

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени А.И.ГЕРЦЕНА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ

Научные труды кафедры зоологии

Выпуск 10

Санкт-Петербург
2010

МЕТАФЕНОТИП ПОПУЛЯЦИИ КАК СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ОТРАЖЕНИЕ ЕЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ

В экологии и смежных областях биологии широко используются такие понятия, как экологическая ниша и жизненная форма. Нередко биологи тесно увязывают их друг с другом. Связь между экологической нишей и жизненной формой неоднократно подчеркивалась, например, С.А. Северцовым (1937, с. 605: ниша – это «комплекс условий среды, определяемый отношениями данной жизненной формы к этой среде»; 1941, с. 232 и 1951, с. 45: «Каждой жизненной форме соответствует определенное место в природе – ее ниша»). Такой взгляд на эти два понятия подразумевает то, что оба они приложимы к одним и тем же объектам. Между тем, экологическая ниша рассматривается современными авторами как характеристика надорганизменных биологических систем. Например, в работах А.В. Яблокова (1987; Яблоков, Юсуфов, 2006) наличие собственной экологической ниши (или «экологического гиперпространства») объявляется характеристической чертой популяции. В то же время, жизненная форма, с теми или иными нюансами, считается частью фенотипа особи, либо как нечто единое во временном (онтогенетическом) развитии (Warming, 1908; Нухимовский, 1997), либо как специфический атрибут определенной стадии индивидуального онтогенеза (Серебряков, 1962; Горохов, 1983; Алеев, 1986), но всегда в пределах одного организма, в крайнем случае – одного клона. Очевидно, что утверждение о том, что жизненная форма является структурно-функциональным выражением экологической ниши, сможет считаться корректным только в одном из двух случаев: либо экологическая ниша будет сужена до атрибута отдельной особи, либо жизненная форма будет расширена до атрибута надорганизменной системы популяционного ранга. Второй вариант представляется более продуктивным для решения научных задач в области экологии и эволюционного учения, поскольку в этих направлениях биологии изучение популяций в настоящее время имеет существенно большее значение, чем исследование отдельных особей.

Чтобы преодолеть несоответствие между представлением об

экологической нише как характеристике популяции и представлением о жизненной форме как характеристике отдельной особи, необходимо обратить внимание на то, что свойства популяции как надорганизменной системы, в том числе и составляющие ее экологическую нишу, не сводимы к свойствам ее элементов (отдельных организмов), а имеют еще и эмерджентную составляющую. Более того, в общем случае популяция состоит из фенотипически разнородных особей, и эта разнородность также вносит свой весомый вклад в свойства нишевого гиперобъема – в его размеры, в его расположение в факторном гиперпространстве и в его внутреннюю организацию. Всё это означает, что необходимо учитывать существование приспособлений, свойственных не отдельным особям, а целым популяциям. При этом подобные приспособления должны являться не какими-то редкими исключениями, а характерными атрибутами всякой популяции: коль скоро всякая популяция имеет единую экологическую нишу как систему, то и реализация последней должна представлять собой единую систему.

Взаимодействия всякой популяции с используемой ею стацией всегда сложны и многогранны. Степень этой сложности определяется, помимо всего прочего, степенью фенотипической неоднородности популяции, определяющей функциональные связи между ее членами. Пользуясь метафорическим стилем Ю. Одума, можно сказать, что в ходе своей «профессиональной деятельности» популяция использует «разделение труда» между носителями разных фенотипов (речь идет не только о полиморфизме, но и о смене фенотипических признаков особей в ходе их онтогенеза). Яркой иллюстрацией подобного «разделения труда» может послужить явление полового диморфизма. В природе можно найти многочисленные примеры видов и других таксономических групп, для которых характерны различия между полами, далеко выходящие за рамки функций особей в размножении. Это означает, в частности, то, что мужские и женские особи по-разному вовлечены в процессы переноса вещества, энергии и информации, идущие в экосистемах, с которыми взаимодействует данная популяция. То же самое справедливо и в отношении разных возрастных когорт (в таких случаях особенно ярко экологические различия проявляются при наличии метаморфоза) и любых других вариантов экологической (как правило, в то же время и

фенотипической) дифференциации популяции.

