Allsop, 1991). Отложения β -амилоидного белка провоцируют апоптоз (Wang et al., 2012). Однако, не обнаружено четкой связи накопления бляшек с потерей нейронов

(Schmitz et al., 2004). Это свидетельствует в пользу тау-гипотезы, согласно которой каскад нарушений запускается гиперфосфорилированием тау-белка, приводящим к образованию нейрофибриллярных клубков, что нарушает организацию цитоскелета нейронов (Iqbal et al., 2005; Nakamura et al., 2013). Таким образом, белок может откладываться как вокруг нейронов с образованием бляшек, так и внутри нейронов с формированием нейрофибриллярных переплетений. Эти патологические процессы приводят к нарушениям синаптической передачи, а затем и к дегенерации нейронов и их отростков.

Именно нарушение регуляции различных физиологических функций вследствие дегенерации нейронов, локализованных в разных отделах мозга, и лежит в основе патогенеза ряда тяжелых социально значимых НДЗ, которые зачастую носят спорадический характер и относятся к мультифакториальным заболеваниям с генетической предрасположенностью. Новый класс «геномных» болезней – синдромы со множественными проявлениями, например, синдром Уильямса (СУ), также возникают спорадически в результате протяженных делеций и дупликаций, генерируемых неравной рекомбинацией в районах хромосом со специфической архитектурой. Вероятным триггером этих спорадических заболеваний или эпигенетическим фактором патогенеза являются некодирующие РНК, в частности, микроРНК (Savateeva-Popova et al., 2008). При спорадических нейродегенеративных заболеваниях наблюдается дисрегуляция микроРНК (Hebert et al., 2009). Данное направление исследований становится ведущим в области экспериментальной медицины.

Таким образом, многие вопросы патогенеза и этиологии НДЗ на сегодняшний день остаются неясными. Для понимания механизмов нарушений, лежащих в основе этих заболеваний человека, и поиска стратегий их терапии необходимо создание животных моделей.

ЛИТЕРАТУРА

- Внутренние болезни, 1992—1997. Т. Р. Харрисон, Е. Браунвальд, К. Дж. Иссельбахер, Р. Г. Петерсдорф, Д. Д. Вилсон, Д. Б. Мартин, А. С. Фаучи (ред.) М.: Медицина. 3430 с.
- Иллариошкин С. Н., 2003. Конформационные болезни мозга. М.: Янус-К. 248 с.
- Пономарев В. В., 2005. Редкие неврологические синдромы и болезни. СПб.: Фолиант. 216 с.
- Appel S. H., 1981. A unifying hypothesis for the cause of amyotrophic lateral sclerosis, parkinsonism and Alzheimer disease // *Ann. Neurol.* Vol. 10. P. 499—505.
- Armstrong R. A., 2012. On the «classification» of neurodegenerative disorders: discrete entities, overlap or continuum? // *Folia Neuropathol.* Vol. 50. № 3. P. 201—208.
- Arias-Carrión O., Yamada E., Freundlieb N., Djufri M., Maurer L., Hermanns G., Ipach B., Chiu W. H., Steiner C., Oertel W. H., Höglinger G. U., 2009. Neurogenesis in substantia nigra of parkinsonian brains? // *J. Neural Transm. Suppl.* Vol. 73. P. 279—285.
- Beal M. F., 1992. Mechanisms of excitotoxicity in neurologic diseases // *FASEB J.* Vol. 6. № 15. P. 3338—3344.

Ciechanover A., Brundin P., 2003. The ubiquitin proteasome system in neurodegenerative diseases: sometimes the chicken, sometimes the egg // *Neuron*. Vol. 40. № 2. P. 427—446.

Goldman J. G., Williams-Gray C., Barker R. A., Duda J. E., Galvin J. E., 2014. The spectrum of cognitive impairment in Lewy body diseases // *Mov. Disord.* Vol. 29. № 5. P. 608—621.

Gregory A., Hayflick S. J., 2011. Genetics of neurodegeneration with brain iron accumulation // *Curr. Neurol. Neurosci. Rep.* Vol. 11. № 3. P. 254—261.

Ha A. D., Jankovic J., 2011. Exploring the correlates of intermediate CAG repeats in Huntington disease // *Postgrad. Med.* Vol. 123. № 5. P. 116—121.

Hardy J., Allsop D., 1991. Amyloid deposition as the central event in the aetiology of Alzheimer's disease // *Trends Pharmacol. Sci.* Vol. 12. № 10. P. 383—388.