Для внутривидовых группировок, обладающих особыми, специфическими для них, требованиями к внешним условиям и (или) специфическим характером взаимодействия с окружающей их средой, представляется целесообразным использовать предложенный американским зоологом и экологом Г. Хитвоулом (Heatwole, 1989) термин «экон». В исходном значении термина «экон» под ним может пониматься либо экологически однородный вид, либо внутривидовая группировка, обладающая специфическими экологическими характеристиками (например, характером питания или избираемыми частными станциями). Как представляется, наиболее целесообразным является использование этого термина для обозначения экологически различных внутривидовых группировок (Czachorowski, 1994). Степень и характер участия в функционировании экосистемы представителей каждого отдельного экона (соответствующего отдельной субнише) регулируется, в том числе, взаимодействующими с ними представителями других экон. В то же время, система функциональных связей в популяции формируется под действием не только внутренних (зависящих, в конечном итоге, от генофонда популяции), но и внешних факторов (воздействий станции на популяцию), подобно тому, как фенотип отдельной особи формируется под действием и ее генотипа, и условий обитания. При этом в данном случае не столь принципиально, связан ли фенотипический полиморфизм популяции с ее генетической неоднородностью или же основан исключительно на модификационной изменчивости – так как в обоих случаях речь, в конечном итоге, идет о едином генофонде популяции. Эта аналогия с фенотипом особи позволяет назвать совокупность всех свойств популяции, формирующих систему функциональных связей между ее членами, а также между популяцией и средой, в которой она существует, ее метафенотипом. Метафенотип популяции включает в себя и фенотипы ее членов, и ее численность, и количественные соотношения между носителями разных фенотипов, и временную динамику этих соотношений, и пространственное распределение особей. Подобно тому, как фенотип особи формируется под влиянием, с одной стороны, ее генотипа и, с другой стороны, условий ее существования, определяющих специфику реализации этого генотипа, метафенотип популяции определяется ее генофондом и ее станцией. Единство метафенотипа как системы определяется не

только единством его генетической основы – общего генофонда популяции, оно поддерживается также и носящими закономерный характер взаимодействиями между носителями разных фенотипов (в том числе, представителями разных эконо́в). Для того, чтобы эти взаимодействия осуществлялись, и притом специфическим для данного метафенотипа образом, как в качественном, так и в количественном отношении, между носителями разных фенотипов в популяции должны поддерживаться определенные соотношения. При этом в формировании и поддержании метафенотипа как целостной системы исключительно важны те свойства участвующих в нем фенотипов — морфологические, поведенческие, физиологические и т. д. – которые направлены именно на осуществление закономерных взаимодействий, интегрирующих связей между последними. Взаимные соответствия элементов разных фенотипов, обеспечивающие формирование этих связей, С.А. Северцов (1940, цит. по: Северцов, 1951) обозначил как экологические конгруэнции. Согласно Северцову (1951), эти конгруэнции представляют собой «зависимости, не менее определенные, чем корреляции внутри единого организма» (с. 56) и могут быть подразделены на 5 типов: «между: 1) эмбрионами или личинками и родительскими организмами; 2) особями разного пола; 3) особями одного и того же пола (двумя самцами или двумя самками); некоторые из них приводятся Дарвином как результат полового отбора; 4) братьями и сестрами одного и того же поколения в связи со стадным образом жизни; 5) полиморфными особями у колониальных насекомых» (с. 31). Эта классификация в определенной мере (но далеко не исчерпывающе) отражает разнообразие возможных вариантов структуры популяций, в том числе с точки зрения взаимодействий между разными эконо́нами, однако мало что дает для понимания характера взаимодействия между популяцией и стацией. Как представляется, более важным с точки зрения взаимодействий популяции со средой является следующее различие между конгруэнциями: в одних случаях они направлены преимущественно на поддержание внутрипопуляционных связей, в других же случаях они обеспечивают, прежде всего, разделение функций разных эконо́в при взаимодействии популяции с ее стацией. Очевидно, что между этими двумя крайними вариантами конгруэнций возможны переходные состояния. Кроме того, преимущественная направленность

конгруэнции на непосредственное взаимодействие между членами популяции не означает нейтральности соответствующих элементов фенотипа в отношении взаимодействий с представителями других видов и с неживыми составляющими среды. Последнее можно проиллюстрировать рядом примеров из животного и растительного мира.

Первой группой таких примеров могут послужить различные варианты внутривидовых взаимодействий, связанных с размножением, в которых элементы фенотипа, образующие конгруэнции 2-го и 3-го типов по классификации Северцова, снижают приспособленность особей в отношении межвидовых взаимодействий или абиотических факторов среды. Например, сюда относится высокая уязвимость издающих призывные акустические сигналы самцов сверчков, кузнечиков и цикад в отношении паразитических мух, некоторые из которых (в частности, тахины из рода *Ormia Robineau-Desvoidy*) заражают хозяев, находя их с помощью слуха; при этом потенциальные хозяева, не издающие звуков (например, самки и «немые» или «молчаливые» самцы), паразитами не обнаруживаются и не заражаются (обзор: Попов, 1985; обзор: Frank et al., 1995 – 2007). В данном случае имеет место типичная экологическая конгруэнция 2-го и 3-го типов у насекомых-хозяев: с одной стороны, способность к звукоизлучению у самцов, с другой – способность самок и других самцов слышать и распознавать конспецифические сигналы, что используется в половом и территориальном поведении и обеспечивается соответствующими генетически детерминированными морфологическими структурами и поведенческими реакциями. В то же время, встреча с паразитической мухой – это большая опасность для потенциального хозяина, поскольку в случае заражения он теряет способность к размножению и быстро погибает. По-видимому, эта двойственность последствий акустической коммуникации привела к появлению описанной у ряда сверчков (видов из родов *Gryllus* L. и *Teleogryllus* Chop.) «сателлитной» стратегии поиска самок, при которой самец не издает звуков сам, а располагается рядом с другим, акустически активным (обзор: Cade, 1980). Более того, как показало изучение популяции сверчка *Teleogryllus oceanicus* (Le Guillou) на острове Кауаи (Гавайский архипелаг), воздействие паразитических мух (в данном случае – тахин *Ormia ochracea* (Bigot)) на численность и воспроизводство популяции хозяев может быть столь значительным

(сверчки рода *Gryllus* погибают через 7–10 дней после заражения, причем еще за несколько дней до гибели значительно снижают свою способность к спариванию (Adamo et al., 1995)), что естественный отбор приводит к широкому распространению (более 90%) в популяции мутантных самцов, в принципе не способных к звукоизлучению и участвующих в размножении за счет использования сателлитной стратегии. Помимо этого, как было установлено при изучении самок этой же популяции, их спаривание с самцами достаточно часто может происходить и в отсутствие звуковой стимуляции (крайне важной в поведении ухаживания у других видов сверчков). Соответственно, можно предполагать, что в результате включения поведенческих конгруэнций между сверчками в систему паразит-хозяинных взаимодействий популяция сверчков этого острова эволюционирует в сторону постепенного отказа от акустической коммуникации (Zuk et al., 2006; Bailey et al., 2008; Tinghitella, 2008; Tinghitella et al., 2009).