Hebert S. S., Horre K., Nicolai L., Bergmans B., Papadopoulou A. S., Delacourte A., De Strooper B., 2009. MicroRNA regulation of Alzheimer's Amyloid precursor protein expression // *Neurobiol. Dis.* Vol. 33. № 3. P. 422—428.

Hernández F., Avila J., 2007. Tauopathies // *Cell. Mol. Life Sci.* Vol. 64. № 17. P. 2219—2233.

Houlden H., Singleton A. B., 2012. The genetics and neuropathology of Parkinson's disease // *Acta Neuropathol.* Vol. 124. № 3. P. 325—338.

Iqbal K., Alonso Adel C., Chen S., Chohan M. O., El-Akkad E., Gong C. X., Khatoon S., Li B., Liu F., Rahman A., Tanimukai H., Grundke-Iqbal I., 2005. Tau pathology in Alzheimer disease and other tauopathies // *Biochim. Biophys. Acta.* Vol. 1739. № 2—3. P. 198—210.

Kruger R., Kuhn W., Muller T., Woitalla D., Graeber M., Kosel S., Przuntek H., Epplen J. T., Schols L., Riess O., 1998. Ala30Pro mutation in the gene encoding alpha-synuclein in Parkinson's disease // *Nat Genet.* Vol. 18. № 2. P. 106—108.

Landles C., Bates G. P., 2004. Huntingtin and the molecular pathogenesis of Huntington's disease. Fourth in molecular medicine review series // *EMBO Rep.* Vol. 5. № 10. P. 958—963.

Lu P. H., Mendez M. F., Lee G. J., Leow A. D., Lee H. W., Shapira J., Jimenez E., Boeve B. B., Caselli R. J., Graff-Radford N. R., Jack C. R., Kramer J. H., Miller B. L., Bartzokis G., Thompson P. M., Knopman D. S., 2013. Patterns of brain atrophy in clinical variants of frontotemporal lobar degeneration // *Dement. Geriatr. Cogn. Disord.* Vol. 35. № 1—2. P. 34—50.

Matsuda H., 2013. Voxel-based Morphometry of Brain MRI in Normal Aging and Alzheimer's Disease // *Aging Dis.* Vol. 4. № 1. P. 29—37.

Nakamura K., Zhen Zhou X., Ping Lu K., 2013. Cis phosphorylated tau as the earliest detectable pathogenic conformation in Alzheimer disease, offering novel diagnostic and therapeutic strategies // *Prion.* Vol. 7. № 2. P. 117—120.

Nelson P. T., Alafuzoff I., Bigio E. H., Bouras C., Braak H., Cairns N. J., Castellani R. J., Crain B. J., Davies P., Del Tredici K., Duyckaerts C., Frosch M. P., Haroutunian V., Hof P. R., Hulette C. M., Hyman B. T., Iwatsubo T., Jellinger K. A., Jicha G. A., Kovari E., Kukui W. A., Leverenz J. B., Love S., Mackenzie I. R., Mann D. M., Masliah E., McKee A. C., Montine T. J., Morris J. C., Schneider J. A., Sonnen J. A., Thal D. R., Trojanowski J. Q., Troncoso J. C., Wisniewski T., Wolter R. L., Beach T. G., 2012. Correlation of Alzheimer disease neuropathologic changes with cognitive status: a review of the literature // *J. Neuropathol. Exp. Neurol.* Vol. 71. № 5. P. 362—381.

Nishioka K., Hayashi S., Farrer M. J., Singleton A. B., Yoshino H., Imai H., Kitami T., Sato K., Kuroda R., Tomiyama H., Mizoguchi K., Murata M., Toda T., Imoto I., Inazawa J., Mizuno Y., Hattori N., 2006. Clinical heterogeneity of alpha-synuclein gene duplication in Parkinson's disease // *Ann. Neurol.* Vol. 59. № 2. P. 298—309.

Pearce J. M., 2007. Progressive supranuclear palsy (Steele-Richardson-Olszewski syndrome): a short historical review // *Neurologist.* Vol. 13. № 5. P. 302—304.

Polymeropoulos M. H., Lavedan C., Leroy E., Ide S. E., Dehejia A., Dutra A., Pike B., Root H., Rubenstein J., Boyer R., Stenroos E. S., Chandrasekharappa S., Athanassiadou A., Papapetropoulos T., Johnson W. G., Lazzarini A. M., Duvoisin R. C., Di Iorio G., Golbe L. I., Nussbaum R. L., 1997. Mutation in the alpha-synuclein gene identified in families with Parkinson's disease // Science. Vol. 276. № 5321. P. 2045—2047.