Еще одна группа примеров участия «внутренних» конгруэнций во взаимодействиях между популяцией и внешней по отношению к ней средой – это примеры, отражающие значение таких факторов, как ветер, насекомые и т. д., в перекрестном опылении у семенных растений. Перекрестноопыляемые покрытосеменные растения обладают отчетливо выраженными морфологическими и физиологическими соответствиями между гинецеем (плодолистиками) и андроцеем (тычинками), аналогичные им соответствия имеются также у мега- и микроспорофиллов голосеменных. К числу этих соответствий можно отнести и способность растений к сложным специфическим биохимическим взаимодействиям между, с одной стороны, оболочкой пыльцевого зерна и, с другой стороны, поверхностью рыльца пестика, обеспечивающим возможность прорастания пыльцевых трубок только совместимых зерен (Вишнякова, 1997; Elleman, Dickinson, 1999), и широко распространенное явление диогогамии – неодновременного созревания в цветках пыльников и рылец, по своим срокам препятствующего самоопылению, но не настолько разорванного по времени, чтобы препятствовать перекрестному опылению – как, например, у злака лисохвоста лугового *Alopecurus pratensis* L. (Батова и др., 2008), зонтичных борщевика сибирского *Heracleum sibiricum* L. и жабрицы порезниковой *Seseli libanotis* (L.) Koch (Квиткина, 2008), горчицвета

весеннего *Adonis vernalis* L. – представителя семейства лютиковых (Марко, 2009). В то же время, перекрестное опыление у этих растений происходит с участием посредников, имеющих неживую или живую природу (в приведенных примерах – ветра для злаков и насекомых для зонтичных и лютиковых). В результате деятельности этих посредников конгруэнции проявляются не только внутри популяции, но оказывают влияние на окружающую ее среду. Это влияние в случае абиотического посредника (например, ветра) выражается в появлении в определенные сроки в составе атмосферных аэрозолей больших количеств пыльцы тех или иных видов растений. Специфика ветра как абиотического посредника, состоящая, прежде всего, в ненаправленности переноса пыльцы, неминуемо вынуждает ветроопыляемые растения производить ее в количествах, избыточных по сравнению с тем, сколько ее требуется непосредственно для опыления. При этом большая часть пыльцевых зерен не достигает пестиков, а разносится на большие расстояния от растений-производителей и, в конечном итоге, оседает на поверхности воды и почвы, впоследствии утилизируясь консументами и редуцентами, либо аккумулируясь в слоях торфа и других отложений. Вынужденная избыточность производства пыльцы превращает пыльники таких растений в важный источник белка для животных, в том числе для насекомых и для птиц. Среди современных насекомых есть потребители пыльцы ветроопыляемых растений, не только покрытосеменных, но и голосеменных, в том числе хвойных. Так, например, личинки сидячебрюхих перепончатокрылых рода *Xyela* Dalman (сем. Xyelidae) и жуков-цветожилов *Rhinomacer attelaboides* (Fabr.) и *Dioderrhynchus* sp. (сем. Nemonychidae) развиваются в мужских стробилах сосны (обзор: Гринфельд, 1978; Лелей, 2007); пыльцой сосны непосредственно на пыльниках часто питаются имаго жука-долгоносика *Strophosomus capitatus rufipes* (Steph.) (= *S. rufipes*) (сем. Curculionidae) (Гринфельд, 1978). Предполагается, что подобные трофические связи (питание пыльцой) между мезозойскими голосеменными (например, беннеттитовыми) и насекомыми послужили основой для формирования насекомоопыления (Гринфельд, 1978; Labandeira et al., 2007).

Аналогичным же образом могут выстраиваться отношения между насекомыми и ветроопыляемыми покрытосеменными растениями. В частности, имаго уже упоминавшихся

перепончатокрылых из семейства Xyleidae питаются пыльцой не только хвойных (сосны – *Pinus L.*), но и покрытосеменных растений, в том числе ветроопыляемых – березы (*Betula L.*), лещины (*Corylus L.*), дуба (*Quercus L.*), бука (*Fagus L.*) (обзор: Гринфельд, 1978). Мужские сережки ветроопыляемых древесных пород оказываются важным источником пищи также и для птиц. В частности, на Северо-Западе России пыльниковые сережки ольхи (*Alnus L.*) (а в меньшей мере – также и сережки осины *Populus tremula L.* и березы) являются существенным компонентом питания рябчика *Tetrastes bonasia (L.)*, мужские сережки березы – тетерева *Lyrurus tetrix (L.)* (Мальчевский, Пукинский, 1983).

Еще более сложная картина наблюдается в случае биогенных посредников (животных-опылителей, каковыми в условиях умеренного климата оказываются, главным образом, насекомые). Между такими посредниками и растениями могут выстраиваться самые разнообразные биотические связи, начиная от облигатного и факультативного мутуализма, подразумевающего опыление растений, сопровождающееся потреблением опылителями части пыльцы и (или) нектара (типичные варианты взаимоотношений между энтомофильными растениями и антофильными насекомыми) и заканчивая различными формами эксплуатации, наносящей ущерб эксплуатируемому. Например, «воровство» нектара шмелями и другими пчелиными из цветков с глубокими венчиками, сопровождающееся прокусыванием их стенок (обзор: Fægri, van der Pijl, 1979., цит. по: Фегри, ван дер Пейл, 1982), должно трактоваться как специфический вариант пастбищничества (Thompson, 1982), в котором пастбищником (эксплуататором) оказывается насекомое. Привлечение мух – некрофагов и копрофагов растениями (напр., *Aristolochia L.*, *Stapelia L.*, *Amorphophallus Blume ex Decne.*, *Arum L.*), издающими гнилостные запахи, но не пригодными для развития их личинок (равно как и привлечение растениями, например, *Ophrys L.* и некоторыми другими орхидными, самцов пчел, жуков и других насекомых с помощью веществ, сходных с половыми феромонами самок) (обзор: Fægri, van der Pijl, 1979., цит. по: Фегри, ван дер Пейл, 1982) представляет собой противоположный случай, в котором в качестве эксплуататора выступает растение.

Третьей группой примеров, отражающих роль конгруэнций в межвидовых биотических связях (и при этом очень широко

распространенных в мире животных) являются различные проявления заботы о потомстве. При этом речь может идти и о выкармливании потомства родителями (в том числе как о непосредственном скармливании детенышам добытой родителями пищи, так и об использовании полученных родителями из пищи веществ для синтеза специальных веществ, предназначенных для кормления потомства: молока у млекопитающих, секрета зубных желез у ряда птиц и т. п.), и об охране потомства от хищников и паразитов, и о различных других явлениях. Период выкармливания потомства у птиц характеризуется изменениями их пищевых связей. Так, согласно данным, полученным А.В. Барановским (1999) при исследовании экологии большой синицы *Parus major* L. в лесопарке г. Рязани, интенсивность кормодобывательной активности у этого вида в период выкармливания птенцов возрастала в 1,7–2,8 раза по сравнению с началом гнездового сезона. В этот период может изменяться также и качественный состав добываемого птицами корма. Например, такие воробьиные птицы, как шегол *Carduelis carduelis* (L.) и зяблик *Fringilla coelebs* L., существенную часть рациона которых во взрослом состоянии составляет растительная пища, выкармливают своих птенцов практически исключительно насекомыми и другими беспозвоночными (обзор: Беме, 1956; обзор: Ананьева и др., 2008). В период выкармливания потомства у птиц может изменяться также характер использования территории гнездовых участков, то есть модифицируются топические связи. Так, если в начале гнездового сезона в условиях лесопарка г. Рязани родительские пары большой синицы использовали для кормежки почти всю площадь охраняемых самцами гнездовых участков, то во время выкармливания птенцов в гнезде размер используемой территории сокращался до 13–18% (Барановский, 1999).

Особым случаем из этой же группы примеров является использование поведенческих конгруэнций, связанных с заботой у потомстве, гнездовыми паразитами. Хорошо изученным в этом отношении примером могут считаться взаимоотношения воробьиных птиц с обыкновенной кукушкой *Cuculus canorus* L. У воробьиных птиц выкармливание птенцов родителями обеспечивается, в том числе, соответствием определенных врожденных элементов поведения птенцов также генетически детерминированным безусловнорефлекторным элементам поведения взрослых птиц.

Прежде всего, большое значение для запуска у птиц-родителей поведения кормления птенцов имеет свойственная последним поза выпрашивания пищи (в том числе, широко раскрытый клюв). Эта же поза воспроизводится и кукушатами, что оказывается достаточным для стимуляции их воспитателей к вкладыванию пищи им в рот; при этом кукушонком используется неразборчивость многих воробьиных птиц в отношении окраски, формы и размеров тела выкармливаемых ими птенцов (Мальчевский, 1987).