Quelhas R., 2013. Psychiatric care in Parkinson's disease // J. Psychiatr. Pract. Vol. 19. № 2. P. 118—141.

Roos J. Ch., Sariola H. V., Meng X., 1999. Isolation of *Drosophila* homolog to mammalian GDNF // WIPO Patent Application WO/1999/063082.

Sari Y., 2011. Huntington's Disease: From Mutant Huntingtin Protein to Neurotrophic Factor Therapy // Int. J. Biomed. Sci. Vol. 7. № 2. P. 89—100.

Savvateeva-Popova E. V., Medvedeva A. V., Popov A. V., Evgen'ev M. B., 2008. Role of non-coding RNAs in neurodegeneration and stress response in *Drosophila* // Biotechnology J. Vol. 3. № 8. P. 1010—1021.

Schmitz C., Rutten B. P., Pielan A., Schäfer S., Wirths O., Tremp G., Czech C., Blanchard V., Multhaup G., Rezaie P., Korr H., Steinbusch H. W., Pradier L., Bayer T. A., 2004. Hippocampal neuron loss exceeds amyloid plaque load in a transgenic mouse model of Alzheimer's disease // Am. J. Pathol. Vol. 164. № 4. P. 1495—1502.

Schulz-Schaeffer W. J., 2010. The synaptic pathology of alpha-synuclein aggregation in dementia with Lewy bodies, Parkinson's disease and Parkinson's disease dementia // Acta Neuropathol. Vol. 120. № 2. P. 131—143.

Takalo M., Salminen A., Soininen H., Hiltunen M., Haapasalo A., 2013. Protein aggregation and degradation mechanisms in neurodegenerative diseases // Am. J. Neurodegener. Dis. Vol. 2. № 1. P. 1—14.

Tanzi R. E., 2013. A brief history of Alzheimer's disease gene discovery // J. Alzheimers Dis. Vol. 33. № 1. P. 5—13.

Tiraboschi P., Hansen L. A., Thal L. J., Corey-Bloom J., 2004. The importance of neuritic plaques and tangles to the development and evolution of AD // Neurology. Vol. 62. № 11. P. 1984—1989.

Wang X., Chen Q., Xing D., 2012. Focal adhesion kinase activates NF- κ B via the ERK1/2 and p38MAPK Pathways in amyloid- β 25-35-induced apoptosis in PC12 cells // J. Alzheimers Dis. Vol. 32. № 1. P. 77—94.

Yasuda T., Nakata Y., Mochizuki H., 2013. α -Synuclein and Neuronal Cell Death // Mol. Neurobiol. Vol. 47. № 2. P. 466—483.

Zarranz J. J., Alegre J., Gomez-Esteban J. C., Lezcano E., Ros R., Ampuero I., Vidal L., Hoenicka J., Rodriguez O., Atares B., Llorens V., Gomez T. E., del Ser T., Munoz D.G., de Yebenes J. G., 2004. The new mutation, E46K, of alpha-synuclein causes Parkinson and Lewy body dementia // Ann. Neurol. Vol. 55. № 2. P. 164—173.

Zou T., Xiao B., Tang J., Zhang H., Tang X., 2012. Down-regulation of Pael-R expression in a Parkinson's disease cell model reduces apoptosis // J. Clin. Neurosci. Vol. 19. № 10. p. 1433—1436.

Neurodegenerative disorders: approaches to study of mechanisms

E. A. Nikitina

Pavlov Institute of Physiology Russian Academy of Sciences, Makarova emb. 6, 199034, St. Petersburg, Russia;

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: 21074@mail.ru

Keywords: neurodegenerative disorders; Parkinson's disease; Alzheimer's disease

Neurodegenerative disorders (NDs) such as Alzheimer's (AD); Parkinson's (PD); Huntington's (HD) diseases, accompanied by cognitive disturbances, i.e gradual memory loss (dementia), are characterized by late onset, relentless progression, and finally death. Three main diagnostic symptoms of AD, PD, HD are memory defects, motor impairments, amyloid inclusions. NDs are multifactorial disorders. NDs are characterized by an altered content of the intermediates of the kynurenine pathway. The ratio between kynurenic acid (KYNA), an endogenous NMDA receptor inhibitor, and 3-hydroxykynurenine (3-HOK), a generator of oxidative stress, is critical for neuronal viability. NDs of various etiology are characterized by a common feature – existence in a brain amyloid inclusions. Increased attention of neurobiologists to the signal cascade of actin remodeling, integration of different neurodegenerative disorders under the name «cophilinopathies» pointed to wide spectrum of inner adaptive processes related to this cascade. A deregulation of specific microRNAs (miRs) has been shown to be concomitant to a certain disorder. Since one miR can change expression of hundreds of target genes, NDs can be considered as an RNA disorder.