Таким образом, даже конгруэнции, обеспечивающие связи внутри популяции, оказываются далеко не нейтральными с точки зрения взаимодействия популяции со средой ее обитания. Тем более это справедливо в отношении конгруэнций, непосредственно обеспечивающих «разделение труда» между разными членами популяции при ее взаимодействии со стацией. Например, обитающие в тропиках муравьи-портные (представители родов *Oecophylla* Smith, *Polyrhachis* Smith, *Dendromyrmex* Emery, *Camponotus* Mayr) используют конгруэнцию между личинками и имаго (рабочими) при осуществлении фабрических связей с древесными растениями. Яркий пример этой конгруэнции представляют неотропические муравьи-портные *C. senex* Smith, которые используют личинок самцов, снабженных прядильными железами, в процессе соединения листьев растений при строительстве гнезд. Держа личинку в мандибулах и прижимая ее рот с выходами прядильных желез к листьям, рабочие особи «сшивают» их шелковыми нитями (Santos et al., 2005). Аналогично используют прядильные способности личинок и другие виды муравьев-портных, с некоторыми незначительными различиями (обзор: Hölldobler, Wilson, 1990). Очевидно, что в данном случае использование растений для построения гнезда оказывается возможным только благодаря сочетанию физиологических особенностей личинок (их способности к выработке нитей прядильными железами) и специфического поведения имаго. Другой пример, также связанный с муравьями, – это разделение функций между рабочими разных размеров у муравьев-листорезов рода *Atta* Fabr., в котором крупные особи выполняют функцию фуражиров, а мелкие сопровождают их, в том числе размещаясь на перетаскиваемых фуражирами кусочках листьев, и выполняют функцию охраны, обороняя крупных рабочих от паразитических мух-горбаток (*Phoridae*), по меньшей мере, подавая сигналы тревоги (Roces,

Hölldobler, 1995; Hughes, Goulson, 2001; Taerum, 2008). В данном примере морфологическая дифференциация муравьев в сочетании с их различиями в поведении влияет на пищевые связи как между муравьями и растениями, так и между муравьями и мухами.

Единство метафенотипа популяции проявляется не только в экологических конгруэнциях. Между элементами фенотипов у представителей разных эконов нередко встречаются такие соответствия, которые не играют какой-либо адаптивной роли и не участвуют непосредственно в формировании функциональных связей между носителями разных фенотипов. Тем не менее, эти соответствия, равно как и участвующие в них элементы фенотипов, имеют большое значение в формировании функциональной и структурной организации метафенотипа, ограничивая и канализуя разнообразие возможных связей между особями в популяции и между популяцией и ее стациями, определяя возможные направления его дальнейшей эволюции.

Таким образом, структурно-функциональным выражением экологической ниши популяции являются не свойства отдельных фенотипов ее членов, а свойства ее метафенотипа как единой системы. Следует заметить, что данное утверждение представляется справедливым как при «гриннелловой» интерпретации ниши (как совокупности значимых для биосистемы свойств среды – Grinnell, 1917, 1928), так и при «хатчинсоновой» (как совокупности экологически значимых свойств самой биосистемы – Hutchinson, 1957).

В завершение представляется необходимым отграничить сформулированное в настоящей работе понятие метафенотипа от используемого в фенетике понятия фенофонда. Согласно А.В. Яблокову и Н.И. Лариной (1985, с. 98), под фенофондом понимается «комплекс (набор, совокупность) фенов, обнаруженных к данному моменту в какой-либо природной группе особей (вид, популяция, дем, семья)». Следует, однако иметь в виду, что между понятиями метафенотипа и фенофонда есть, по меньшей мере, два существенных различия. Во-первых, в составе фенофонда рассматриваются не все, а только дискретные элементы фенотипов – фены, в то время как метофенотип включает в себе также и континуальные составляющие. Во-вторых, фенофонд представляет собой лишь перечень фенов, в лучшем случае обращается внимание на значимость количественных

соотношений между разными их состояниями – аналогами аллелей – для решения генетических задач («Распределение частот фенотипов с той или иной степенью точности отражает генотипическую структуру соответствующей группы», Яблоков, Ларина, 1985, с. 98) – в то время как метафенотип – это, прежде всего функционирующая система, элементы которой, взаимодействуя друг с другом и со средой существования популяции или экосистемы, поддерживают существование этой биосистемы во всех его проявлениях. Таким образом, фенотип – это лишь часть метафенотипа, одно из его внешних проявлений.

Литература

- Алеев Ю.Г., 1986. Экоморфология. Киев: Наукова думка. 424 с.
- Ананьева С.И., Бабкина Н.Г., Бабушкин Г.М., Барановский А.В., Зацаринный И.В., Иванчев В.П., Лобов И.В., Марочкина Е.А., Митин Е.И., Сальников С.В., Фионова Е.А., Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Чельцов Н.В., Шемякина О.А., 2008. Птицы Рязанской Мещеры. Рязань: Голос губернии. 208 с.
- Барановский А.В., 1999. Влияние экологических факторов на стратегию роста и развития птенцов большой синицы (*Parus major* L.) // Ананьева С.И. (ред.). Фауна и экология животных. Сборник научных докладов Зоологического общества РГПУ. Рязань: Ряз. обл. ин-т развития образования. С. 14–16.
- Батова Ю.В., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., 2008. Репродуктивные возможности *Alopecurus pratensis* L. и *Phleum pratense* L. в условиях Карелии // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 5: Геоботаника. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 18–20.
- Беме Л.Б., 1956. Певчие птицы. М.: Советская наука. 268 с.
- Вишнякова М.А., 1997. Эволюционная преемственность структурных механизмов гаметофитного и спорофитного типов реакции самонесовместимости // Ботанический журнал. Т. 82. № 8. С. 1–11.
- Горохов А.В., 1983. Жизненные формы сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) Дальнего Востока СССР // Научные доклады высшей школы. Биол. Науки. № 1. С. 49–56.
- Гринфельд Э.К., 1978. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. Л.: изд-во Ленингр. гос. ун-та. 208 с.
- Квиткина А.К., 2008. Особенности опыления *Seseli libanotis* (L.) Koch и *Heracleum sibiricum* L. как протерандричных видов // Биология — наука XXI века: 12-я Пущинская международная школа-конференция

молодых ученых, (Пушино, 10–14 ноября 2008 года). Сборник тезисов. Пушино. С. 298.

- Лелей А.С., 2007. [Подотряд Symphyta – Сидячебрюхие]. Введение // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 4. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 909–920.
- Мальчевский А.С., 1987. Кукушка и ее воспитатели. Л.: изд-во Ленингр. гос. ун-та. 264 с.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Т. 1. Л.: изд-во Ленингр. гос. ун-та. 480 с.
- Марко Н.В., 2009. Особенности антэкологии *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae) // Природничий альманах (серія біологічні науки). № 12. С. 173–180.
- Нухимовский Е.Л., 1997. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра. 630 с.
- Попов А.В., 1985. Акустическое поведение и слух насекомых. Л.: Наука. 253 с.
- Северцов С.А., 1937. Дарвинизм и экология // Зоологический журн. Т. 16. № 4. С. 591–613.
- Северцов С.А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л.: изд-во АН СССР. 316 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.
- Серебряков И.Г., 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 380 с.
- Фегри К., ван дер Пейл Л., 1982. Основы экологии опыления. М.: Мир. 384 с.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология. М.: Высш. школа. 303 с.
- Яблоков А.В., Ларина Н. И., 1985. Введение в генетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высшая школа. 159 с.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г., 2006. Эволюционное учение. 6-е изд. М.: Высшая школа. 310 с.
- Bailey N.W., McNabb J.R., Zuk M., 2008. Preexisting behavior facilitated the loss of a sexual signal in the field cricket *Teleogryllus oceanicus* // Behavioral Ecology. Vol. 19. P. 202–207.
- Cade W., 1980. Alternative male reproductive behaviors // Florida Entomologist. Vol. 63. № 1. P. 30–45.
- Czachorowski S., 1994. The role of disturbances and barriers in working and development of biocenosis // A. Richling, E. Malinowska, J. Lechnio (eds). Landscape research and its applications in environmental management. Warszawa. P. 49–54.