Краткие сообщения

**К РАСПРОСТРАНЕНИЮ ОБЫКНОВЕННОГО ПЛАСТИНОКРЫЛА
(*PHANEROPTERA FALCATA*, ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)
НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ**

П. В. Озерский*, И. Н. Тисленко**

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

**E-mail: tivanik@yandex.ru

Несколько особей обыкновенного пластинокрыла (*Ph. falcata*) были обнаружены в августе 2015 г. на юго-западе г. Санкт-Петербурга (59°52'4" с. ш., 30°11'40" в. д.), в Гатчинском районе Ленинградской области (59°24'58" с. ш., 30°19'49" в. д.) и в Валдайском районе Новгородской области (58°01'43" с. ш., 33°13'40" в. д.). Для Санкт-Петербурга *Ph. falcata* указывается впервые.

Ключевые слова: *Phaneroptera falcata*; прямокрылые; Санкт-Петербург; Ленинградская область; Новгородская область; ареалы прямокрылых.

Кузнечик пластинокрыл обыкновенный (*Phaneroptera falcata* (Poda, 1761)) — вид, в середине прошлого века считавшимся распространенным в Европейской



Рис. 1. Места обнаружений *Ph. falcata* на северо-западе России (г. Санкт-Петербург, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. 1 — 1998 (Вознесенский, 1998); 2 — 2011 (Озерский, 2012); 3 — 2011 (Данилов в: Озерский, 2012); 4 — 2012 (Цветков в: Озерский, 2012); 5 — 2013 (Озерский, 2013); 6, 7, 8 — 2015 (ориг.).

части СССР только в пределах ее средней и южной полосы (Бей-Биенко, 1954), однако в последние десятилетия отличающийся быстрым расширением ареала на север. На территории северо-западных областей России *Ph. falcata* отмечается с конца XX века, когда он был приведен с юга Псковской области, из национального парка «Себежский», без более точного указания мест находок (Вознесенский, 1998). За прошедший отрезок XXI века вид продвинулся далеко на север (см. обзор: Озерский, 2012, 2013).

Летом 2015 г. на северо-западе России обыкновенный пластинокрыл был найден еще в трех точках, в том числе в черте г. Санкт-Петербурга.

1. Санкт-Петербург, западная окраина города (59°52'4" с. ш., 30°11'40" в. д.), 23 августа 2015 г.: 2 имаго (самец и самка) обнаружены близ реки Красенькой (И. Н. Тисленко).

2. Ленинградская область, Гатчинский район, пос. Вырица (59°24'58" с. ш., 30°19'49" в. д.), 21 августа 2015 г. 1 имаго (самка) поймана на суходольном лугу близ реки Оредеж (Н. П. Исакова).

3. Новгородская область, Валдайский район, северная окрестность дер. Ящерово (58°01'43" с. ш., 33°13'40" в. д.), 14 августа 2015 г.: 14 имаго (5 самцов и 9 самок) и 9 личинок последнего возраста (4 самца и 5 самок) обнаружены на мезофитном лугу (П. В. Озерский).

Кроме того, личинки старших возрастов и имаго *Ph. falcata* наблюдались П. В. Озерским в августе 2015 г. в точках, откуда вид приводился ранее: в юго-западной части Островского района Псковской области (первоначальное указание: Озерский, 2012) и в юго-восточной части Окуловского района Новгородской области (станция Яблоновка на железнодорожной линии Санкт-Петербург—Москва, 58°17'37" с. ш., 33°25'20" в. д., приблизительно в 3 км на северо-запад от находки двухлетней давности (Озерский, 2013)).

Таким образом, к настоящему времени обыкновенный пластинокрыл расселился, по меньшей мере, по трем областям северо-запада России — Псковской, Новгородской и Ленинградской — и проник в Санкт-Петербург. На рис. 1 представлены опубликованные разными авторами данные о находках *Ph. falcata* в пределах этих территорий. Согласно этим данным, можно полагать, что пластинокрыл появился здесь лишь в последние несколько лет. При этом, однако, точную хронологию расселения вида по северо-западу России восстановить невозможно, так как систематических многолетних наблюдений за фауной прямокрылых насекомых на этих территориях не велось и первые находки могли быть сделаны спустя несколько лет после реального появления локальных популяций.