- Elleman C.J., Dickinson H.G., 1999. Commonalities between pollen/stigma and host/pathogen interactions: calcium accumulation during stigmatic penetration by *Brassica oleracea* pollen tubes // *Sexual Plant Reproduction*. Vol. 12. № 3. P. 194–202.
- Frank J.H., Fasulo T.R., Short D.E., Weed A.S., 1995–2007. Mole cricket knowledgebase and tutorials. <http://molecrickets.ifas.ufl.edu>
- Grinnell J., 1917. The niche relationships of the California thrasher // *The Auk*. Vol. 34. P. 427–433.
- Grinnell J., 1928. Presence and absence of animals // *University of California Chronicle*. Vol. 30. P. 429–450.
- Heatwole H., 1989. The concept of the econe, a fundamental ecological unit // *Trop. Ecol.* Vol. 30. № 1. P. 13–19.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1990. *The ants*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press. 732 p.
- Hughes W.O. H., Goulson D., 2001. Polyethism and the importance of context in the alarm reaction of the grass-cutting ant, *Atta capiguara* // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. Vol. 49. № 6. P. 503–508.
- Hutchinson G.E., 1957. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* Vol. 22. P. 415–427.
- Labandeira C.C., Kvaček J., Mostovski M.B., 2007. Pollination drops, pollen, and insect pollination of Mesozoic gymnosperms // *Taxon*. Vol. 56. № 3. P. 663–695.
- Roces F., Hölldobler B., 1995. Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. Vol. 37. № 5. P. 297–302.
- Santos J.C., Yamamoto M., Rodrigues Oliveira F., Del-Claro K., 2005. Behavioral repertory of the weaver ant *Camponotus* (*Myrmobrachys*) *senex* (Hymenoptera: Formicidae) // *Sociobiology*. Vol. 45. № 1. P. 27–37.
- Taerum S.J., 2008. Leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*) are similarly abundant in primary and secondary forest // *Dartmouth studies in tropical ecology*. <http://www.dartmouth.edu/~biofsp/pdf08/FSP2008Book.htm>.
- Thompson J.N., 1982. *Interaction and Coevolution*, New York, John Wiley & Sons. 179 p.
- Tinghitella R.M., Wang J.M., Zuk M., 2009. Preexisting behavior renders a mutation adaptive: flexibility in male phonotaxis behavior and the loss of singing ability in the field cricket *Teleogryllus oceanicus* // *Behavioral Ecology*. Vol. 20. № 4. P. 722–728.
- Tinghitella R.M., 2008. Rapid evolutionary change in a sexual signal: genetic control of the mutation 'flatwing' that renders male field crickets (*Teleogryllus oceanicus*) mute // *Heredity*. Vol. 100. P. 261–267.
- Warming E., 1908. *Om planterigets livsformer*. Kjøbenhavn: G. E. C. Gad. 86 h.

Zuk M., Rotenberry J.T., Tinghitella R.M., 2006. Silent night: Adaptive disappearance of a sexual signal in a parasitized population of field crickets // *Biology Letters*. Vol. 2. P. 521–524.

P.V. Ozerski

Metaphenotype of the population as a structural and functional reflexion of its ecological niche

SUMMARY

A new term «metaphenotype» is introduced. It means a complex of all population features including all specimens phenotypes, their quantitative relations and temporal dynamics. The important role of interactions inside the metaphenotype in relationships between the population and its environment is demonstrated. The population metaphenotype is declared a structural and functional reflexion of its ecological niche. The notional differences between terms «metaphenotype» and «phene pool» are explained.