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г. Я., 1954. Фауна СССР. Новая серия. № 59. Прямокрылые. Кузнечиковые. Подсем. Листовые кузнечики (Phaneropterinae). М.—Л.: Изд-во АН СССР. 386 с.
- Озерский П. В., 2012. О некоторых интересных находках прямокрылых насекомых

(Insecta, Orthoptera) в Псковской области // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 12. СПб.: Тесса. С. 5—11.

Озерский П. В., 2013. Находка обыкновенного пластинокрыла (*Phaneroptera falcata*, Orthoptera, Tettigoniidae) в Новгородской области // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 13. № 1. С. 13—16.

Вознесенский А. Ю., 1998. Материалы к энтомофауне национального парка «Себежский»: Ортоптероидные насекомые: Blattodea, Orthoptera, Dermaptera // Природа Псковского края. Т. 2. С. 29—30.

TO THE DISTRIBUTION OF SICKLE-BEARING BUSH-CRICKET (*PHANEROPTERA FALCATA*, ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE) IN NORTH-WEST RUSSIA

P. V. Ozerski, I. N. Tislenko***

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

**E-mail: tivanik@yandex.ru

Keywords: *Phaneroptera falcata*; Orthoptera; St. Petersburg; Leningrad Oblast; Novgorod Oblast; distribution areas of Orthoptera.

Some specimens of sickle-bearing bush-cricket (*Ph. falcata*) were found in August 2015 in western outskirts of St. Petersburg (59°52'4" N, 30°11'40" E), in Gatchina Raion of Leningrad Oblast (59°24'58" N, 30°19'49" E), and in Valday Raion of Novgorod Oblast (58°01'43" N, 33°13'40" E). These are first findings of this species in St. Petersburg.





События

ПАМЯТИ КУТЛУМУРАТА КАРИМОВИЧА КАРИМОВА

(1946—2015)



Совсем недавно, 4 ноября 2015 г. после продолжительной болезни скончался сотрудник кафедры зоологии, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент Кутлумурат Каримович Каримов.

Руководство ЛГПИ им. А. И. Герцена в 1983 г. пригласило К. К. Каримова на должность заведующего кафедрой основ сельского хозяйства. После расформирования этой кафедры в 1989 г. К. К. Каримову было предложено перейти на кафедру зоологии для организации учебной и научной работы в отделе животноводства на агробиостанции в пос. Вырица. Развивая это направление работы кафедры зоологии, К. К. Каримов сконцентрировал свою деятельность на реформировании таких разделов животноводства, как птицеводство и кролиководство. По этой тематике им было опубликовано около 20 научных и научно-методических статей.

Педагогическая деятельность К. К. Каримова не ограничивалась чтением лекционных курсов по зоологии позвоночных и практической зоологии и генетики (для студентов географического факультета), проведением лабораторных и практических работ и руководством дипломными работами по проблемам животноводства. К. К. Каримов был в числе организаторов многих выставок по тематике селекции пород кур и кроликов, проводившихся на университетских и городских площадках.

За популяризацию селекционных достижений К. К. Каримов неоднократно награждался дипломами и грамотами.

На факультете и на кафедре К. К. Каримов пользовался уважением коллег и студентов.

Коллектив кафедры зоологии

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Гвоздев Михаил Александрович — к. б. н., профессор кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена.

Каримов Кутлумурат Каримович — к. с.-х. н., доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. *E-mail: mk4604@yandex.ru.*

Крупкин Валерий Залманович — к. б. н., генеральный директор ФГУП Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства, пос. Ропша Ленинградской области. *E-mail: fsgzr@rambler.ru.*

Никитина Екатерина Александровна — д. б. н., ст. н. с. института физиологии им. И. П. Павлова РАН, доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. *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.*

Тисленко Иван Николаевич — натуралист-любитель, фотограф-анималист. *E-mail: tivanik@yandex.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

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 № 499ц. Подписано в печать 10.11.2015. Бумага офсетная. Печать оперативная.
Гарнитура «Liberation Sans Narrow». Формат 60×88 1/16. Усл. печ. л. 6,5. Тираж 500 экз.
Цена договорная.